

М.И. Шаповалов, А.И. Цховребова
М.А. Сапрыкин, С.К. Черчесова

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ



Практикум к лабораторно-практическим занятиям

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«СЕВЕРО-ОСЕТИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ К.Л. ХЕТАГУРОВА»

**М.И. ШАПОВАЛОВ, А.И. ЦХОВРЕБОВА,
М.А. САПРЫКИН, С.К. ЧЕРЧЕСОВА**

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ

ПРАКТИКУМ К ЛАБОРАТОРНО-ПРАКТИЧЕСКИМ ЗАНЯТИЯМ

Владикавказ 2021

УДК 574/577(075.8)

ББК 28.0я73

Ш 24

*Печатается по решению редакционно-издательского совета ФГБОУ ВО
«Северо-Осетинский государственный университет им. К.Л. Хетагурова»*

Ш 24 Шаповалов М.И., Цховребова А.И., Сапрыкин М.А., Черчесова С.К.
Биология размножения и развития: практикум к лабораторно-практическим занятиям / М.И. Шаповалов, А.И. Цховребова, М.А. Сапрыкин, С.К. Черчесова. – Владикавказ: СОГУ им. К.Л. Хетагурова; ИП Цопанова А.Ю., 2021. – 116 с.

ISBN 978-5-00081-329-4

Рецензенты: **С.Г. Козырев** – доктор биологических наук, профессор
(Горский государственный аграрный университет)

М.Л. Золотавина – кандидат биологических наук,
доцент (Кубанский государственный университет)

Практикум включает разработки лабораторно-практических занятий по курсу «Биология размножения и развития». Для каждого занятия приводится краткое теоретическое обоснование, изложен ход работы, включая иллюстрации и описания к микропрепаратам, задания, вопросы для самоподготовки по теме, список рекомендуемой литературы; даны ситуационные задачи и вопросы итогового тестового контроля.

Практикум предназначен для студентов направления подготовки 06.03.01 Биология, профиль «Биоэкология», квалификация (степень) выпускника – бакалавр.

УДК 574/577(075.8)

ББК 28.0я73

ISBN 978-5-00081-329-4

© Шаповалов М.И., Цховребова А.И., Сапрыкин М.А., Черчесова С.К., 2021

© СОГУ им. К.Л. Хетагурова, 2021

ПРЕДИСЛОВИЕ

Курс «Биология размножения и развития» направлен на изучение, как общих закономерностей онтогенеза, так и особенностей развития организмов, стоящих на разных ступенях эволюционной лестницы. Знания, полученные при изучении дисциплины, необходимы студентам для понимания генезиса дефинитивных тканей и органов животных и человека, а также причин развития патологий.

Данная дисциплина сформировалась на базе эмбриологии, основывается на методах, используемых в цитологии, гистологии и иммунологии. В настоящее время биология размножения и развития, наряду с другими общебиологическими дисциплинами, составляет фундамент современной биологии и ее изучение дает возможность получить целостное представление о строении и функционировании живых систем.

Предлагаемый практикум по курсу «Биология размножения и развития» позволяет организовать самостоятельную работу студентов на лабораторных занятиях, способствует более глубокому и прочному усвоению материала.

Пособие включает лабораторные занятия, построенные по единому плану. Для каждого занятия приводится описание микропрепаратов с иллюстрациями, которые отражают реальную структуру изучаемого объекта и наглядно демонстрирует особенности развития организмов. Иллюстрации сопровождаются соответствующими подписями, что позволяет детально разобраться с микропрепаратом и выделить основные структуры. В конце каждого занятия предлагается ряд контрольных вопросов для закрепления пройденного материала. Содержится список рекомендуемой литературы, которую можно использовать при самостоятельной подготовке.

В конце пособия дан список микропрепаратов, используемых при изучении курса, а также глоссарий, раскрывающий значение основных специальных терминов. Тестовый контроль может быть использован преподавателем, как для промежуточной, так и для итоговой оценки теоретических знаний студентов по дисциплине «Биология размножения и развития».

Биология индивидуального развития изучается студентами университетов на основе уже полученных ими базовых знаний по зоологии, анатомии и физиологии. Построение курса предусматривает тесную связь этих предметов. Полученные в рамках выполнения лабораторно-практических работ знания и навыки, обеспечат эффективное формирование соответствующих профессиональных компетенций.

ЗАНЯТИЕ № 1

Тема: Деление половых клеток. Мейоз. Кроссинговер.

Цель занятия: Изучить морфологические особенности стадий редукционного и эквационного деления мейоза в половых клетках животных.

Мейоз (гаметный) – это процесс, происходящий в животных клетках, у некоторых простейших и водорослей, приводящий к образованию дифференцированных (специализированных) половых клеток: в результате данного деления из диплоидных клеток ($2n, 4C$), образуются гаплоидные клетки ($1n, 1C$), содержащие различный набор аллельных генов (кроссинговер). Мейоз состоит из двух последовательных делений, которым предшествует однократная редупликация ДНК. Первое мейотическое деление (мейоз I) называется редукционным, поскольку именно во время этого деления происходит уменьшение числа хромосом вдвое ($1n, 2C$), уравнительное деление (мейоза II) полностью идентична митотическому делению.

Задание. Рассмотрите схему стадий профазы I (редукционное деление Мейоза I) (рис. 1): зарисуйте стадии, сделайте обозначения (1-6) и дайте им краткую характеристику.

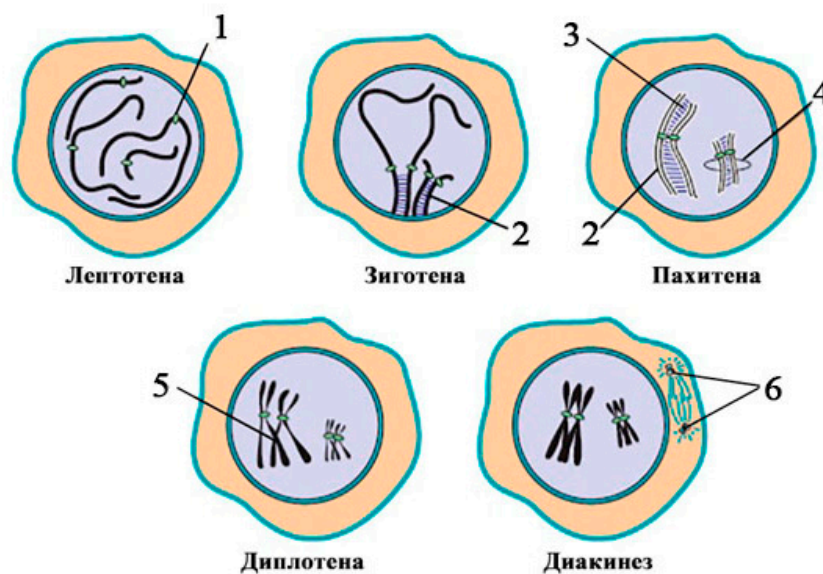


Рис.1. Стадии профазы I (Мейоз I)

Профаза I, включает последовательные стадии: Лептотена (стадия тонких нитей хромосом); Зиготена (стадия объединения нитей хромосом); Пахитена (стадия толстых нитей хромосом); Диплотена (стадия двойных нитей хромосом – тетрада) процесс кроссинговера; Диакинез. Зиготена. Пахитена, называемая также стадией толстых нитей, во время которой завершается формирование синаптонемного комплекса между гомологичными хромосомами, при этом образуются типичные структуры, биваленты которые образованы X – хромосомами и происходит кроссинговер. У самцов некоторых животных, у которых присутствуют несколько X и Y хромосом образуются кольцевые структуры так, например, у лягушки пятипалого свистуна в генотипе содержатся более половины половых хромосом (рис. 2). Кольцевая структура в сперматоцитах пятипалого свистуна состоит из 12 хромосом, при этом полный кариотип этой лягушки включает 22 хромосомы (половых хромосом больше чем аутомосом).

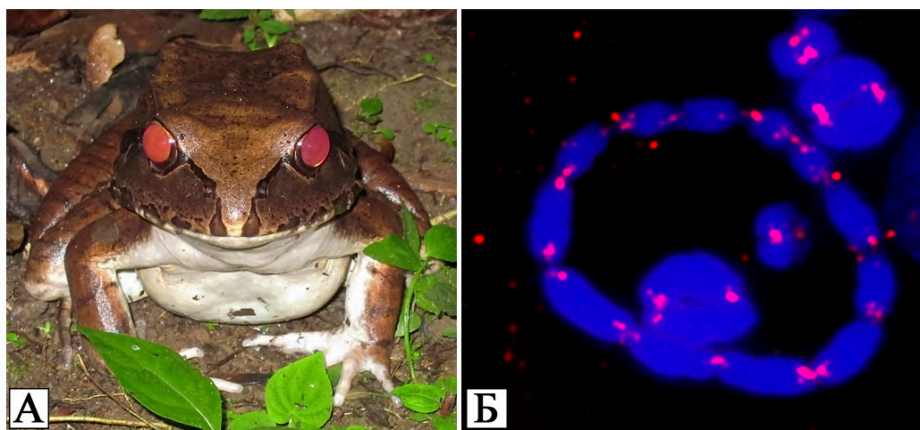


Рис.2. Пятипалый свистун (*Leptodactylus pentadactylus*) (А); Кольцевая структура, образующаяся в пахитене мейоза, участие в которой принимают 12 хромосом (Б) (по Gazoni et al, 2018).

Задание. Особенностью профазы I, является наличие процесса кроссинговера, наличие особых морфологических структур бивалентов (тетрад) и хиазм. Изучите рисунок 3. Используя материалы практикума, зарисуйте эти структуры, сделайте обозначения (1-3).

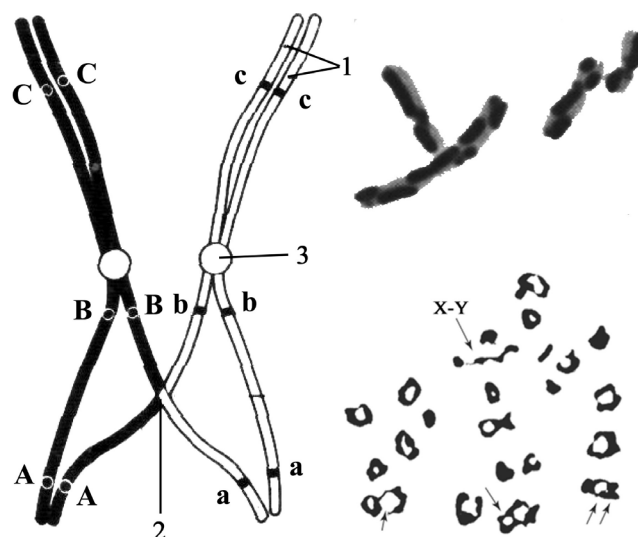


Рис.3. Морфологические признаки профазы I.

Задание. Изучите фазы Мейоза I и II по микропрепаратам и микрофотографиям (рис. 4). Зарисуйте каждую фазу схематично, укажите их название, сделайте обозначения, дайте им характеристику (набор хромосом и хроматид для каждой стадии).

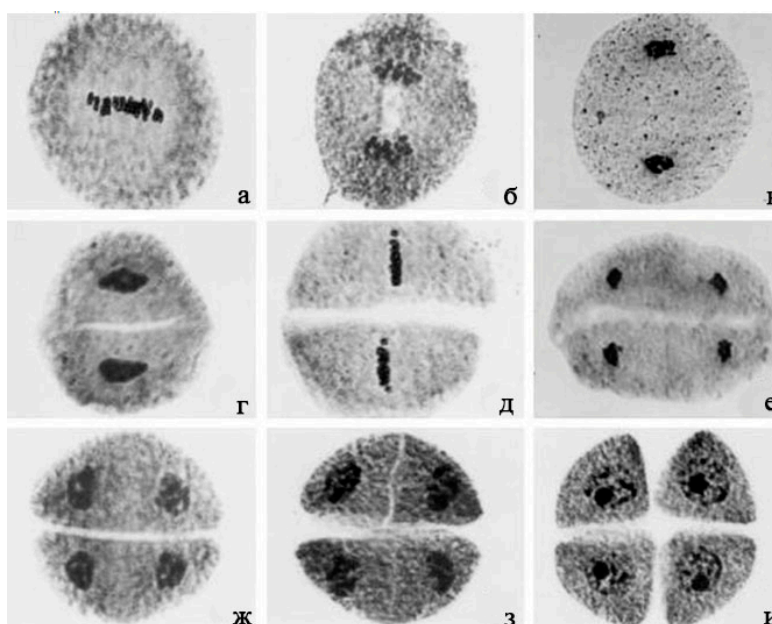


Рис.4. Стадии Мейоза I и II (микрофотографии).

Вопросы для самоподготовки:

1. Мейоз. Значение мейоза. Мейоз I и II. Зиготический и гамети-ческий мейоз в жизненном цикле различных организмов. Синаптонемальный комплекс.
2. Особенности морфологического и функционального строения хромосомы. Гетеро- и эухроматин. Кариотип и идиограмма хромосом человека. Характеристика кариотипа человека в норме и патологии.
3. Хромосомы типа «ламповых щеток».
4. Кроссинговер и рекомбинация генов в Профазе I.
5. Мейоз и митоз: сравнительная характеристика.

Рекомендуемая литература: Осн. 1, 4-6; Доп. 1, 5, 10, 22, 24, 29.

ЗАНЯТИЕ №2

Тема: Морфология гамет. Гаметогенез.

Цель занятия: Изучить микроскопическое строение ооцитов, яйцеклеток и сперматозоидов животных, а также срезы гонад млекопитающих (семенника и яичника). Выявить клетки на разных стадиях оогенеза и сперматогенеза.

Изучить и зарисовать микропрепараты:

Препарат №1. Яйцеклетка беззубки (окраска гематоксилином и эозином) (рис. 5).

Препарат представляет собой срез яичника моллюска беззубки.

Задание. На малом увеличении найти в яичнике фолликулы с крупными, шарообразной формы яйцеклетками. Они относятся к изолецитарному типу, а тип гаметогенеза – солитарный. В просвете фолликула находятся также клетки на разных стадиях развития. Необходимо изучить и зарисовать яйцеклетку при большом увеличении. Обозначить на рисунке следующие детали строения: ядро, цитоплазму, вторичную оболочку.

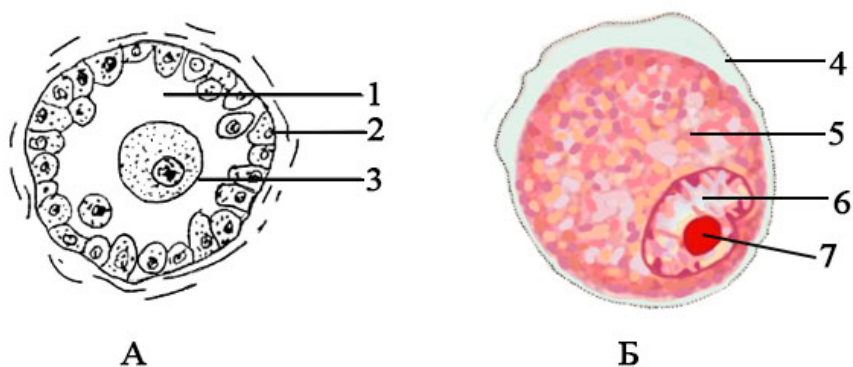


Рис. 5. Яйцеклетка беззубки: А: 1 – просвет фолликула, 2 – желточные клетки, 3 – яйцеклетка; Б: 4 – вторичная оболочка яйцеклетки, 5 – цитоплазма яйцеклетки с гранулами желтка, 6 – хроматин, 7 – ядрышко.

Фолликулы имеют относительно толстую стенку из желточных клеток цилиндрической формы с компактным ядром, цитоплазмой красноватого цвета. Среди этих клеток находятся ооциты первого по-

рядка. В период большого роста яйцеклетка увеличивается в размерах и продвигается к просвету фолликула, цитоплазма ее становится оксифильной.

На большом увеличении, у яйцеклетки видна тонкая первичная оболочка. Вторичная оболочка имеет вид вуали со складками. Цитоплазма содержит зерна желтка. В кортикальном слое наблюдается фиолетовый оттенок – здесь отмечается скопление органоидов, обеспечивающих синтез необходимых компонентов.

Препарат №2. Яйцеклетка лягушки (окраска гематоксилином и эозином).

Задание. Найти на препарате фолликулы яичника лягушки, при среднем увеличении микроскопа изучить ооциты в фазе большого и малого роста, желательно лежащие рядом и зарисовать их, передавая различия в размерах клеток, их ядер и в окраске цитоплазмы (рис. 6).

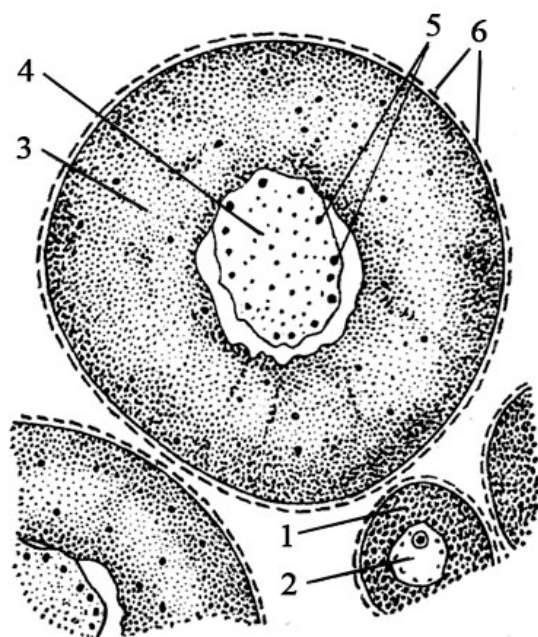


Рис. 6. Яйцеклетка лягушки: 1 – яйцеклетка небольшого роста, 2 – бледное ядро, 3 – цитоплазма, 4 – крупное бледно окрашенное ядро, 5 – амплифицированные ядрышки, 6 – плоские фолликулярные клетки.

Фолликулярные клетки плоские, плотно прилегают к ооциту, окружая его одним слоем, с ядрами округлой, овальной или палоч-

ковидной формы. При малом увеличении 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). 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, бледно окрашенном ядре (4) большое количество ядрышек (5), расположенных в основном под ядерной мембраной и образованных 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 окрашенными гематоксилином.

Препарат №3. Ооцит в яичнике млекопитающего (кошки) (окраска гематоксилином и эозином).

Задание. Необходимо рассмотреть на рисунке и микропрепарате при малом увеличении срез яичника млекопитающего (кошки) (рис. 7).

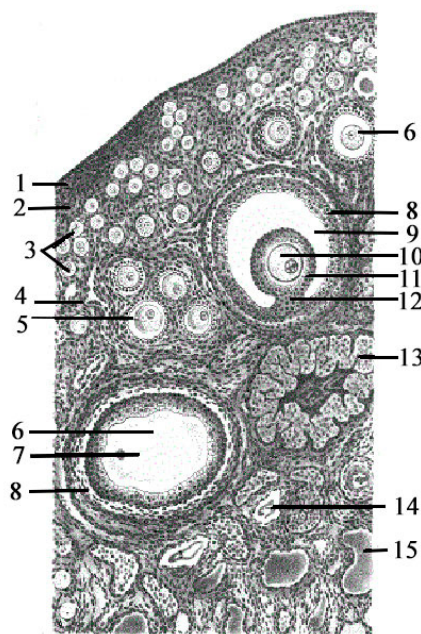


Рис. 7. Яичник млекопитающего (кошки):

- 1 – поверхностный эпителий,
- 2 – белочная оболочка,
- 3 – соединительнотканная строма,
- 4 – примордиальный фолликул,
- 5 – первичный фолликул (1-2 слойный),
- 6 – вторичный многослойный фолликул,
- 7 – третичный фолликул (пузырчатый),
- 8 – тека фолликула,
- 9 – фолликулярная полость,
- 10 – овоцит,
- 11 – лучистый венец,
- 12 – яйценосный бугорок,
- 13 – старое желтое тело,
- 14 – атретичный фолликул,
- 15 – кровеносный сосуд.

Самые мелкие фолликулы располагаются в поверхностных участках коркового вещества – это первичные фолликулы, имеющие оболочку из одного слоя фолликулярных клеток. Глубже располагаются вторичные, третичные и многослойные фолликулы, отличающиеся количеством слоев фолликулярных клеток. Кроме того, зрелые фолликулы окружены соединительнотканной оболочкой – текой. В теке находятся капилляры, питающие фолликул. Между цитоплазматической мембраной и фолликулярными клетками видна оболочка, окрашенная в розовый цвет – блестящая оболочка (*zona pellucida*). Эта оболочка пронизана отростками фолликулярных клеток. На более поздних этапах роста ооцита в толще фолликулярных клеток появляется щель, которая заполняется фолликулярной жидкостью. При этом ооцит постепенно освобождается от фолликулярных клеток и связывается со стенкой фолликула небольшим количеством фолликулярных клеток (яйценосный бугорок). Такая структура называется Граафов пузырек. Процесс развития фолликула заканчивается овуляцией и преобразованием его в желтое тело, являющееся эндокринной железой.

Помимо развивающихся фолликулов и желтого тела, в корковом веществе можно увидеть атретичные фолликулы, внутри которых находится погибающий ооцит, окрашенный в интенсивно розовый цвет, или сформировавшийся соединительнотканый рубец.

Задание. Найти на препарате при большом увеличении ооциты: примор-диальный, однослойный, многослойный, пузырчатый. Зарисовать пузырчатый фолликул (зрелый ооцит) (рис. 8). Обозначить на рисунке: полость фолликула, заполненную фолликулярной жидкостью, теку (оболочку фолликула), зернистый слой, прозрачную оболочку, яйцеклетку, ядро яйцеклетки.

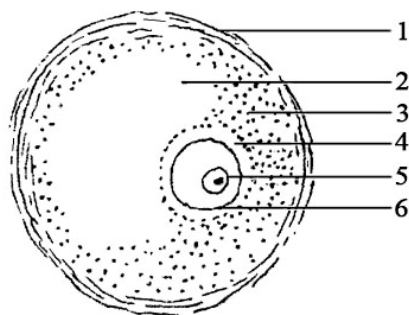


Рис. 8. Ооцит кошки внутри фолликула:
1 – тека, 2 – полость фолликула, 3 – зерни-
стый слой, 4 – прозрачная оболочка (*zona*
pellucida), 5 – ядро яйце-клетки, 6 – яйце-
клетка.

Препарат №4. Мазок спермы морской свинки (окраска гематоксилином и эозином) (рис. 9).

Задание. Рассмотреть строение спермия морской свинки в мазке семенной жидкости. Зарисовать отдельный сперматозоид. Обозначить на рисунке: акросому, ядро, шейку, центриоли, хвост (промежуточный отдел, главный отдел, концевой отдел).

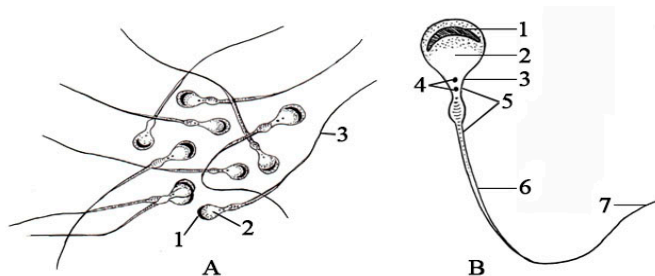


Рис. 9. Мазок спермы млекопитающего (морская свинка): А: 1 – акросома, 2 – ядро, 3 – хвост; Б: Отдельный сперматозоид. Головка: 1 – акросома, 2 – ядро, 3 – шейка, 4 – центриоли; Хвост: 5 – промежуточный отдел, 6 – главный отдел, 7 – концевой отдел.

На малом увеличении видно большое количество сперматозоидов. Некоторые из них склеены, поэтому создается впечатление, что один сперматозоид имеет несколько хвостов. Головка сперматозоида имеет грушевидную форму, содержит ядро, окруженное тонким слоем цитоплазмы и акросому. Ядро занимает большую часть головки. Акросома имеет вид колпачка окрашенного в темный цвет. В цитоплазме шейки

находятся две центриоли, имеющие вид темных точек. Центриоли неравноценны, проксимальная – вместе с головкой проникает внутрь яйца и участвует в формировании веретена деления, дистальная – выполняет роль кинетосомы. За шейкой следует хвост, который имеет три отдела. Промежуточный отдел, имеет небольшое утолщение благодаря дополнительному спиральному митохондриальному слою, продуцирующему энергию для движений сперматозоида; главный отдел хвоста состоит из осевой нити и окружающей ее цитоплазмы; в концевом отделе хвоста осевая нить (аксонема) покрыта только цитоплазматической мембраной. Такое постепенное сужение хвоста обеспечивает бичеобразные движения сперматозоида по направлению к яйцеклетке.

Препарат №5. Мазок спермы петуха (окраска гематоксилином и эозином) (рис. 10).

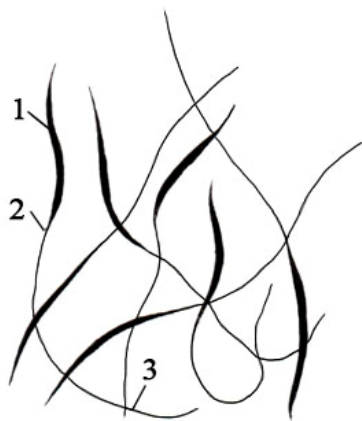


Рис. 10. Мазок спермы петуха:

1 – головка, 2 – шейка, 3 – хвост.

Задание. Рассмотреть мазок спермы петуха. Зарисовать отдельный сперматозоид. Обозначить на рисунке: головку, шейку и хвост.

На малом увеличении найти участок препарата, где клетки лежат поодиночке и изучить их при большом увеличении. Эти сперматозоиды являются типичными, поскольку четко разделяются на головку и хвост. Их головки выглядят в виде штрихов или скобочек. В головке располагается крупное компактное ядро. В цитоплазме переднего отдела головки находится акросома, которая на световом уровне не видна. Шейка у данного вида сперматозоидов очень мала и незаметно переходит в промежуточный отдел хвостика.

Препарат №6. Семенник крысы (окраска гематоксилином и эозином) (рис. 11).

Задание. Рассмотреть при большом увеличении поперечный срез семенных канальцев. Выявить на срезе отдельные стадии сперматогенеза в семеннике млекопитающего и зарисовать поперечный срез

семенного канальца. Обозначить на рисунке отдельные стадии развития сперматогенных клеток: соединительнотканную оболочку извитого семенного канальца, ядра ранних сперматид; головку сперматозоида, просвет семенного канальца, ядро сперматогония, ядра сперматоцитов I-го порядка, клетки Лейдига, клетки Сертоли.

Семенники млекопитающих относятся к канальцевому типу. Каждый семенник (яичко) состоит из долек (250-300). В каждой долке располагается по 2-3 извитых канальца. При малом увеличении в зависимости от плоскости сечения они овальные, округлые или петлевидные. В разных канальцах и в разных участках по длине одного канальца можно видеть различные сочетания половых клеток (находятся на разных стадиях сперматогенеза). Это обусловлено волнообразным распространением процесса сперматогенеза по длине семенного канальца.

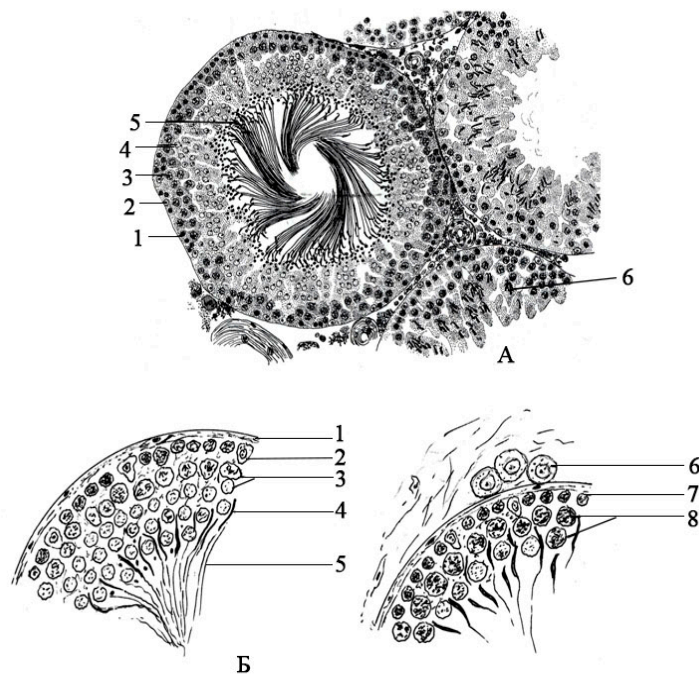


Рис. 11. Семенник крысы: А. Поперечный срез семенного канальца: 1 – сперматогония, 2 – клетка Сертоли, 3 – сперматоцит 1 порядка, 4 – сперматид, 5 – сперматозоид, 6 – преобразующаяся сперматид; Б. Схема сперматогенеза: 1 – соединительнотканная оболочка извитого семенного канальца; 2 – клетки Сертоли; 3 – ядра ранних сперматид; 4 – головка сперматозоида; 5 – просвет семенного канальца; 6 – клетки Лейдига; 7 – ядро сперматогония; 8 – ядра сперматоцитов I-го порядка.

Между извитыми канальцами находится интерстициальная ткань, которая представляет собой рыхлую соединительную ткань, включающую кровеносные сосуды и нервы. В этой ткани встречаются отдельные крупные клетки полигональной формы с круглым светлым ядром – клетки Лейдига – эндокринные клетки, продуцирующие мужские половые гормоны.

Внимание! Сперматогенез в канальцах протекает волнообразно не синхронно, поэтому необходимо рассмотреть и зарисовать несколько их сечений для того, чтобы, сопоставив микроскопические картины, восстановить общий ход сперматогенеза. Для этого следует центрировать препарат так, чтобы в одном поле зрения находилось три канальца с различными стадиями сперматогенеза.

На большом увеличении видно, что наружная часть стенки канальца образована соединительнотканной оболочкой. Изнутри канальцы выстланы фолликулярным эпителием (клетки Сертоли). Контуры этих клеток не различимы из-за большого числа половых клеток, но видны крупные светлые ядра овальной, треугольной или конусовидной формы. Клетки Сертоли формируют многочисленные цитоплазматические отростки, в сети которых развиваются половые клетки. Тела этих клеток тянутся от базальной мембраны до просвета семенного канальца. Сами половые клетки располагаются следующим образом: у базальной мембраны канальца в зоне размножения локализованы наиболее мелкие клетки с темным ядром – сперматогонии, за ними ближе к центру канальца, в зоне роста располагаются сперматоциты первого порядка с крупным светлым ядром, в котором могут быть видны фигуры фаз мейоза. Сперматоциты второго порядка не видны, т.к. переход от редукционного к эквационному делению очень быстрый. Далее в несколько рядов располагаются клетки сперматиды, ядра которых имеют вытянутую форму, хвосты отсутствуют. Тут же встречаются зрелые сперматозоиды, хвосты которых обращены в полость канальцев, а головки – к периферии.

Вопросы для самоподготовки:

1. Формирование первичных половых клеток (гоноцитов) у различных групп животных (губки, кишечнополостные, круглые черви, ракообразные, позвоночные).

2. Отличия половых клеток от соматических.
3. Морфология яйцеклеток в связи с выполняемыми функциями. Оболочки яйцеклеток и их функции.
4. Классификация яйцеклеток по количеству запасных питательных веществ и по их распределению в цитоплазме.
5. Типы питания яйцеклеток: фагоцитарный, нутриментарный, фолликулярный.
6. Морфология спермиев в связи с выполняемыми функциями. Спермии беспозвоночных, позвоночных (низших и высших).
7. Нарушения морфологии сперматозоидов.
8. Гаметогенез (сперматогенез, значение фаз оогенеза). Развитие яйцеклеток и спермиев у беспозвоночных и позвоночных животных.
9. Основные отличия сперматогенеза и оогенеза.
10. Морфофункциональная характеристика клеток Сертоли.

Рекомендуемая литература: Осн. 1, 2, 5; Доп. 5, 16, 7-10, 22, 25.

ЗАНЯТИЕ №3

Тема: Оплодотворение. Дробление.

Цель занятия: Познакомиться с процессом оплодотворения и дроблением оплодотворенной яйцеклетки у беспозвоночных животных.

Оплодотворение – это процесс слияния половых клеток, приводящий к образованию диплоидной зиготы. Он складывается из нескольких фаз: 1) контакт сперматозоида с яйцом и их взаимное узнавание (на основе акросомной реакции спермия и кортикальная реакция яйца); 2) образование синкариона; 3) объединение хромосом женского и мужского пронуклеусов.

Задание. Рассмотрите схему и зарисуйте этапы акросомной реакции на примере спермия морского ежа (рис. 12). Рассмотрите схему и зарисуйте этапы кортикальной реакции яйца морского ежа (рис. 13). Изучить теоретический материал.

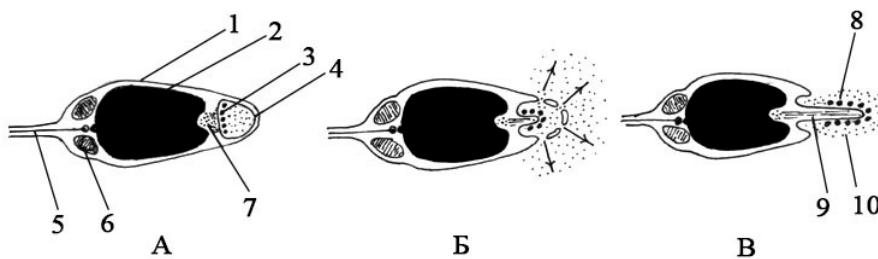


Рис. 12. Схема последовательных фаз акросомной реакции спермия морского ежа (А-В см. в тексте): 1 – головка спермия, 2 – ядро спермия, 3 – биндин на внутренней мембране акросомы, 4 – передняя мембрана акросомы, 5 – осевая нить жгутика (аксонема), 6 – митохондрии шейки спермия, 7 – глобулярный актин, 8 – биндин на конце акросомного выроста, 9 – фибриллярный актин, 10 – ферменты акросомы. Стрелками показан экзоцитоз акросомных ферментов.

Зрелое яйцо окружено оболочками, которые обеспечивают ее питание, защиту от внешних факторов, процесс узнавания спермием своего вида, а также механизм моноспермии.

Оболочки яйца подразделяются на первичные, вторичные и третичные. Первичную виттелиновую (желточную) оболочку имеют все

яйцеклетки. Она представляет собой гликокаликс яйца, содержащий рецепторы отвечающие за прикрепления спермия к яйцу. У ряда животных (насекомые, головоногие моллюски, осетровые и костные рыбы) в оболочке яйца есть специальное отверстие – микропиле, служащее для проникновения спермия.

Соединению сперматозоида и яйцеклетки предшествуют акросомная реакция спермия и кортикальная реакция яйца. Акросомная реакция обеспечивает видоспецифическое узнавание спермием яйцеклетки своего вида. Этот процесс играет ключевую роль в идентификации своего вида на молекулярном уровне и является составной частью сложной биологической системы называемой репродуктивно-изолирующий механизм (РИМ). РИМ препятствует межвидовой гибридизации.

В результате активации спермия специальными веществами, вырабатываемыми яйцеклеткой, из акросомы выбрасываются ферменты (рис. 13 А, Б), которые облегчают контакт с первичной оболочкой. Задняя мембрана акросомы вытягивается образуя вырост (рис. 13 В), на кончике которого расположен специальный белок (у морского ежа белок – биндин). Во время контакта акросомного выроста биндин соединяется с биндиновым рецептором, который находится в первичной оболочке яйца.

Сразу после контакта первого спермия с оболочкой яйца, он втягивается внутрь яйцеклетки и наступает кортикальная реакция (рис. 13). Сущность кортикальной реакции заключается в том, что путем экзоцитоза кортикальных ферментов оболочка яйцеклетки сбрасывается вместе со множеством прикрепившихся к ней сперматозоидов. Так осуществляется моноспермия у большинства животных и человека. Моноспермия – это участие в процессе оплодотворения только одного спермия.

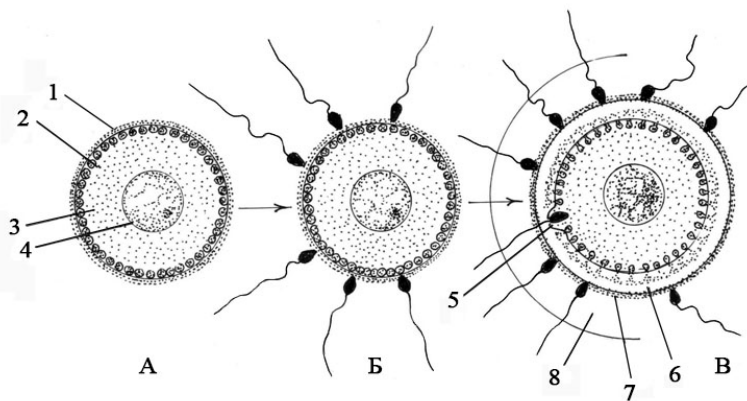


Рис. 13. Схема последовательных фаз кортикальной реакции яйца морского ежа (А – яйцо морского ежа, Б – прикрепление спермиев к яйцу, В – отделение желточной оболочки (оболочки оплодотворения) от яйца):
1 – желточная оболочка, 2 – кортикальные гранулы, 3 – цитоплазма, 4 – ядро, 5 – воспринимающий бугорок, 6 – перивиттелиновое пространство, 7 – оболочка оплодотворения, 8 – студенистая оболочка яйца).

Изучить и зарисовать микропрепараты:

Препарат №1. Оплодотворение яйцеклетки лошадиной аскариды (окраска железным гематоксилином) (рис. 14).

Задание. Рассмотреть препарат при большом увеличении микроскопа. Найти спермии аскариды (темные конусовидные клетки без жгутика) внутри яйцеклеток. Зарисовать яйцеклетку с внедрившимся спермием.

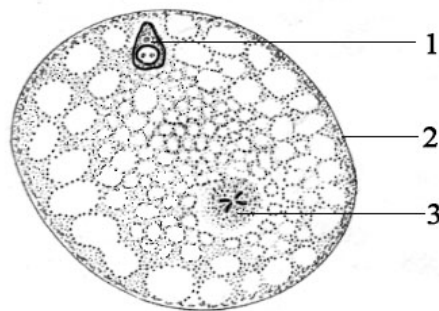


Рис. 14. Оплодотворение яйцеклетки аскариды: 1 – внедрившийся спермий, 2 – оболочка оплодотворения, 3 – ядро яйцеклетки.

На малом увеличении видны отдельно лежащие яйцеклетки, между которыми сперматозоиды – мелкие, треугольной формы клетки.

Необходимо рассмотреть препарат на большом увеличении и найти различные стадии проникновения сперматозоида. Можно увидеть момент, когда сперматозоид располагается на поверхности яйцеклетки. В месте проникновения просматривается воспринимающий бугорок. Так же можно наблюдать картину, когда сперматозоид проник в цитоплазму яйцеклетки. В этом случае видна оболочка оплодотворения на поверхности яйцеклетки. Далее сперматозоид продвигается к центральной части яйцеклетки и приобретает вид тельца с неясными контурами, внутри которого иногда заметны темноокрашивающиеся хромосомы. После проникновения сперматозоида начинается процесс деления созревания яйцеклетки.

Препарат №2. Митоз (дробление) в яйцеклетке лошадиной аскариды (окраска железным гематоксилином) (рис. 15).

Задание. При малом увеличении микроскопа на поперечном срезе матки найти яйца аскариды, содержащие женский и мужской пронуклеусы (синкарион). Обозначить на рисунке женский и мужской пронуклеусы.

На малом увеличении в матке аскариды видно значительное количество яйцеклеток. Необходимо найти и зарисовать яйцеклетки, в которых завершился процесс деления созревания. Их цитоплазма содержит два ядра – женский и мужской пронуклеусы. В некоторых яйцеклетках происходит процесс митотического деления, который можно различить по наличию аппарата деления.

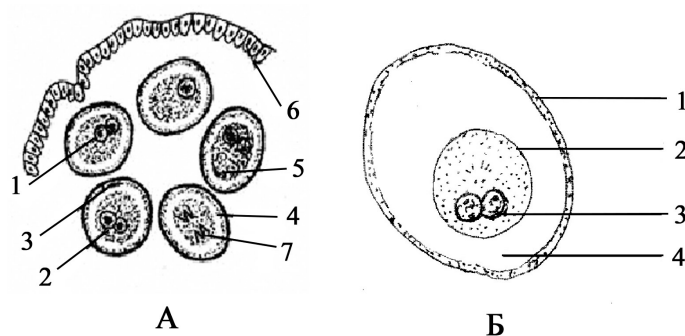


Рис. 15. Синкарион в оплодотворенной яйцеклетке лошадиной аскариды (окраска железным гематоксилином): А: 1 – соприкасающиеся пронуклеусы, 2 – зигота с синкарионом, 3 – репродуктивное тельце, 4 – перивиттелиновое пространство, 5 – репродуктивное тельце, 6 – эпителий матки, 7 – митоз в оплодотворенной яйцеклетке; Б: 1 – оболочка оплодотворения, 2 – яйцеклетка, 3 – женский и мужской пронуклеусы, 4 – перивиттелиновое (околожелточное) пространство.

Препарат №3. Дробление оплодотворенного яйца лошадиной аскариды (окраска гематоксилином и эозином) (рис. 16, 17).

Задание. В полости трубчатой матки найти дробящиеся оплодотворенные яйца аскариды с фигурами деления (хромосомы, веретено деления, центриоли). Зарисовать поперечный срез матки лошадиной аскариды (рис. 12). Обозначить на рисунке: оболочку оплодотворения, дробящуюся яйцеклетку, перивиттелиновое пространство.

На препарате представлена матка аскариды в поперечном разрезе. На малом увеличении в ней видно большое количество яйцеклеток округлой формы. Необходимо найти и зарисовать яйцеклетки на разных стадиях делений созревания.

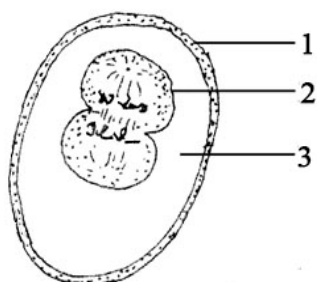


Рис. 16. Митоз (дробление) оплодотворенного яйца лошадиной аскариды: 1 – оболочка оплодотворения, 2 – зигота на стадии митотического деления, 3 – перивиттелиновое пространство.

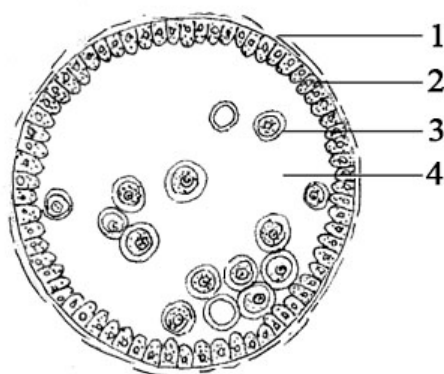


Рис. 17. Срез матки лошадиной аскариды: 1 – стенка матки, 2 – эпителий стенки матки, 3 – оплодотворенные яйца, 4 – полость матки.

Задание. Изучить микрофотографии отражающие дробление яйца морского ежа на начальных стадиях, отметить изменение размеров бластомеров (рис. 14 А.-В).

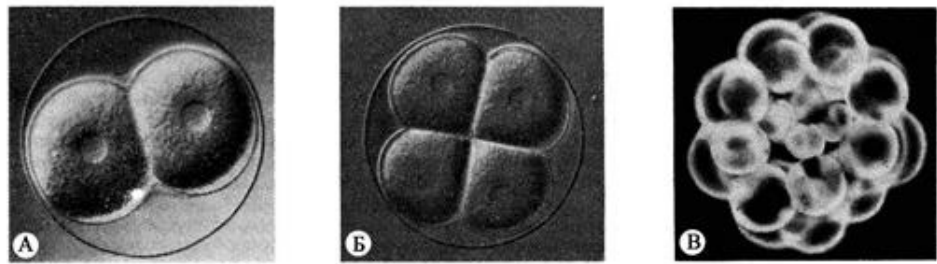


Рис. 18. Микрофотографии живых эмбрионов морского ежа (*Lytechinus pictus*) (вид со стороны анимального полюса): А – 2-клеточная стадия, Б – 4-клеточная стадия развития, В – 32-клеточная стадия, представлена без оболочки осеменения.

Для морских ежей также характерно радиальное голобластическое дробление, но с некоторыми существенными модификациями. На микро-фотографии А, внутри светлой двухконтурной оболочки видны две клетки одинакового размера – бластомеры – шаровидной формы, несколько уплощенные в месте прилегания друг к другу. Направление первого деления меридиональное, плоскость его проходит через анимальный и через вегетативный полюсы яйцеклетки. Ядра этих клеток могут находиться в той или другой фазе следующего деления, которое очень быстро наступает за первым. В этих случаях, обе клетки делятся одновременно. При изучении фото Б убедитесь, что вторая плоскость деления прошла также меридионально, но под прямым углом к предыдущей. Все четыре бластомера одинаковой величины, полностью отграничены. При третьем делении (зародыш состоит из восьми бластомеров) плоскость деления проходит по экватору. Сравнив фото А и Б, нетрудно заметить, что общий размер зародыша остается без изменений, а бластомеры стали меньше. При последующих делениях, которые быстро следуют одно за другим, направление плоскостей деления чередуется: каждая широтная плоскость сменяется меридиональной. На стадии 32-х бластомеров (В) образуют два «анимальных» яруса ($ан^1$ и $ан^2$), расположенные один над другим. Макромеры делятся меридионально, образуя восьмиклеточный ярус ниже $ан^2$. Микромеры также делятся: возникшая маленькая группа клеток примыкает к более крупным клеткам расположенного выше яруса. Чем больше совершается делений, тем мельче, становятся бластомеры. В данном случае имеет место полное и равномерное дробление, характерное для яиц гомолецитального типа.

Вопросы для самоподготовки:

1. Моноспермия, полиспермия. Быстрый и медленный блок полиспермии. Понятие о физиологической полиспермии.
2. Кортекс. Кортикальные гранулы. Кортикальные ферменты. Кортикальная реакция яйцеклеток.
3. Акросомная реакция спермия. Экзоцитоз акросомных ферментов. Акросомные ферменты. Акросомный вырост. Биндиновый рецептор.
4. Оплодотворение. Типы дробления зиготы в зависимости от строения яйцеклетки. Голобластическое и меробластическое дробление.
5. Партеногенез и андрогенез. Механизмы диплоидизации при партеногенезе. Практическое применение возможности управления партеногенезом. Причины отсутствия партеногенеза и андрогенеза у млекопитающих.
6. Синхронный и асинхронный периоды дробления: особенности клеточных циклов и синтетических процессов.
7. Дробление оплодотворенной яйцеклетки. Голобластический и меро- бластический тип дробления. Правило Гертвига-Сакса.
8. Нарушение дробления.
9. Спиральный тип дробления. Правило инвариантных анафазных поворотов В. И. Мещерякова.
10. Принципы использования буквенно-цифровой генеалогии для обозначения бластомеров при спиральном дроблении.

Рекомендуемая литература: Осн. 1, 2, 5; Доп. 2, 5, 6, 18, 23, 31.

ЗАНЯТИЕ №4

Тема: Развитие рыб. Данио-рерио, как модельный организм в биологии развития.

Цель занятия: Рассмотреть основные стадии эмбриогенеза рыб, на примере Данио-рерио; познакомиться с преимуществами этого организма для исследований процессов развития.

Данио-рерио (*Danio rerio* (Hamilton, 1822)) – вид пресноводных рыб семейства карповых (рис. 19). В естественных условиях населяет реки и ручьи Пакистана, Индии, Непала. Содержание рыбок в лабораторных условиях довольно просто. При спаривании Данио-рерио дает большое количество потомства. Спаривание не ограничено каким-то конкретным сезоном и возможно в течение всего года. Эмбрион развивается быстро и проходит стадии от яйца до личинки в течение трех дней. Половозрелости достигают на 3-4 месяце роста и развития.



Рис. 19. Данио-рерио – модельный организм в биологии развития.

Изучить теоретический материал, описывающий ранние стадии эмбрионального развития Данио-рерио.

Период зиготы. После оплодотворения яйцеклетки начинается стадия зиготы. Яйцеклетка покрыта оболочкой – *хорионом*. После фертилизации хорион расширяется и отходит от оплодотворенной яйцеклетки, формируя пространство, в котором будет происходить развитие эмбриона. Хорион защищает эмбрион от внешней среды в течение первых трех дней развития. Процесс оплодотворения активизирует перемещение цитоплазмы к анимальному полюсу. Это приводит к сегрегации *бластодиска* (на анимальном полюсе) от богатой грану-

лами вегетативной цитоплазмы – *желтка* (на вегетативном полюсе). Период зиготы длится до первого деления, которое начинается примерно через 40 минут после фертилизации.

Период деления. Происходят шесть циклов синхронного деления с пятнадцатиминутным интервалом. Все деления происходят в области бластодиска, клетки, образующиеся на этой стадии, называются бластомерами. Тип деления меробластичекий, т.е. деление неполное, т.о. все или почти все (в зависимости от стадии) клетки сохраняют цитоплазматическую связь с желтком и друг с другом. Этот период заканчивается после шестого цикла деления, когда образуются 64 клетки, расположенные «комочком» на желтке. В «комочке» часть клеток находится внутри и окружены наружными клетками. Бластомеры плотно прилегают друг другу. Начинается период бластулы.

Период бластулы. В период бластулы происходят существенные перестройки в развивающемся эмбрионе. Наиболее важными процессами этого периода являются среднебластульный переход, далее в тексте как MBT (Mid-Blastula Transition), образование YSL (Yolk Syncytial Layer, синцитий желтка) и начало эпиболии. Клетки продолжают делиться, однако продолжительность клеточного цикла заметно удлиняется, что является признаком MBT. MBT – очень важный этап эмбрионального развития, включающий в себя активацию собственного генома зародыша, деградацию материнских РНК-транскриптов, потерю синхронности клеточного цикла и начало подвижности клеток. С этого момента клетки находятся под собственным генетическим контролем, тогда как до этого, они находились под материнским контролем, т.е. их регуляция осуществлялась через РНК и белки, которые были накоплены в цитоплазме яйцеклетки.

Бластомеры, опоясывающие кольцом край бластодиска и лежащие на плоском анимальном полюсе желтка, сливаются с цитоплазмой желтка, высвобождая в нее свои ядра и цитоплазму. Так образуется синцитий YSL. С этого момента ни один из бластомеров не имеет цитоплазматической связи с желтком. Самый наружный слой клеток бластодиска находящийся над YSL формирует EVL (Enveloping Layer, покровный слой, далее EVL). Клетки EVL покрывают бластодиск снаружи. Ядра YSL продолжают делиться. Часть из них перемещается под бластодиск, формируя внутренний синцитий (I-YSL), тогда как ядра внешнего кольца образуют наруж-

ный синцитий (E-YSL). YSL играет важную роль в питании и регуляторных процессах, а так же способствует процессу эпиболии. После начала MBT и формирования YSL начинается эпиболия. При эпиболии клетки бластодиска и YSL начинают морфогенетические движения и перемещаются, покрывая желток (процесс похож на то, как мы натягиваем зимой шапку на голову). Эпиболия будет продолжаться, пока бластомеры полностью не поглотят желток, покрыв его со всех сторон. При эпиболии внутренние бластомеры перемещаются наружу и интеркалируют (встраиваются) между поверхностными клетками. Одновременно желток начинает менять форму и I-YSL впячивается внутрь бластодиска в направлении анимального полюса, вытесняя внутренние бластомеры. Это является дополнительной стимуляцией для их перемещения наружу и в сторону вегетативного полюса. При эпиболии формируется бластодерма, состоящая из наружного покровного монослоя EVL, и находящихся под ним глубоких клеток, расположенных в несколько слоев (DEL, Deep cell Multilayer). Именно клетки DEL подвергаются реорганизации при гастрюляции и дают начало всем структурам организма, тогда как EVL формирует наружный тончайший монослой, покрывающий весь эмбрион и выполняющий защитную функцию.

Период гастрюлы, гастрюляция. В период гастрюлы эпиболия продолжается. Гастрюляция начинается, когда примерно 50% желтка уже покрылись бластодермой в процессе эпиболии. Основные морфогенетические движения клеток, помимо, эпиболии, характерные для этого периода – инволюция (инвагинация) и конвергенция. В результате гастрюляции формируются зародышевые листки и эмбриональные оси. Первым признаком начала гастрюляции является заметный процесс инвагинации, которая происходит по окружности края бластодермы, в результате чего формируется утолщенный ободок – зародышевое кольцо – опоясывающий бластодерму. Т.о. край бластодермы, по которому идет инвагинация, играет роль бластопора. В процессе конвергенции, которая начинается вскоре после начала инвагинации, клетки со всех участков бластодермы устремляются к будущей дорзальной стороне. На зародышевом кольце, на месте будущей дорзальной стороны эмбриона заметна аккумуляция клеток (видная как утолщение). Это эмбриональный диск (embryonic shield), который играет функцию организатора,

т.е. функционально аналогичен дорзальной губе бластопора амфибий. Клетки, проникающие внутрь через эмбриональный диск, формируют так называемый гипобласт, тогда как клетки, остающиеся снаружи, образуют эпибласт. Клетки гипобласта так же известны, как мезэнтодерма, которая в будущем даст начало энтодермальным и мезодермальным органам, а клетки, оставшиеся в эпибласте к моменту окончания гастрюляции, образуют эктодерму. Еще одним важным направлением движения клеток при гастрюляции является их перемещение в anteriальном направлении. В процессе гастрюляции формируется не только дорзо-вентральная (спинно-брюшная) ось (полярность) эмбриона, но и anteriо-постериорная (передне-задняя). Уже в процессе гастрюляции по мере перемещения клеток в дорзо-вентральном и anteriо-постериорном направлении начинается спецификация и дифференциация будущих органов. К примеру, к концу гастрюляции можно наблюдать зачатки головного мозга и хорды.

Период сегментации и дальнейшее развитие. После окончания гастрюляции начинается период сегментации, который продлится до достижения эмбрионом возраста 24 часов после оплодотворения. В этот период закладываются сомиты, появляется большинство внутренних органов (но не все). Т.о. к достижению возраста 24 часов эмбрион обладает практически всеми структурами, характерными для взрослого организма. Дальнейший рост и развитие в течение 2-4 месяцев закончится формированием половозрелого организма со всем свойственными ему особенностями.

Задание. Просмотрите видео, показывающее развитие Данио-рерио в течение первых 24 часов жизни, начиная с момента оплодотворения.

Задание. Внимательно рассмотрите схематический рисунок бластулы (рис. 20). Зарисуйте его. Обозначьте следующие структуры: бластодерма, глубокие клетки (DEL), наружный покровный монослой (EVL), синцитий (YSL), наружный синцитий (E-YSL), внутренний синцитий (I-YSL), желток, микротрубочки.

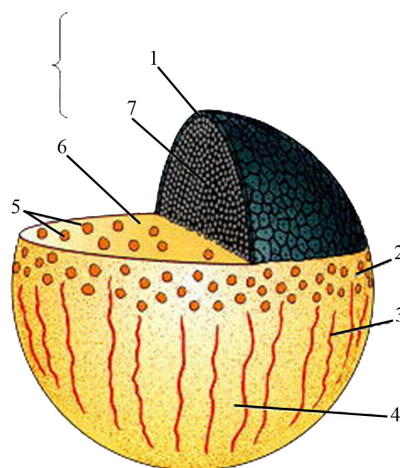


Рис.20. Бластула данио-рерио.

Задание. Рассмотрите схематический рисунок гаструлы. Эмбриональный диск, в разрезе (справа). Обозначьте следующие недостающие структуры на рисунке 21: вентральная сторона, дорзальная сторона. Обозначьте следующие недостающие структуры на рисунке Б: гипобласт, эпибласт.

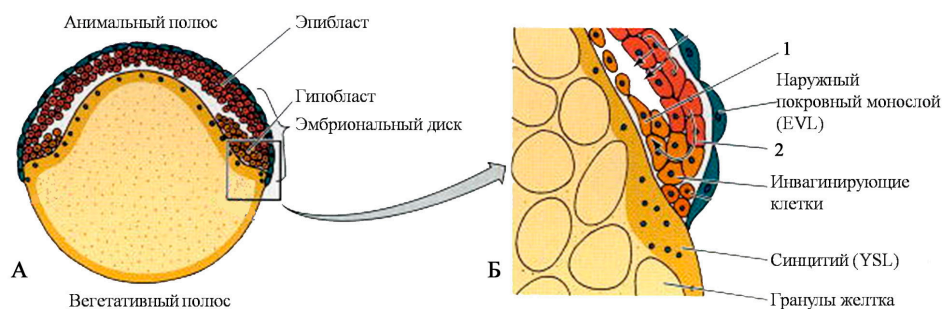


Рис.21. Гаструла данио-рерио.

Задание. Еще раз внимательно просмотрите видео. Постарайтесь распознать на видео описанные выше периоды развития. Внимательно рассмотрите предложенные фотографии (рис.22). Распределите их в хронологическом порядке, подпишите идентифицированные периоды, данные запишите в таблицу. Подпишите отмеченные стрелкой структуры: бластодиск, желток на вегетативном полюсе цитоплазмы, бластомеры, впячивание желтка вместе с YSL при эпиболии, заро-

дышевое кольцо, эмбриональный диск. На фотографии *a* обозначьте анимальный и вегетативный полюс, на фотографии *p* и *p'* покажите, где находится будущая дорзальная, будущая вентральная сторона. Покажите на фотографии *o*, где находятся anteriальный и posteriорный полюс тела эмбриона.

Таблица – Развитие Данио-рерио в течение первых 24 часов			
1-а, <i>период зиготы</i>			
2-й, <i>период деления, первое деление</i>			

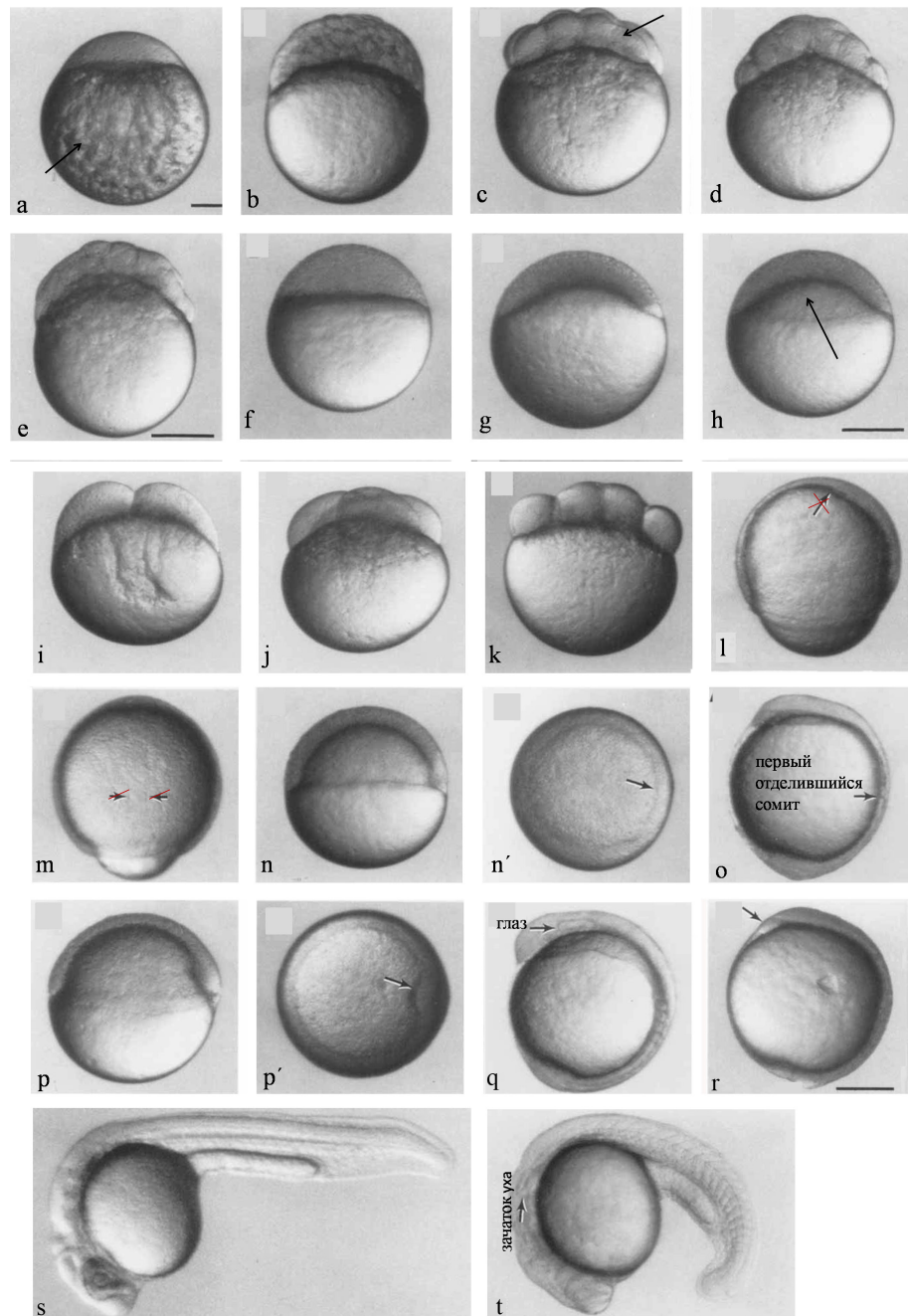


Рис. 22. Стадии развития Данио-рерио в течение первых 24 часов.

Задание. Ознакомьтесь с теоретическим материалом и ответьте на поставленные вопросы.

Эмбриональный диск играет важную роль для формирования дорзо-вентральной оси тела, способен трансформировать вентральную мезодерму в дорзальную. Эта структура индуцирует заложение основ будущего организма в период гаструляции. Ниже приведена схема эксперимента (рис.23). Изучите его и выберите рисунок (А, Б, В или Г), соответствующий ожидаемому результату этого эксперимента. Обоснуйте свое решение.

Эксперимент: на стадии гаструляции была взята часть эмбриона с эмбриональным диском. Эта часть была трансплантирована в акцепторную гаструлу на сторону, противоположную эмбриональному диску. Какие результаты вы ожидаете после такой трансплантации?

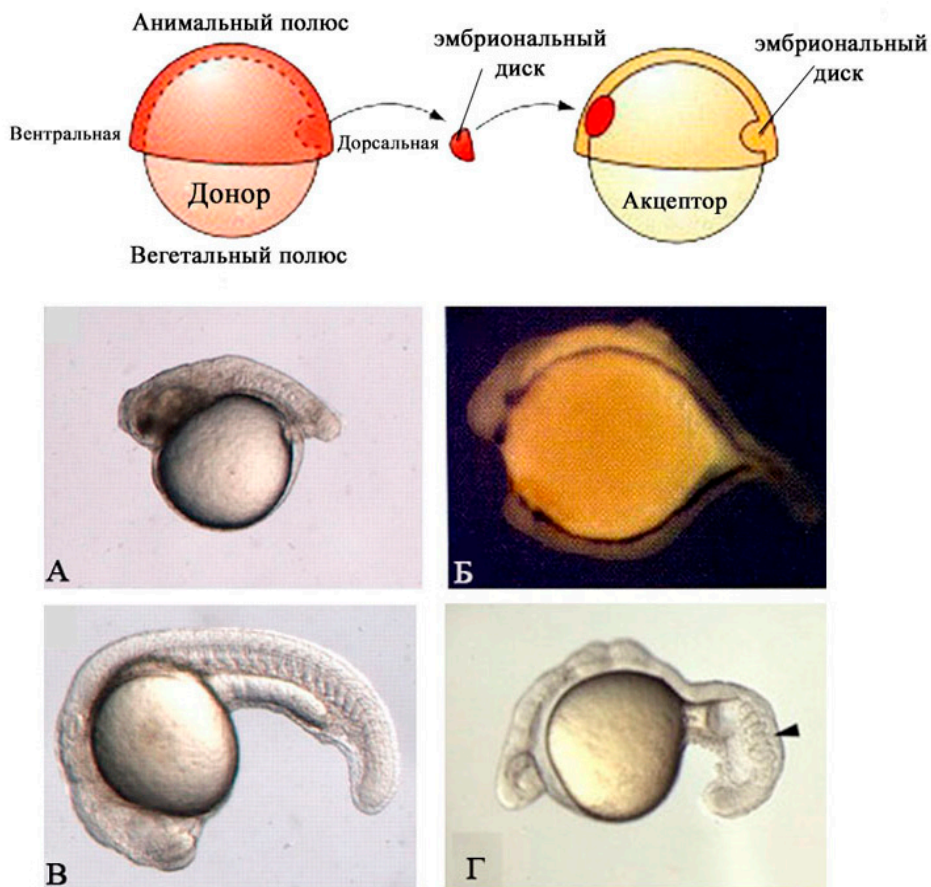


Рис. 23. Схема и результат эксперимента (см. задание 5).

Задание. Вспомните материал, с которым вы ознакомились на занятии, внимательно посмотрите на развивающийся эмбрион, подумайте логически и составьте список свойств и качеств, которые делают рыбку Данио-рерио столь удобной для изучения самых разных процессов развития. Составляя этот список задумайтесь над такими важными аспектами для удачного проведения экспериментов, как: количество материала для экспериментов (чем больше – тем лучше), наблюдение органов и их развития под микроскопом, доступность исследуемого материала (эмбрионов), как часто можно будет получать экспериментальный материал, степень удобства или сложности содержания животных, как долго ждать достижения эмбрионом стадии развития.

Продолжите список, исходя из полученных знаний и наблюдений.

1) Геном Данио-рерио полностью расшифрован.

2) Легко поддается генетическим манипуляциям, как через классические, так и через современные методы мутагенеза. Возможности проведения как прямого, так и обратного мутагенеза.

3) Легко поддается манипуляциям с помощью различных химических препаратов путем их простого растворения в воде или с помощью инъекций.

4) _____

5) _____

6) _____

7) _____

8) _____

Вопросы для самоподготовки:

1. Оплодотворение у рыб. Функция микропиле, их количество в яйцах костистых и осетровых рыб.

2. Моноспермия у костистых рыб и механизмы, обеспечивающие ее. Возможность полиспермии и ее последствия у осетровых рыб.

3. Дробление яиц. Характер и особенности дробления яиц у рыб разных систематических групп: пластиножаберных, хрящевых и костных ганоидов, двоякодышащих, костистых. Зависимость характера дробления от количества желтка в яйце и распределения его в нем после оплодотворения.

4. Перибласт у костистых и хрящевых рыб, его формирование и функции, функции перидермы у костистых рыб.

5. Классификация гаструл. Гастроляция у рыб. Карты презумптивных зачатков низших хордовых.

6. Формирование кишечной трубки. Природа желточной пробки у осетровых и костистых рыб.

7. Внзародышевые ткани и их функции. Внзародышевая эктодерма пластиножаберных и костистых рыб. Обрастание желтка внзародышевой эктодермой. Внзародышевая мезодерма осетровых, пластиножаберных и костистых рыб, ее происхождение.

Рекомендуемая литература: Осн. 1; Доп. 9, 11, 12, 30, 31.

ЗАНЯТИЕ №5

Тема: Развитие амфибий.

Цель занятия: Познакомиться с разными этапами эмбриогенеза у амфибий с помощью микропрепаратов.

В яйцеклетках амфибий желток сосредоточен на вегетативном полюсе, это мезолецитальный или умеренно телолецитальный тип яйцеклетки. Дробление амфибий полное, но неравномерное (голобластический тип) в связи со средним количеством желтка. В ходе радиального дробления образуются бластомеры разных размеров (микромеры на анимальном полюсе, и макромеры на вегетативном полюсе). В результате дробления формируется неравномерная амфибластула. Гастрюляция у амфибий протекает достаточно сложно, так как сочетаются несколько типов движения клеток – инвагинация, инволюция и эпиболия. Путем инвагинации и инволюции перемещаются предшественники энто- и мезодермальных клеток, а путем эпиболии – эктодермальные. В ходе гастрюляции образуется бластопор (первичный рот), имеющий вид кольца, внутри которого желточная пробка. Края бластопора называются губами: верхняя – дорсальная, нижняя – вентральная, а две боковые – латеральные. Процесс нейруляции у амфибий идет после оплодотворения от 36 до 56 часа и начинается с появления нервной пластинки, которая затем превращается в нервную трубку и первичный мозг.

Изучить и зарисовать микропрепараты:

Препарат №1. Дробление яйца лягушки (окраска гематоксилином и пикрофуксином) (рис. 24).



Рис. 24. Дробление яйца лягушки: 1 – стадия 4-х бластомеров, 2 – стадия 8-и баластомеров, 3 – стадия 16-ти бластомеров.

Задание. Изучить дробящееся оплодотворенное яйцо лягушки при малом увеличении (яйцо и бластомеры очень крупные). Отметить размеры бластомеров. Обозначить на рисунке: анимальные и вегетативные бластомеры.

На препарате представлен меридиональный срез икринки, находящейся на ранних стадиях дробления. Рассматривать данный препарат следует на малом увеличении, ориентируя анимальным (пигментированным) полюсом вверх. Первые две борозды дробления проходят меридионально, разделяя яйцо на четыре одинаковые клетки. При этом борозды врезаются в поверхность яйца не одновременно на всем протяжении, а распространяются постепенно от анимального полюса к вегетативному, что связано с неравномерным распределением желтка. Третья борозда проходит по экватору и разделяет яйцо на микромеры и макромеры. С этого момента дробление становится неравномерным.

При просмотре препаратов надо учитывать возможные варианты гистологической картины: если на срезе встречается два бластомера, отделенных меридиональной бороздой – это стадия либо двух, либо четырех бластомеров; если на срезе встречается три бластомера, отделенных меридиональными бороздами – это стадия четырех бластомеров; если на срезе два или три анимальных микромера и столько же вегетативных макромеров – это стадия восьми бластомеров.

Препарат №2. Бластула лягушки (окраска гематоксилином и пикрофуксином) (рис. 25).

Задание. Найти на микропрепарате при малом увеличении мелкие пигментированные анимальные бластомеры и не пигментированные вегетативные. Бластодерма многослойна. Бластоцель неправильной формы и смещена к анимальному полюсу. Зарисовать: бластулу лягушки. Обозначить на рисунке: анимальную бластодерму, бластоцель, вегетативную бластодерму.

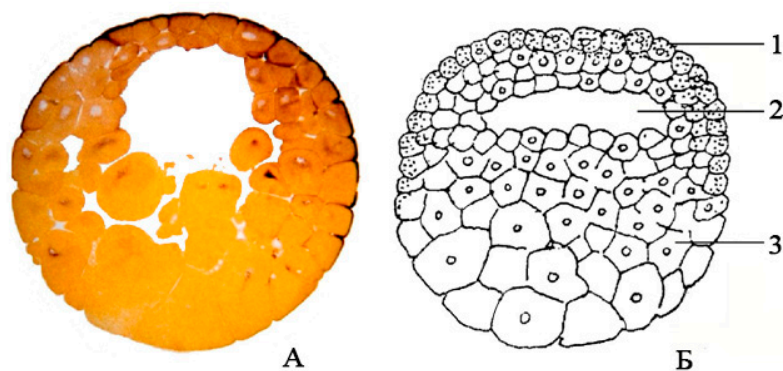


Рис. 25. Бластула лягушки: А – микропрепарат; Б – схема:
1 – анимальная бластодерма, 2 – бластоцель, 3 – вегетативная бластодерма.

На стадии 32 бластомеров появляется бластоцель – это ранняя бластула. Из-за неравномерности дробления бластоцель смещена к анимальному полюсу. Клетки ранней бластулы закруглены и местами неплотно соприкасаются между собой. Со стадии 128 бластомеров дробление становится беспорядочным. Борозды дробления проходят параллельно поверхности бластулы или тангенциально. Вследствие этого стенка бластулы становится многослойной. В такой бластуле видна пигментированная часть зародыша – крыша. Обычно она состоит из 1-3 слоев клеток. Клетки здесь утрачивают округлую форму и плотно прилегают друг к другу по типу эпителиальных, поэтому данная бластула называется эпителиальной. Вегетативная часть бластулы (дно) – представлена крупными клетками с большим содержанием желтка. Между анимальными и вегетативными частями располагается экваториальная (краевая) зона. Здесь стенка бластулы образована клетками средней величины, содержащими небольшое количество пигментных зерен и желточных включений.

Препараты №3-5. Гаструла лягушки на разных стадиях развития (окраска гематоксилином и пикрофуксином) (рис. 26).

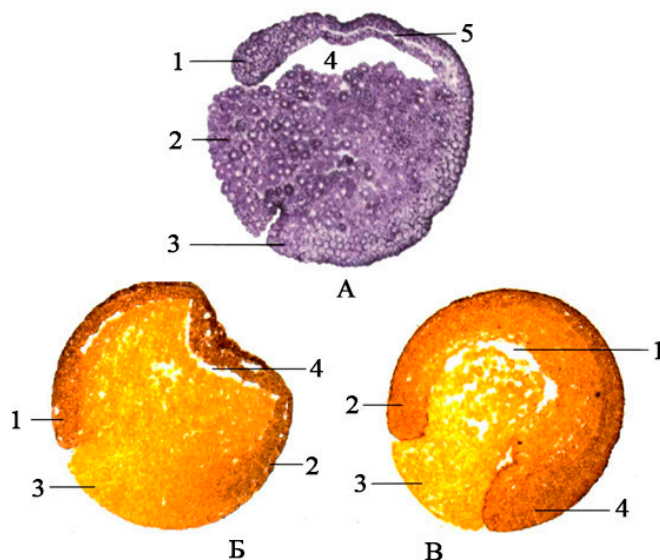


Рис. 26. Стадии развития гастролы лягушки (А-В).

Задание. Изучить препараты при малом (x8) увеличении. Определить стадию развития гастролы, зарисовать ее и обозначить основные структуры (энтодерму, клетки глубокой инволюирующей краевой зоны, бластоцель, спинную губу бластопора, бластопор, вегетативные бластомеры) (рис. 26. А-В), соотнести с описанием стадий представленным ниже. На увеличении x20 и x40 рассмотреть детали строения клеток.

Сориентировать препарат анимальной стороной зародыша вверх (спинная сторона образована более мелкими бластомерами). Она более пигментирована, и на ней более четко обозначена складка обрастания. В зависимости от степени завершенности процесса гастрюляции различают раннюю, среднюю и позднюю гастролы. Гастрола образована: наружным зародышевым листом – эктодермой, а энтодерма находится внутри зародыша.

А. Ранняя гастрола. Внешним признаком ранней гастролы является возникновение на поверхности зародыша бластопора в виде дуговидного вдавления или щели в середине серого серпа бывшей зиготы (стадия серповидного бластопора). Клетки наружного слоя этой области поляризуются и приобретают колбовидную форму, по-

грузаясь вглубь зародыша. На сагиттальном срезе это место хорошо заметно в виде небольшого *гастрального впячивания* (инвагинация), дно которого образовано веером *колбовидных клеток*. Пигментированная складка над этим впячиванием и есть *дорзальная губа бластопора*. Будущая вентральная губа бластопора обозначена скоплением пигмента в поверхностном слое зародыша вегетативнее дорзальной губы. *Бластоцель* в это время еще занимает положение, характерное для бластулы. Анимальная часть зародыша – пласт из 3-4 слоев пигментированных мелких клеток (микромеров) продолжает обозначаться как *крыша бластоцеля*. Крупные богатые желтком клетки вегетативного полюса (макромеры) принято называть *вегетативной желточной массой*. В экваториальной области зародыша находится клетки *краевой зоны* (мезомеры).

Б. Средняя гастрולה. Внешним признаком средней гастролы является формирование боковых и вентральной губы бластопора и его смыкание (стадия кольцевидного бластопора). Формирование этих губ также начинается с образования колбовидных клеток. Первые колбовидные клетки (дорзальной губы), погрузившись внутрь, начинают активно двигаться вдоль внутренней стенки бластоцеля в анимальном направлении, увлекая за собой клетки краевой зоны и клетки поверхностного слоя, которые путем инволюции (подворачивания) постепенно перемещаются внутрь. Подворачивание и миграция клеток совершаются и через боковые, и вентральную губы бластопора, но менее интенсивно. Гастральное впячивание также значительно глубже на дорзальной стороне (у боковых и вентральной губ, полного гастрального впячивания так и не происходит).

К движениям инволюции добавляются движения клеток краевой зоны из более латеральных и вентральных областей к дорзальной медиальной плоскости зародыша (латеро-медиальная миграция), где они встраиваются друг между другом (интеркаляция). Результатом этих процессов является растяжение дорзальной стороны зародыша в продольном (анимально-вегетативном) направлении – так называемое конвергентное растяжение. Зародыш, имеющий до того округлую форму, постепенно начинает удлиняться. Кроме того, на протяжении всей гастролляции происходит радиальная интеркаляция клеток подповерхностного слоя (встраивание их в поверхностные слои), в результате чего количество слоев уменьшается.

На сагиттальном срезе средней гастролы видно, что *эктодерма* отчетливо отделяется от внутренних листков и состоит из немногих слоев пигментированных клеток. Внутри зародыша становится видна возникшая щелевидная полость первичной кишки – *гастроцель* (*архентерон*), которая затем расширяется. Крыша гастроцеля представлена подвернувшимся через дорзальную губу бластопора материалом серого серпа. Его лидирующий край состоит из крупных колбовидных клеток энтодермы (*материал прехордальной пластинки*). Следом за ним вворачивается *материал хордомезодермы*. Важной особенностью подворачивания клеточных пластов через дорзальную губу бластопора является перестройка структуры и характера контактов между клетками – от эпителиоподобного столбчатого слоя с плотными клеточными контактами до округлых слабо связанных между собой клеток. Эти пласты разделяет между собой *деляминационная борозда*, которая постепенно удлиняется по направлению к вегетативному полюсу. Дно гастроцеля образовано *энтодермальными клетками желточной пробки*, которые образуют также тонкую перегородку, отделяющую бластоцель от гастроцеля.

Бластоцель начинает вытесняться первичной кишкой, смещаясь вегетативнее и уменьшаясь в размерах. Формируется *вентральная губа бластопора*. Ограниченный кольцевидным бластопором, клеточный материал имеет вид подушки, которая называется *желточной пробкой* (часть энтодермы). На срезе она расположена между губами бластопора и состоит из крупных энтодермальных клеток. Ее диаметр составляет около 1/3 диаметра зародыша.

В. Поздняя гастрола. Внешним признаком поздней гастролы является постепенное сокращение диаметра бластопора вплоть до схождения его в точку в конце гастрюляции. К уже описанным процессам движения клеток добавляется эпиболия – обрастание вегетативного полушария зародыша клетками анимального полушария. Эпиболия является результатом размножения клеток и радиальной интеркаляции. За время гастрюляции клетки анимального полушария трижды успевают пройти митотический цикл, их количество увеличивается примерно в 2^3 раз, а размеры уменьшаются. Слой поверхностных клеток благодаря делениям становится тоньше, и его клетки дополнительно распластываются. Кроме того, в него интегрируются путем интеркаляции глубокие клетки крыши бластоцеля и краевой зоны. В результате площадь поверхностного пласта, на анимальном полушарии увеличивается и его

клетки начинают обрастать вегетативное полушарие. Также происходит инволюция клеток желточной пробки. Эпиболлия в сочетании с конвергентным растяжением дорзальной стороны зародыша и инволюцией клеток желточной пробки приводит к сокращению диаметра кольцевого бластопора. Гастрuliaция завершается, когда бластопор сокращается до точки, вся желточная пробка погружается внутрь зародыша, а клетки анимального полушария покрывают всю поверхность вегетативного.

Точечный бластопор (теперь он называется *гастропором*) становится анусом будущего животного. Его положение не совпадает с вегетативным полюсом яйца и бластулы, а сдвинуто вентральное из-за более интенсивных движений клеток на дорзальной стороне зародыша.

На сагиттальном срезе поздней гастрюлы лидирующий край крыши гастрюцеля достиг анимального полюса, и колбовидные клетки образовали выстилку архентерона в передней части. Гастрюцель расширился, бластоцель смещен на вентральную сторону зародыша. Вентральная губа стала незначительно глубже. Диаметр желточной пробки заметно уменьшился (менее $\frac{1}{4}$ диаметра яйца). На дорзальной стороне в центре мезодермального пласта начинает формироваться *тяж хордальных клеток*.

Препарат №6. Нейрула лягушки (поздняя нейрула) (окраска гематоксилином и пикрофуксином) (рис. 27).

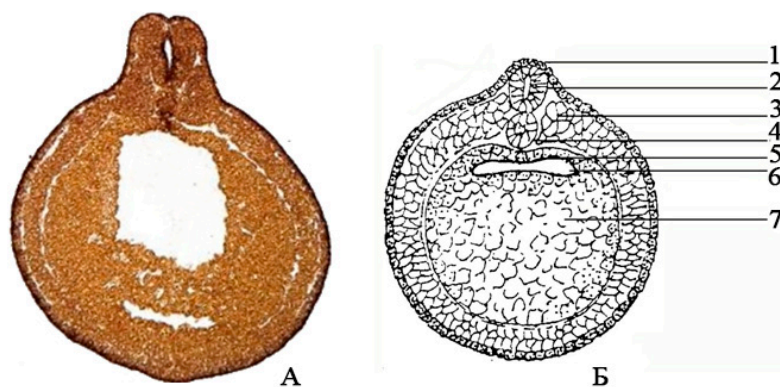


Рис. 27. Нейрула лягушки (поздняя нейрула): А – микропрепарат; Б – схема: 1 – эктодерма, 2 – нервная трубка, 3 – мезодерма, 4 – хорда, 5 – дорсальная часть первичной кишки, 6 – полость первичной кишки, 7 – энтодерма.

Задание. Изучит и зарисовать нейрулу лягушки. Обозначить на рисунке: эктодерму, нервную трубку, мезодерму, хорду, дорсальную часть и просвет архентерона, полость первичной кишки, энтодерму.

На поперечном срезе 3-х слойного зародыша лягушки найти эпидермис, нервную пластинку или нервную трубку, в зависимости от стадии нейруляции, энтодерму и мезодерму, полость первичной кишки. Клетки эпидермиса мелкие, кубической формы. Полость первичной кишки (архентерон) имеет вид щели и смещен к дорсальной стороне зародыша. У поздней нейрулы нервная пластина свернута в нервную трубку.

При просмотре необходимо ориентировать срез спинной стороной кверху и изучить при малом увеличении. На спинной стороне под эктодермой видна нервная трубка. Эктодерма однослойна, образована мелкими темноокрашенными клетками кубической формы, цитоплазма содержит пигментные зерна. Под нервной трубкой находится хорда, состоящая из плотнорасположенных клеток с четко выраженными границами, цитоплазмой, содержащей небольшое количество пигментных зерен и желточных включений. Под хордой видна полость первичной кишки (*гастроцель*), которая затем преобразуется в полость вторичного кишечника. Нижняя стенка первичной кишки – более толстая и состоит из крупных клеток богатых желточными включениями. Верхняя стенка тонкая, состоит из мелких клеток. Мезодерма, образовавшаяся из материала «краевой зоны» бывшей бластулы, представлена плотным пластом однородных клеток и имеет вид двух клиньев, соединяющихся на брюшной стороне зародыша. Широкие основания этих крыльев располагаются по бокам от хорды, а их узкие вершины располагаются вентрально между экто- и энтодермой.

Задание. Изучите теоретический материал. Предложите и зарисуйте (схематично) эксперимент (ы), который бы вы провели для выявления центра Ньюкупа.

Дорсальная губа бластопора амфибий играет важнейшую роль при гастрюляции и отвечает за формирование дорсо-вентральной оси тела. Другое название для этих структур – организатор, т.к. они «организуют» окружающие их клетки и стимулируют их развитие по определенному пути. Так, клетки дорсальной губы бластопора при нормальной развитии, дают начало хорде и дорсальным со-

митам (миотомам), т.е. формируют дорсальные структуры. Кроме того, такая дорсальная мезодерма сигнализирует находящейся над ней эктодерме (через специальные сигнальные молекулы) развиваться в нервную трубку. Т.о. и происходит формирование дорсальной стороны эмбриона. Пересадка организатора с дорсальной стороны гастрюлы на вентральную сторону приводит к дорсализации вентральной стороны, формированию второй дорсо-вентральной оси и, как результат этого, к образованию осевого комплекса органов второго эмбриона на том же зародыше (эксперимент Шпемана-Мангольд). В процессе развития организатор появляется не сам по себе, его индуцирует так называемый центр Ньюкупа: группа клеток, расположенных на самой дорсальной стороне вегетативной половины ранней бластулы амфибий, т.е. под будущим организатором.

Интересно, что уже при оплодотворении яйцеклетки амфибий закладывается будущая дорсо-вентральная ось зародыша (рис. 28). На стороне яйцеклетки, противоположной месту проникновения сперматозоида, возникает зона пигментации – серый серп. Эта сторона обозначает будущую дорсальную сторону тела зародыша, тогда как сторона, на которой сперматозоид входит в яйцеклетку соответствует будущей вентральной стороне тела.

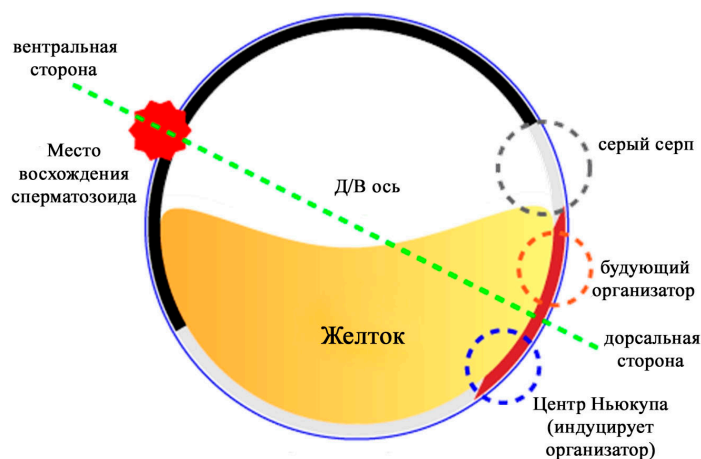


Рис. 28. Схематическое изображение ранней бластулы амфибий и расположение важнейших для дальнейшего развития структур: Д/В – дорсо-вентральная ось.

Вопросы для самоподготовки:

1. Гастрюляция. Механизмы клеточных движений в процессе гастрюляции. Типы гастрюляции. Особенности гастрюляции у беспозвоночных животных (иглокожие, насекомые).

2. Гастрюляция у амфибий. Опыты Г. Шпемана и Г. Мангольд. Первичная эмбриональная индукция.

3. Факторы, обеспечивающие миграцию клеток (колбовидные клетки, клетки глубокой инволюирующей краевой зоны). Образование архентерона.

4. Роль спинной губы в индуцировании образования осевых органов у зародыша лягушки.

5. Нейруляция у амфибий. Ранняя и поздняя нейрула. Нервная пластинка. Нервная трубка. Нервный гребень. Миграция нейробластов. Осевые органы нейрулы амфибий.

Рекомендуемая литература: Осн. 1, 3-5; Доп. 3, 5, 7, 8, 9, 12, 30, 31.

ЗАНЯТИЕ №6

Тема: Развитие птиц.

Цель занятия: Познакомиться с разными этапами эмбриогенеза у птиц с помощью микропрепаратов.

Птицы относятся к группе *амниот*, эмбриональное развитие которых проходит на суше, внутри амниотического яйца. Для обеспечения нормального развития у них формируются *временные (провизорные) органы* – амнион, хорион, желточный мешок и аллантоис.

Яйцеклетка птиц относится к телolecитальному типу, поэтому дробление у них меробластическое.

Особенностью данного типа развития является более позднее обособление кишечной трубки. Этот процесс связан с формированием провизорных органов. До определенного момента кишечная энтодерма располагается на крыше желточного мешка. Замыкание кишечной трубки происходит за счет образования туловищных складок. Кишка замыкается последней на конечных этапах инкубации. В этой области происходит втягивание остатков желточного мешка, долгое время служащего основным запасом пищи для развивающегося эмбриона.

Через 21 день происходит вылупление куриного зародыша, который освобождается от всех оболочек и переходит к самостоятельной жизни.

Изучить и зарисовать микропрепараты:

Препарат №1. Первичная полоска зародыша курицы. Поперечный срез (окраска гематоксилином и эозином) (рис. 29).

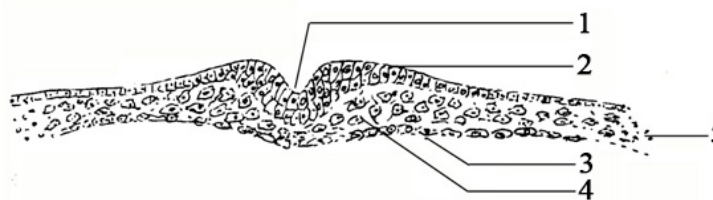


Рис. 29. Первичная полоска. Поперечный срез через зародыш курицы (гематоксилин и эозин): 1 – первичная бороздка, 2 – первичная полоска, 3 – энтодерма, 4 – мезенхима, 5 – край обрастания.

Задание. Препарат рассмотреть при малом увеличении. В первичной полоске сверху расположена многослойная эктодерма, ниже – тонкая однослойная кишечная энтодерма и лежащая между ними рыхлая мезенхима. По краю обрастания желтка клетки эктодермы и энтодермы утончаются, приобретают плоскую форму.

Обозначить на рисунке: первичную бороздку, первичную полосу, энтодерму, мезенхиму, край обрастания.

При большом увеличении видно, что в периферических участках среза клетки верхнего слоя невысокие и высота их увеличивается по мере приближения к центру: они становятся кубическими, а затем столбчатыми в области первичной полосы. Скопление клеток сверху – это первичная полоска, а углубление в ней – первичная бороздка. В области первичной бороздки клетки располагаются рыхло и имеют булавовидную форму. По обе стороны от первичной полосы зародышевый материал разделен на зародышевые листки – мощную поверхностно расположенную многослойную эктодерму; находящуюся на желтке тонкую однослойную кишечную энтодерму; и лежащую между ними рыхлую мезодерму.

Препарат №2. Закладка внутренних органов у птиц (тотальный препарат) (гематоксилин и эозин) (рис. 30).

Задание. Изучить микропрепарат зародыша курицы на 12-24 ч. инкубации, зарисовать стадию первичной полосы. Обозначить на рисунке: темное поле, просвечивающую область зародышевого диска, головной конец, гензеновский узелок, первичную ямку, первичную бороздку, первичный валик, хвостовой конец.

При малом увеличении или с помощью лупы надо ориентировать зародышевый бластодиск широкой светлой частью кверху. Эта часть соответствует переднему концу тела зародыша. Внутренний отдел бластодиска свободен от желтка, это просвечивающая область зародышевого диска. Наружный отдел бластодиска содержит желток, его называют темным полем. По средней линии светлого поля от заднего, суженного конца к переднему располагается первичный валик, образующая на переднем конце расширение – *гензеновский узелок*. Формированию этих структур предшествовало движение клеток по краям бластодиска. Столкнувшиеся у его заднего конца клеточные потоки слились и образовали по средней линии клеточный тяж.

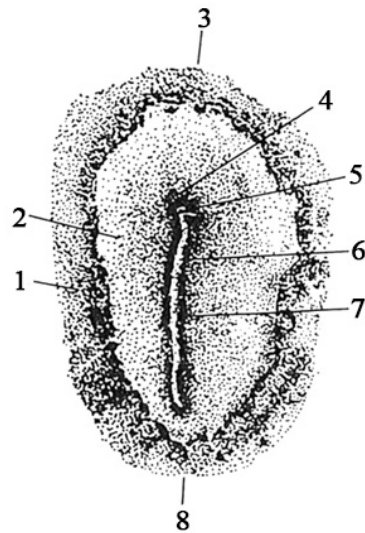


Рис. 30. Куриный зародыш на стадии первичной полоски (вид со спинной стороны): 1 – темное поле, 2 – просвечивающая область зародышевого диска, 3 – головной конец, 4 – гензеновский узелок, 5 – первичная ямка, 6 – первичная бороздка, 7 – первичный валик, 8 – хвостовой конец.

В средних участках щитка клетки продвигались медленнее. Поэтому и образовался гензеновский узелок. По первичной полоске проходит светлый желобок – первичная бороздка, переходящая в области гензеновского узелка в первичную ямку. Эти два углубления образовались вследствие миграции клеток в промежуток между эктодермой и энтодермой. Материал мезодермы подвернулся и мигрировал под эктодерму через боковые края первичной бороздки, а материал хорды – через передний край первичной ямки. Закладка мезодермы просвечивает в виде боковых теней около первичной полоски и гензеновского узелка. Материал хорды (головной отросток) иногда виден под эктодермой в виде продольной тени, идущей от гензеновского узелка к головному концу зародыша. Края первичной бороздки по своему значению соответствуют боковым губам бластопора, передний край первичной ямки – дорсальной губе, первичная 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.

Препарат №3. Осевые органы зародыша курицы (окраска гематоксилином) (рис. 31).

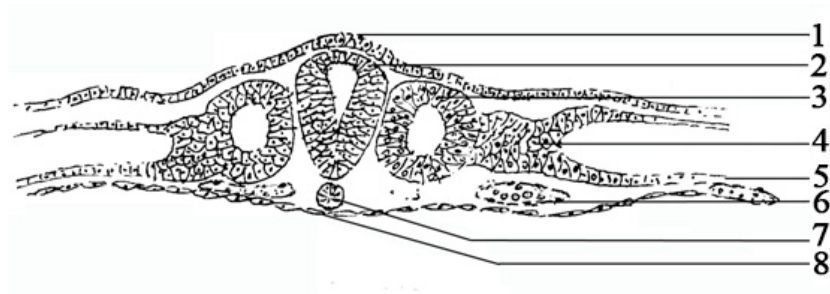


Рис. 31. Осевые органы зародыша курицы (гематоксилин): 1 – эпидермис, 2 – нервная трубка, 3 – сомит, 4 – сегментные ножки (нефротомы), 5 – несегментированная мезодерма (спланхнотом), 6 – аорта, 7 – хорда, 8 – энтодерма.

Задание. Изучить и зарисовать осевые органы зародыша курицы. Обозначить на рисунке: эпидермис, нервную трубку, сомит, сегментные ножки, несегментированную мезодерму, аорту, хорду, энтодерму.

Препарат рассмотреть при малом увеличении. Мезодерма расположена по бокам нервной трубки. Ясно видно, что она состоит из 3-х частей: сомитов, нефротомов (сегментных ножек) и несегментированной мезодермы (спланхнотом). Париетальный (пристеночный) листок спланхнотомы примыкает к эктодерме, а висцеральный внутренний, подстилает энтодерму. Между обеими листочками находится целом (вторичная полость тела). Сверху кишечной энтодермы находится тонкостенные аорты.

Препарат №4. Туловищная и амниотическая складки зародыша курицы (окраска гематоксилин) (рис. 32).

Задание. Изучить и зарисовать туловищную и амниотическую складки у зародыша курицы. Обозначить на рисунке: амниотическую складку, нервную трубку, сомит, хорду, нефротом, аорту, туловищную складку, целом, энтодерму кишки.

При малом увеличении найти на препарате: амниотическую складку (она впоследствии сомкнется над зародышем и образует наружную оболочку и внутреннюю амниотическую); туловищную складку. Хорошо видны кровеносные сосуды в стенке желточного мешка, которая образована желточной мезодермой и висцеральной мезодермой. На срезе, в области сегментных ножек видны нефротомы (парамезонефральный проток).

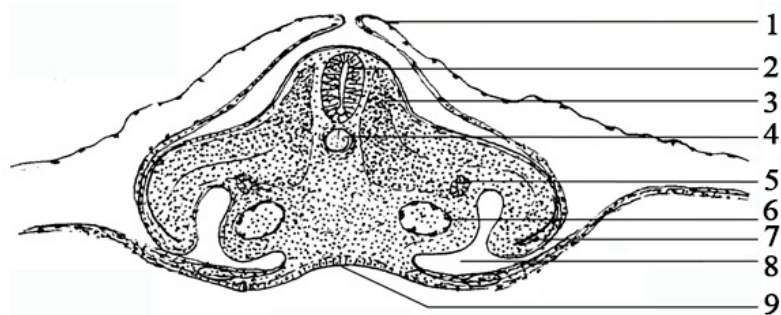


Рис. 32. Туловищная и амниотическая складки у зародыша курицы (гематоксилин и эозин): 1 – амниотическая складка, 2 – нервная трубка, 3 – сомит, 4 – хорда, 5 – нефротом, 6 – аорта, 7 – туловищная складка, 8 – целом, 9 – энтодерма кишечника.

На данном препарате видны те же самые структуры, что и на предыдущем. Кроме того, здесь присутствуют туловищные и амниотические складки. Благодаря образованию туловищных складок зародыш приподнимается над желтком. Эти складки как бы подрастают под зародыш. Амнион образуется в виде складок (амниотические) внезародышевой эктодермы и париетального листка мезодермы. Первой (приблизительно на 30-40 день развития – 12-15 пар сомитов) появляется головная складка амниона, которая растет назад над головой зародыша, одевая его в виде капюшона. Позже образуются боковые складки, растущие назад и навстречу друг другу и постепенно сливающиеся в направлении к заднему концу тела, где на стадии 27 пар сомитов образуется хвостовая складка амниона. Процесс слияния амниотических складок продолжается до стадии 31-34 пар сомитов (3 суток инкубации).

В результате слияния амниотических складок образуется одновременно две оболочки: серозная (хорион) и амнион, и между ними располагается внезародышевая целомическая полость – экзоцелом.

По мере развития серозная оболочка срастается еще с одной внезародышевой оболочкой – аллантоисом и образуется хориоаллантоис. Аллантоис образуется как вырост задней кишки зародыша. Снаружи он покрыт мезодермой, под которой лежит энтодерма.

Препарат №5. Зародыш курицы на стадии поздней нейрулы (окраска гематоксилином) (рис. 33).

Задание. Изучит и зарисовать микропрепарат. Обозначить на рисунке: мозговой и глазной пузыри, зачаток сердца, головную складку, спинной мозг, сомиты.



Рис. 33. Куриный зародыш на стадии поздней нейрулы: 1 – мозговой пузырь; 2 – глазной пузырь; 3 – зачаток сердца; 4 – головная складка; 5 – спинной мозг; 6 – сомиты.

Этот этап приходится на 30-33 час инкубации. У зародыша наблюдается 9 пар сомитов. Передний отдел нервной трубки уже представляет собой зачаток головного мозга. Эмбриональный мозг разделяется перетяжками на передний, средний и задний мозговые пузыри. Передний мозг образует боковые выпячивания – зачатки глазных пузырей. Задний мозговой пузырь без резкой границы переходит в спинной мозг. Передний конец тела обособлен от желтка благодаря продолжающемуся вращению под зародыш головной складки, в результате чего передняя кишка увеличивается в длину. Передние кишечные ворота в этот период находятся на одном уровне с формирующимся сердцем (оно пока имеет вид трубки). Продолжается формирование сосудистого поля в области *area opaca*. Кровяные

островки уже представляют собой скопления мезенхимных клеток, где периферический слой этих клеток отделяется от их центральной массы и образует эндотелиальную стенку сосуда, а клетки центральной массы дифференцируются в первичные эритробласты. Островки соединяются между собой, образуя сеть кровеносных капилляров. В теле зародыша кровеносные сосуды образуются тем же способом. Первыми образуются крупные внезародышевые сосуды, связанные с сердцем – желточные вены. В это время сердце слабо изогнуто вправо. Несколько позже появляются головные изгибы и зародыш поворачивает голову.

Вопросы для самоподготовки:

1. Особенности дробления яйцеклетки птиц в связи с наземным образом жизни.
2. Гастрюляция. Первичная бороздка. Движение предшественников мезодермы. Формирование осевых органов у зародыша курицы.
3. Нейруляция. Нервная трубка. Нейробласты. Развитие головного и спинного мозга, периферического отдела нервной системы позвоночных.
4. Формирование провизорных органов у птиц.
5. Формирование осевых органов у зародыша курицы.
6. Презумптивная карта птиц.

Рекомендуемая литература: Осн. 1, 3-5; Доп. 5-7, 9, 24, 30.

ЗАНЯТИЕ №7

Тема: Развитие млекопитающих.

Цель занятия: Познакомиться с этапами эмбрионального развития млекопитающих.

Изучить и зарисовать микропрепараты:

Препарат №1. Плацента человека. Материнская часть (окраска гематоксилином и эозином) (рис. 34).

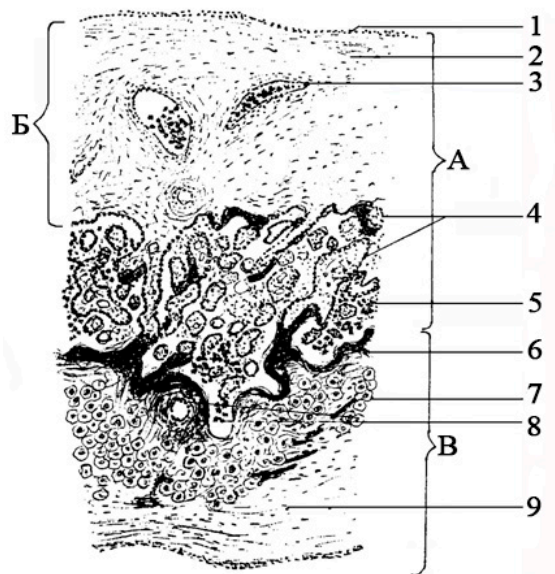


Рис. 34. Плацента человека: А – плодная часть, Б – хориальная пластинка, В – маточная часть, 1 – внезародышевая эктодерма (амниотический эпителий), 2 – соединительная ткань амниона, 3 – крупные сосуды хориальной пластинки, 4 – ворсинки хориона, покрытые цитотрофобластом, 5 – гемохориальное пространство заполненное кровью, 6 – фибриноид, 7 – децидуальные клетки, 8 – сосуды эндометрия, 9 – эндометрий.

Задание. При малом увеличении микроскопа рассмотреть срез плаценты. Изучить и зарисовать фрагмент препарата плаценты человека. Обозначить на рисунке: плодную часть, хориальную пластинку, маточную часть: внезародышевую эктодерму (амниотический эпителий), соединительную ткань амниона, крупные сосуды хориальной пластинки, ворсинки хориона, покрытые цитотрофобластом, гемохориальное пространство, фибриноид, децидуальные клетки, сосуды эндометрия, эндометрий.

риальное пространство, фибриноид, децидуальные клетки, сосуды эндометрия, эндометрий.

Септы отходят от базальной пластинки в толщу плаценты. Базальная пластинка и септа покрыты фибриноидом, окрашенным в малиновый цвет. Видно, как некоторые ворсинки (якорные) доходят до базальной пластинки и срастаются с ней.

Препарат №2. Плацента человека. Плодная часть (окраска гематоксилином и эозином) (рис. 35).

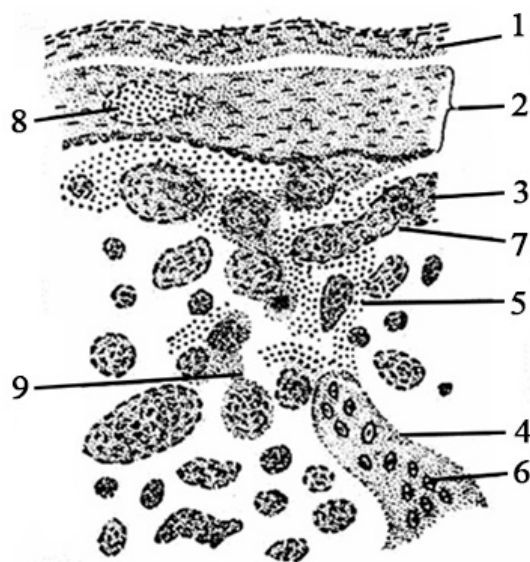


Рис. 35. Плацента человека (плодная часть): 1 – амнион; 2 – хориальная пластинка; 3 – ворсинка хориона; 4 – соединительнотканная перегородка; 5 – кровь матери; 6 – децидуальные клетки; 7 – синцитиотрофобласт; 8 – кровеносный сосуд; 9 – фибриноид.

Задание. Изучить микропрепарат. При малом увеличении найти на препарате: ворсинки хориона, покрытые цитотрофобластом, фибриноид, внезародышевую соединительную ткань (хориальная пластинка), эпителий амниотической оболочки, гемохориальное пространство.

Препарат представляет собой срез плодной части плаценты. На краю среза можно увидеть амнион (при приготовлении препарата он часто отслаивается), выстилающий его цилиндрический эпителий

и под ним студенистую соединительную ткань. Через небольшое щелевидное отверстие под амнионом видна соединительная ткань хориальной пластинки, в которой иногда заметны кровеносные сосуды. В глубине объекта обычно удастся найти срезы ворсинок хориона разной формы и величины. Передвигая препарат, можно видеть соединительнотканые перегородки с крупными децидуальными клетками, относящиеся к материнской части плаценты.

Препарат №3. Пуповина свиньи. Поперечный срез (окраска гематоксилином и эозином) (рис. 36).

Задание. Изучить и зарисовать микропрепарат. Обозначить на рисунке: амниотический эпителий, студенистую ткань, вену пупочного канатика, артерии пупочного канатика, рудименты желточного мешка.

Рассмотреть препарат при малом увеличении. Найти: пупочные сосуды (вену и артерии), соединительнотканную строму, рудимент желточного мешка. В просвете сосудов могут быть эритроциты.



Рис. 36. Пуповина свиньи. Поперечный срез (гематоксилин и эозин):
1 – амниотический эпителий, 2 – студенистая ткань, 3 – вена пупочного канатика,
4 – артерия пупочного канатика, 5 – рудимент желточного мешка.

На препарате представлен поперечный срез пуповины, покрытый амниотическим эпителием. Внезародышевая соединительная ткань, составляющая строму пуповины, имеет студенистый характер и называется «вартонов студень». В состав пуповины входят две артерии, по которым течет венозная кровь и вена с артериальной кровью. Артерии несут венозную кровь к плаценте, а вена – артериальную к

зародышу. Кроме того, в состав пуповины ходят рудиментарный желточный мешок, выстланный плоским эпителием и алантоис, выстланный кубическим эпителием, что свидетельствует о происхождении млекопитающих от рептилий.

Зарисовать схему закладки осевых органов и внезародышевых органов у эмбриона человека (рис. 37).

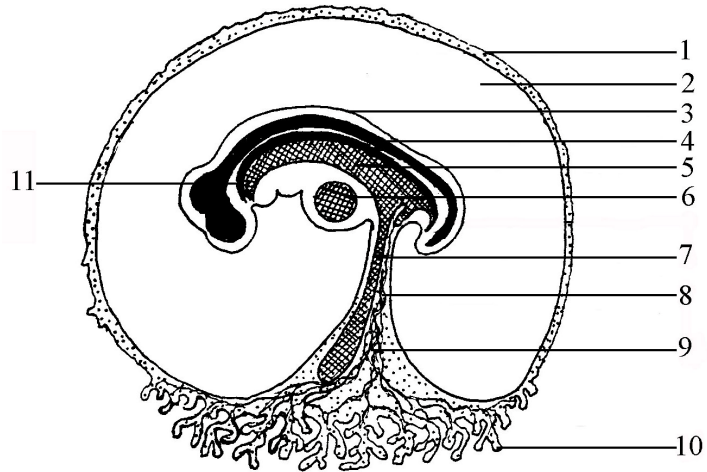


Рис. 37. Схема закладки осевых органов и образования внезародышевых органов у эмбриона человека: 1 – стенка околоплодного пузыря, 2 – полость амниона, 3 – тело зародыша, 4 – нервная трубка, 5 – кишечная трубка, 6 – сердце, 7 – аллантоис, 8 – желточный мешок, 9 – сосуды пупочного канатика, 10 – ворсинки хориона, 11 – хорда.

Препарат №3. Зародыш крысы (сагиттальный срез зародыша крысы) (окраска гематоксилин – эозином) (рис. 38).

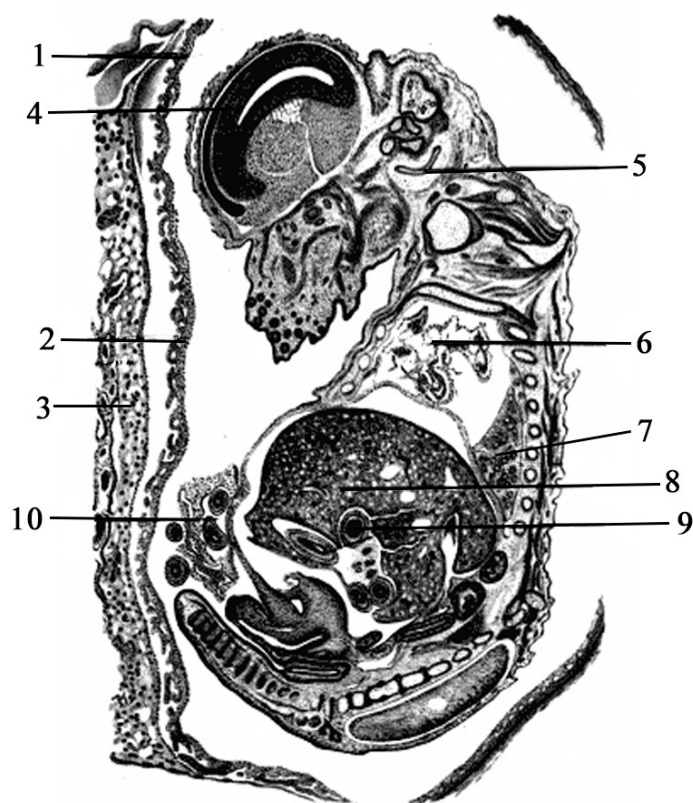


Рис. 38. Сагиттальный разрез зародыша крысы: 1 – амнион; 2 – хорион; 3 – плацента; 4 – мозговой пузырь; 5 – слуховой пузырек; 6 – зачаток сердца; 7 – легкие; 8 – печень; 9 – кишечная трубка; 10 – пупочный канатик.

Задание. Изучить тотальный препарат зародыша крысы.

На данном препарате хорошо различимы мозговые пузыри и канал спинного мозга, верхняя и нижняя челюсть, органы пищеварительной системы – ротовая полость, глотка, пищевод, желудок, петли кишечника и печень. В области грудной клетки отчетливо видны сердце и легкие. Кроме того, хорошо различимы верхние и нижние конечности. Снаружи зародыш окружен тонкой амниотической оболочкой и хорионом, который можно различить по характерной ворсинчатой структуре.

Вопросы для самоподготовки:

1. Дробление яйцеклетки человека. Морула. Бластоциста. Трофобласт. ВКМ. Имплантация бластоцисты в слизистую матки.
2. Гастрюляция у млекопитающих. Первичная полоска. Клеточные движения в процессе гастрюляции. Эктодерма.
3. Дифференциация энтодермы. Развитие органов пищеварительной и дыхательной систем.
4. Дифференциация мезодермы у млекопитающих. Развитие органов опорно-двигательной, мышечной и мочеполовой систем.
5. Нейруляция у млекопитающих. Развитие нервной системы.
6. Внематочные органы у млекопитающих.

Рекомендуемая литература: Осн. 1, 3-5; Доп. 5-7, 9, 24, 30.

ЗАНЯТИЕ №8

Тема: Постэмбриональное развитие животных. Метаморфоз.

Цель занятия: Изучить особенности постэмбрионального развития различных групп животных.

У животных метаморфозом (метаболией), называется глубокое преобразование строения организма в период постэмбрионального развития. Метаморфоз связан обычно с резкой сменой условий существования и образа жизни животного в течение его индивидуального развития – онтогенеза, например с переходом от свободноплавающего к прикрепленному образу жизни, от водного – к наземному или воздушному и т.п. Поэтому в жизненном цикле животных, развивающихся с метаморфозом, бывает хотя бы одна личиночная стадия, в которой организм существенно отличается от взрослого животного.

Задание. Изучить теоретический материал и зарисовать личиночные стадии различных групп животных.

1. Метаморфоз иглокожих (морской еж) (рис. 39). У многих иглокожих (морских звезд и морских ежей) постэмбриональное развитие начинается со стадии жгутиконосной бластулы. Только после выхода зародыша из яйцевых оболочек происходит гастрюляция, причем образовавшийся путем впячивания первичный кишечник подразделяется поперечной перетяжкой на более глубокую часть, зачаток целомической мезодермы, и энтодермальный зачаток кишки. В результате процесса гастрюляции обособляются три зародышевых листка: эктодерма (личиночные покровы), энтодерма (кишка) и мезодерма (первичная и вторичная мезенхима, целом). Бластопор смещается на брюшную сторону и становится порошицей (анусом). На переднем конце, на брюшной стороне образуется впячивание эктодермы, так называемая ротовая бухта (стомодеум), которое сливается с кишкой и образует рот. Кишка расчленяется на три отдела: пищевод, расширенный желудок и тонкую кишку. Тело приобретает яйцевидную форму. Вокруг рта образуется околоротовая впадина, по краю которой формируется ресничный шнур, на остальной поверхности тела реснички исчезают. Эта общая для большинства иглокожих стадия билатерально-симметричной личинки получила название *диплевула*.

В дальнейшем личинка приобретает приспособления к планктонному образу жизни, различные у разных классов, и становится *плутеусом* (морские ежи и офиуры), *аурикулярией* (голотурии) или *бипиннарией*, а позже – *брахиолярией* (морские звёзды). У видов с большим количеством желтка из яйца развиваются лецитотрофные (то есть питающиеся желтком) бочёнковидные личинки *долиолярии*, опоясанные поперечными ресничными кольцами. Через некоторое время свободноплавающие билатерально-симметричные личинки приступают к метаморфозу, в результате которого трансформируются в радиально-симметричное взрослое животное. В теле личинки образуется зачаток будущего взрослого животного (имагинальный диск). На левой стороне личинки формируется оральная сторона животного, а на правой – аборальная. К концу метаморфоза происходит полная редукция личиночных органов.

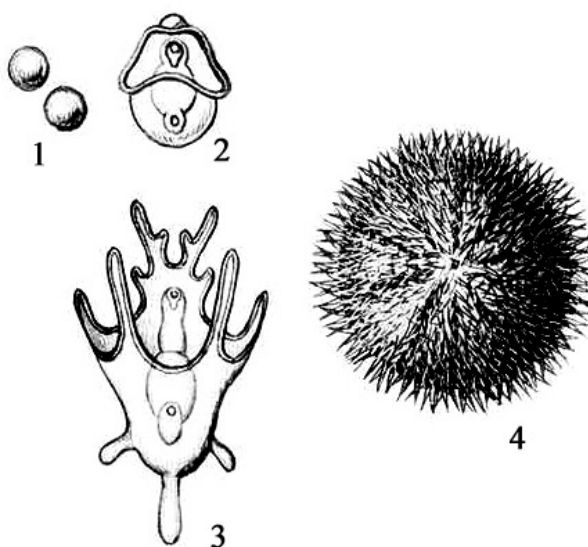


Рис. 39. Метаморфоз морского ежа: 1 – яйца, 2, 3 – личинки (2 – диплеврула, 3 – плутеус), 4 – взрослый морской ёж.

2. Метаморфоз насекомых. У насекомых рост и изменение формы тела при постэмбриональном развитии сопряжены с периодическими линьками. Типы постэмбрионального развития высших насе-

комых (Pterygota) разнообразны, можно выделить два основных, которые принято называть неполным и полным превращением.

У прямокрылых, а также у тараканов, стрекоз, поденок, богомолов, веснянок, уховертковых, вшей и равнокрылых развитие происходит с неполным превращением. У насекомых с неполным превращением (Hemimetabola) из яйца выходит молодое животное, очень похожее на взрослое насекомое (имаго), но отличающееся размерами, относительно крупной головой и сильно недоразвитыми крыльями (рис. 40). С каждой линькой размеры и пропорции тела все больше приближаются к окончательным. Последняя линька отличается от предыдущих более значительными изменениями – только после нее крылья и гонады завершают свое развитие и начинают функционировать. В этот период развитие происходит постепенно, значительных дегенеративных явлений не наблюдается, и весь процесс можно назвать метаморфозом лишь, условно. Но иногда у Hemimetabola незрелые стадии живут в иной среде обитания, чем имаго, или отличаются образом жизни. Тогда могут появиться специальные личиночные органы. Например, живущие в воде личинки стрекоз имеют органы водного дыхания, а нижняя губа превращена у них в своеобразный хватательный орган – маску. Смена среды обитания и редукция личиночных органов тоже обычно бывают приурочены к последней линьке. В этом случае термин «метаморфоз» применяется с большим основанием.

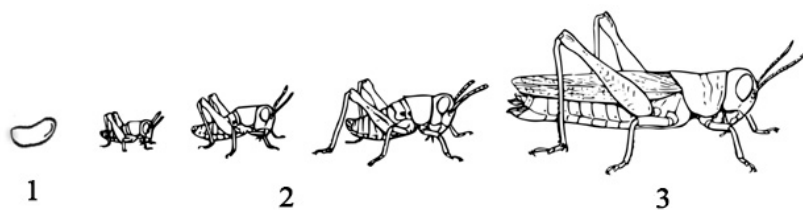


Рис. 40. Метаморфоз насекомого с неполным превращением: Саранча (1 – яйцо; 2 – личинки; 3 – взрослое насекомое (имаго)).

Более глубокие изменения происходят при метаморфозе у насекомых с полным превращением (Holometabola). Таковы личинки (гусеницы) бабочек, жуков, перепончатокрылых и мух. Из яйца выходит личинка, морфологически отличная от имаго. Гусеницы бабочек, от-

личаются гомономной сегментацией туловища, ротовым аппаратом примитивного грызущего типа (в то время как у взрослых бабочек ротовые части образуют высоко специализированный сосущий хоботок), отсутствием сложных глаз, не вполне развитыми грудными конечностями и наличием ложных ножек на брюшных сегментах. Больше отличаются личинки мух от взрослых насекомых – они имеют червеобразную форму, голова у них сильно недоразвита и втянута внутрь, а конечности вообще отсутствуют. Наружных зачатков крыльев у личинок *Holometabola* не бывает.

Личинки *Holometabola* проделывают ряд линек, значительно увеличиваются в размерах, но по форме меняются мало. Затем происходит линька, приводящая к наступлению стадии куколки. У куколки различаются зачатки крыльев, но они еще не расправлены и плотно прижаты к телу (рис. 41). Характерная черта куколки – ее пассивность: она не питается и почти неподвижна, но внутри нее в это время происходят интенсивные формообразовательные процессы разрушения личиночных органов и тканей и замены их имагинальными. По окончании этих перестроек происходит последняя линька и вылет имаго.

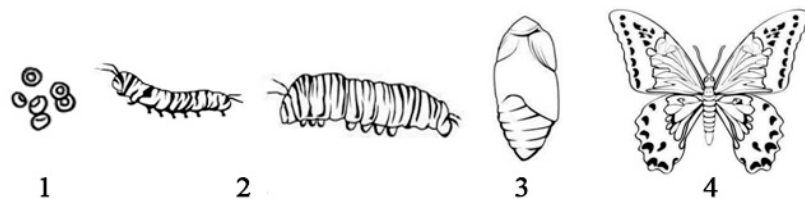


Рис. 41. Метаморфоз насекомого с полным превращением: отряд Чешуекрылые (1 – яйца; 2 – личинки; 3 – куколка; 4 – взрослое насекомое (имаго))

3. Метаморфоз асцидии. Личинки асцидий по внешнему виду напоминают головастика: они состоят из вздутого переднего конца и узкого хвоста, благодаря колебаниям которого личинки плавают (рис. 42). В теле личинки резко различаются две группы органов или зачатков: личиночные и дефинитивные. К первой относятся: хорда, нервная система, состоящая из нервной трубки и переднего ганглиозного утолщения, и две расположенные по бокам от хорды мышечные ленты. К личиночным органам относится также находящийся на переднем конце прикрепительный аппарат, состоящий из чувствительных и железистых органов.

Ко второй группе – дефинитивные: зачатки дыхательного аппарата, кишечник, кожные покровы, сердце и другие органы. Личиночные органы лежат преимущественно в хвосте, а дефинитивные сосредоточены в туловищном отделе. Так как личиночные органы начинают функционировать сразу после рождения личинки, к этому времени их развитие уже завершено. Дефинитивные органы, наоборот, начинают функционировать только после метаморфоза; поэтому у личинки они находятся в более или менее недоразвитом состоянии. Личинки асцидий не питаются и имеют в основном расселительное значение.

Период плавания личинки обычно не превышает 2-3 дней. Через несколько часов она прикрепляется к субстрату передним концом, хвост ее втягивается в туловище, хорда, мышцы и нервная система распадаются на отдельные клетки и резорбируются. От нервной системы личинки остается лишь небольшая группа клеток, дающая начало дефинитивному нервному ганглию. Комплекс внутренних органов будущей асцидии изменяет свое положение в пространстве: на стадии личинки ротовой и клоакальный сифоны расположены на спинной стороне, т. е. обращены вверх, а в первый момент после прикрепления они оказываются обращенными в сторону. Затем в течение 2-3 дней весь комплекс внутренних органов поворачивается так, что сифоны снова становятся обращены вверх. Дефинитивные органы завершают свое развитие и начинают функционировать иногда в первые же часы метаморфоза, а иногда только через несколько недель. Это зависит от того, насколько хорошо они были развиты у личинки.

В метаморфозе асцидий обращает внимание резкое разграничение и относительная независимость развития личиночных и дефинитивных органов. Развитие дефинитивных органов происходит равномерно, и наступление метаморфоза не вызывает резкого его ускорения. Личиночные же органы подвергаются уничтожению сразу после прикрепления личинки. Поэтому метаморфоз асцидий можно назвать катастрофическим и некробиотическим. При этом надо отметить, что вместе с хвостом личинки исчезают и наиболее характерные черты организации хордовых. Таким образом, основное содержание метаморфоза асцидий состоит в переходе к сидячему образу жизни и связанным с ним упрощением организации.

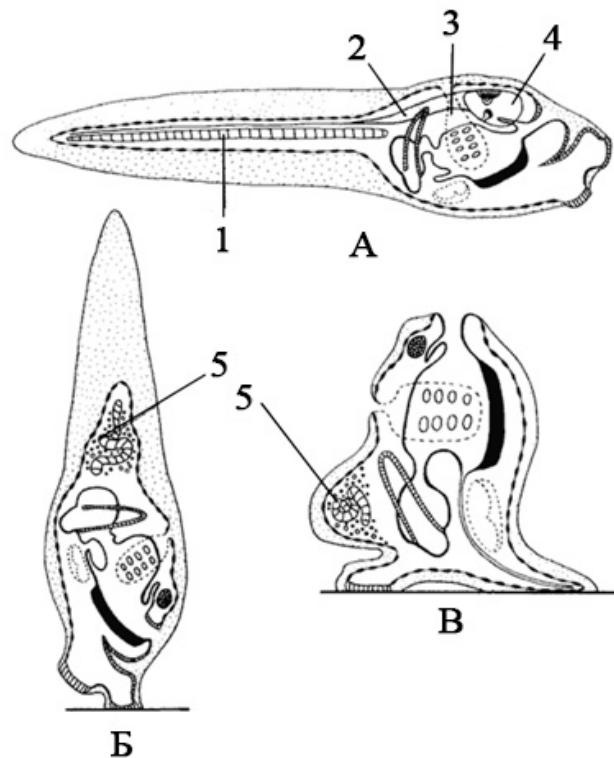


Рис. 42. Головастикоподобная личинка асцидий и ее метаморфоз.

А. Свободно плавающая личинка. Б. Личинка, прикрепившаяся к субстрату и начавшая метаморфоз. В. Завершение метаморфоза, сопровождающееся утратой подвижности и сенсорных структур: 1. хорда, 2. нервная трубка, 3. полость глотки, 4. сенсорный пузырек, 5. Дегенерирующая хорда.

4. Метаморфоз личинок позвоночных. Личинки круглоротых, ганоидных, двоякодышащих и костистых рыб, а также амфибий в большей или меньшей степени отличаются от взрослых форм, они в ходе роста и развития претерпевают существенные преобразования.

Подробно изучен метаморфоз у амфибий. Процессы метаморфоза у разных групп амфибий имеют особенности, что отражает своеобразие их онтогенеза, возникшие в эволюции. У личинок бесхвостых амфибий морфофизиологические перестройки при метаморфозе более интенсивные; они соответствуют глубоким изменениям в связи с переходом от водной жизни животного к наземной.

При метаморфозе головастика в лягушку все системы органов подвергаются той или иной перестройке (рис. 43, А). Длинные,

разветвленные наружные жабры закрываются развивающимися жаберными крышками, которые атрофируются, и головастик начинает дышать внутренними жабрами. Ко второй половине личиночной жизни начинают функционировать легкие. После образования жаберной крышки у основания хвоста головастика появляются зачатки задних конечностей, а затем позади задней пары жаберных дуг возникают зачатки передних конечностей. До метаморфоза они остаются закрытыми жаберной крышкой.

При метаморфозе происходит развитие легких, а вместе с ними и легочных артерий и вен. Затем резорбируются внутренние жабры, исчезают жаберные крышки. Открываются и быстро развиваются передние конечности, ускоряется рост и задних конечностей. Вследствие изменения в притоке крови к разным частям тела, особенно вследствие усиленного роста задних конечностей, происходит резорбция клеток хвостовых мышц, хорды, атрофия личиночного хвоста.

Большие преобразования совершаются в кишечнике, он укорачивается, происходят гистогенетические преобразования. Реконструируется голова, формируется среднее ухо, развиваются слезные железы век. Изменяется строение челюстей и черепа, отпадают клюв и роговые зубы, сильно вырастают глаза.

Скелет подвергается также большим, но более медленным преобразованиям – происходит окостенение хрящевых частей и образование накладных костей. Изменения в мочеполовом аппарате и структуре кожи.

Среди хвостатых амфибий особый интерес представляет аксолотль, являющийся личиночной стадией амбистомы (мексиканской хвостатой амфибии) (рис. 43, Б), являющийся удобным объектом гистологических и эмбриологических исследований. Аксолотль, сохраняя личиночную организацию, приобретает способность к размножению. Это явление получило название неотении.

Путем многочисленных и разнообразных опытов доказано, что метаморфоз амфибии связан с деятельностью щитовидной железы. Этот процесс возможен только при условии функциональной зрелости всей системы: гипоталамус – гипофиз – щитовидная железа.

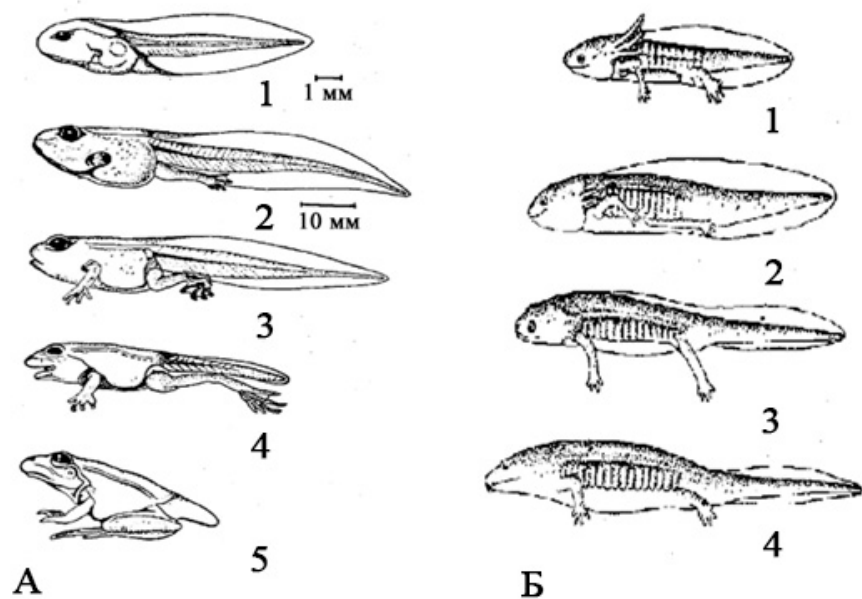


Рис. 43. Метаморфоз амфибий: А – бесхвостых (*Rana pipiens*):

1 – головастики перед метаморфозом, 2 – начальная фаза метаморфоза головастика (рост задних конечностей), 3 – прорезывание передних конечностей, уменьшение хвостового плавника, 4,5 – заключительные стадии метаморфоза, постепенное-появление организации лягушки; Б – хвостатых (*Pleurodeles waltl*): 1 – личиночная стадия в завершённой форме, 2, 3, 4 – постепенное исчезновение наружных жабр, изменение хвостового плавника.

Вопросы для самоподготовки:

1. Основные периоды развития организмов.
2. Особенности прямого и не прямого развития организмов.
3. Метаморфоз иглокожих
4. Метаморфоз насекомых.
5. Метаморфоз асцидий.
6. Метаморфоз низших позвоночных.

Рекомендуемая литература: Осн. 1, 2, 6; Доп. 5-7, 8, 9, 15, 17, 19, 30.

ЗАНЯТИЕ №9

Тема: Развитие костной ткани (остеогенез).

Цель занятия: Познакомиться с особенностями остеогенеза грубо-волокнистой костной ткани и трубчатой костей у эмбриона млекопитающего.

Изучить и зарисовать микропрепараты:

Препарат №1. Развитие кости на месте эмбриональной соединительной ткани – мезенхима (нижняя челюсть зародыша свиньи) (окраска гематоксилином и эозином) (рис. 44).

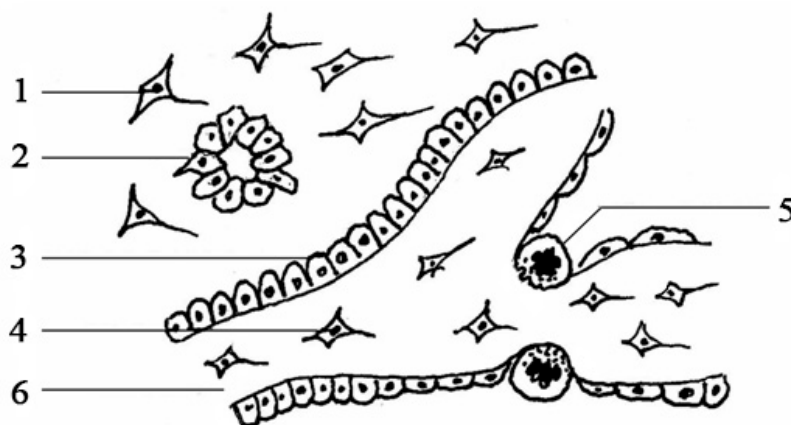


Рис. 44. Прямой остеогенез (развитие кости из мезенхимы):

1 – мезенхимные клетки, 2 – остеогенный островок, 3 – остеобласты,
4 – остеоциты, 5 – остеокласт, 6 – костный матрикс.

Задание. Изучить и зарисовать фрагмент микропрепарата. Обозначить на рисунке: клетки мезенхимы, остеогенный островок, костный матрикс, остеоциты, остеобласты и остеокласты.

На микропрепарате при малом увеличении найти остеогенные островки внутри ткани мезенхимы. Обратите внимание на базофилию цитоплазмы остеогенных клеток, которая указывает на высокий уровень синтеза белка. Клетки мезенхимы расположены рыхло. Кроме остеогенных островков в мезенхиме можно увидеть зоны формирования капилляров.

Костное вещество окрашено эозином в розовый цвет. В нем находятся поодиночке замурованные остециты. По поверхности костного матрикса располагается слой остеобластов. На микропрепарате найдите зоны резорбции костного матрикса остеокластами и крупными многоядерными клетками, плотно примыкающими к костному матриксу.

Препарат №2. Непрямой остеогенез кости (трубчатая кость зародыша свиньи) (окраска гематоксилином и эозином) (рис. 45).

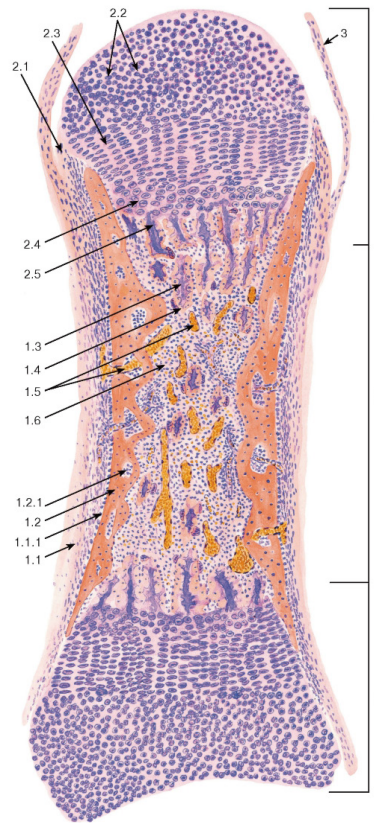


Рис. 45. Развитие кости на месте хряща (непрямой остеогенез):
 1 – диафиз: 1.1 – надкостница, 1.1.1 – остеогенный слой (внутренний слой надкостницы), 1.2 – перихондральное костное кольцо, 1.2.1 – отверстие,
 1.3 – остатки обызвествленного хряща, 1.4 – эндохондральная кость,
 1.5 – кровеносные сосуды, 1.6 – формирующийся костный мозг; 2 – эпифизы:
 2.1 – надхрящница, 2.2 – зона покоя, 2.3 – зона пролиферации (с колонками хондроцитов), 2.4 – зона гипертрофии, 2.5 – зона кальцификации;
 3 – суставная сумка.

Задание. Изучить и зарисовать фрагмент микропрепарата. Сделать обозначения на рисунке.

Задание. Изучить и зарисовать схему остеогенеза трубчатой кости зародыша (непрямой остеогенез) (рис. 46). Обозначить на рисунке: хрящевые эпифизы, костную манжетку, костномозговую полость, зону эндохондрального окостенения, столбики хрящевых клеток, остеобласты, остециты, остеокласты, надкостницу.

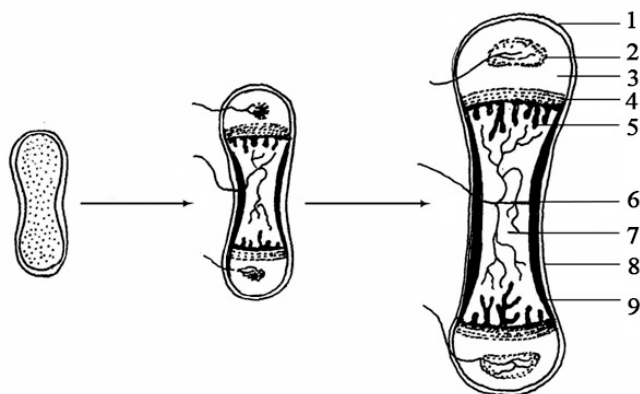


Рис. 46. Схема непрямого остеогенеза:

- 1 – надхрящница, 2 – вторичные центры окостенения, 3 – эпифизарный хрящ, 4 – эпифизарная пластинка, 5 – центр первичного окостенения (губчатая кость), 6 – врастающий в кость сосуд, 7 – костномозговая полость, 8 – надкостница, 9 – периостальная костная манжетка.

Непрямой (эндохондральный) остеогенез происходит в состоящем из гиалинового хряща зачатке будущей кости (хрящевая модель). В ходе этого процесса образуются длинные трубчатые кости. Морфогенетические белки кости (ВМР) индуцируют эндохондральный остеогенез. В эндохондральном остеогенезе выделяют два этапа: образование первичных, а затем вторичных центров окостенения. Хрящ не превращается в кость, а замещается ею. С кровеносными сосудами в хрящевую модель проникают остеогенные клетки. Остеокласты разбирают минерализованный хрящевой матрикс, а остеобласты строят костную ткань.

Центры окостенения.

Первичный (диафизарный) центр окостенения образуется в ходе следующих событий: усиление кровоснабжения надхрящницы в хряще-

вой модели → повышение pO_2 → коммитирование стволовой клетки скелетных тканей в остеогенном направлении → появление остеобластов → образование грубоволокнистой костной ткани (костная манжетка) в средней части диафиза путём внутримембранного остеогенеза. Параллельно в центральной части хрящевой модели происходят гипертрофия хондроцитов, их дегенерация, обызвествление матрикса, слияние лакун хрящевых клеток и образование полостей. Остеокласты костной манжетки резорбируют первичную костную ткань, что приводит к образованию путей, по которым кровеносные сосуды, остеогенные и другие клетки мезенхимного происхождения проникают из надкостницы в образованные при гибели хряща полости. Дифференцировка проникших в центр хрящевой модели остеогенных клеток приводит к образованию костной ткани. В диафизе первичная костная ткань замещается компактным веществом. Костномозговая полость формируется в результате активной резорбции остеокластами комплекса «кальцинированный хрящ – кальцинированная кость». Образованная ранее костная манжетка утолщается и растёт по направлению к эпифизам.

Вторичный (эпифизарный) центр окостенения. В эпифизах окостенение протекает аналогично формированию диафизарного центра окостенения, но на месте первичной костной ткани образуется губчатое вещество. Когда новообразованная костная ткань заполнит весь эпифиз, хрящевая ткань остаётся в виде узких полосок только на поверхности эпифиза (суставной хрящ), а также между эпифизом и диафизом (метафизом) в виде эпифизарной хрящевой пластинки.

Вопросы для самоподготовки:

1. Прямой остеогенез. Развитие грубоволокнистой кости из мезенхимы. Остеогенный островок.
2. Костные клетки: остеобласты, остециты, остеокласты.
3. Непрямой остеогенез. Развитие кости на месте хряща. Центры окостенения (первичный, вторичный).
4. Зона первичного окостенения. Костная манжетка. Надкостница.
5. Формирование костномозговой полости. Зоны вторичного окостенения.
6. Регенерация костей.

Рекомендуемая литература: Осн. 1, 2, 6; Доп. 5-7, 30.

ЗАНЯТИЕ № 10

Тема: Кроветворение.

Цель занятия: Изучить с помощью микропрепаратов структурные особенности клеток красного костного мозга.

Изучить и зарисовать микропрепарат:

Препарат №1. Миелоидная ткань (красный костный мозг) (окраска азур II-эозин) (рис. 47).

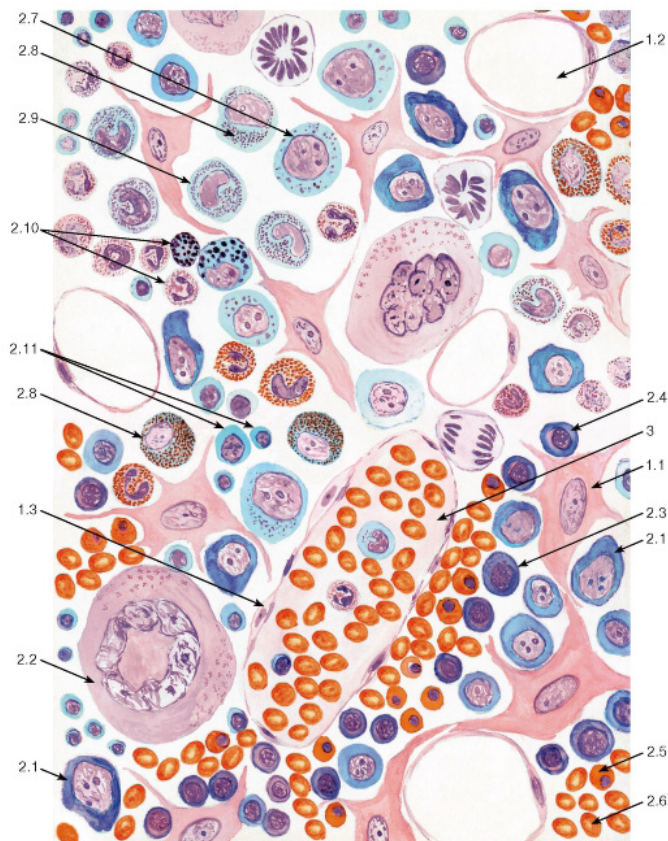


Рис. 47. Схема строения красного костного мозга (миелоидная ткань):
1 – клетки стромы: 1.1 – ретикулярная клетка, 1.2 – жировая клетка (адипоцит),
1.3 – макрофаг; 2 – гемопоэтические клетки: 2.1 – бластные формы,
2.2 – мегакариоцит, 2.3 – эритробласт базофильный, 2.4 – эритробласт
полихроматофильный, 2.5 – эритробласт ортохроматофильный, 2.6 – зрелый
эритроцит, 2.7 – промиелоцит, 2.8 – миелоцит, 2.9 – метамиелоцит (юный),
2.10 – зрелые гранулоциты, 2.11 – лимфоциты; 3 – синусоид, содержащий зрелые
форменные элементы крови.

Задание. Изучить и зарисовать крастный костный мозг (миелоидная ткань). Зарисовать все виды идентифицированных клеток красного костного мозга. При большом увеличении найти различные клетки гемопоэтических рядов.

Бластная клетка красного костного мозга (промиелобласт, проэритробласт и др.) – очень крупная клетка с большим светлым ядром и 2-3 ядрышками. Цитоплазма без гранул, в виде ободка. Разновидности бластов невозможно идентифицировать на светооптическом уровне.

Клеточные элементы ранних стадий гемопоэза – стволовые и полустволовые клетки типов I, II, III по морфологии, размеру и окраске не отличаются от малых лимфоцитов и друг от друга.

Нейтрофильный метамиелоцит имеет бобовидное ядро, азурофильные гранулы. Видны более поздние формы с подковообразным и палочкоядерным ядром.

Промиелоцит – мельче миелобласта, имеет крупное ядро, 1-2 ядрышка и слабобазофильную цитоплазму с небольшим числом азуророзовых гранул (лизосомы). Различают промиелоциты: нейтрофильный, оксифильный и базофильный.

Миелоциты имеют темное сферическое ядро и большое число гранул. У метамиелоцитов (юных) – бобовидное темное ядро и большое число гранул в цитоплазме. Мельче чем миелоциты.

Базофильный эритробласт – крупная клетка со светлым ядром и базофильной цитоплазмой. Для полихроматофильного эритробласта характерно темное сферическое ядро и цитоплазма серого цвета. В островках эритроцитопоэза больше всего оксифильных эритробластов, которые мельче, чем остальные виды клеток. Цитоплазма их сильно оксифильна, ядро маленькое темное, расположено эксцентрично. На светооптическом уровне ретикулоцит не отличается от эритроцита.

Мегакариоцит – самая крупная клетка красного костного мозга, имеет неправильную форму и крупное дольчатое ядро. Мегакариоцит путем фрагментации цитоплазмы формирует тромбоциты (красные пластинки). В цитоплазме мегакариоцита много мелких гранул (азурофильная зернистость).

Монобласты и промоноциты – крупные клетки, цитоплазма базофильна. У промоноцита зернистость цитоплазмы на поздних стадиях.

Малые лимфоциты – мелкие клетки с темным ядром и базофильной пристеночной цитоплазмой. На малых лимфоцитов внешне похожи стволовые элементы I-II-III классов красного костного мозга. В-лимфоциты и Т-лимфоциты на светооптическом уровне не идентифицируются.

В процессе изучения красного костного мозга особое внимание обратите на структуры стромы красного костного мозга – капилляры, ретикулярные клетки, жировые клетки.

Клетки различных гемопоэтических рядов (эритроцитопоза, лимфоцитопоза и др.) образуют скопления – островки. Так, вокруг макрофага по периметру располагаются все предшественники эритроцитов, а в островке миелоцитопоза – клетки гранулоцитопозического ряда.

Вопросы для самоподготовки:

1. Роль мезенхимы в кроветворении. Структура мезенхимы. Мезенхимные клетки.
2. Унитарная теория кроветворения.
3. Красный костный мозг, его строение и функции. Строма красного костного мозга.
4. Ультраструктура стволовых клеток, их роль в кроветворении. Происхождение стволовых клеток.
5. Эмбриональный гемопоэз у человека.
6. Эритроцитопоз. Клетки эритроцитопозического ряда, их особенности.
7. Гранулоцитопоз. Клетки гранулоцитопозического ряда, их особенности.
8. Лимфоцитопоз. Моноцитопоз. Клетки и их структурные особенности.
9. Тромбоцитопоз. Тромбоциты. Роль тромбоцитов в гемостазе.
10. Кроветворные органы и кроветворение у животных.

Рекомендуемая литература: Осн. 1, 2, 6; Доп. 5-7, 30.

ЗАНЯТИЕ № 1 1

Тема: Развитие поджелудочной железы.

Цель занятия: Познакомиться с особенностями развития поджелудочной железы.

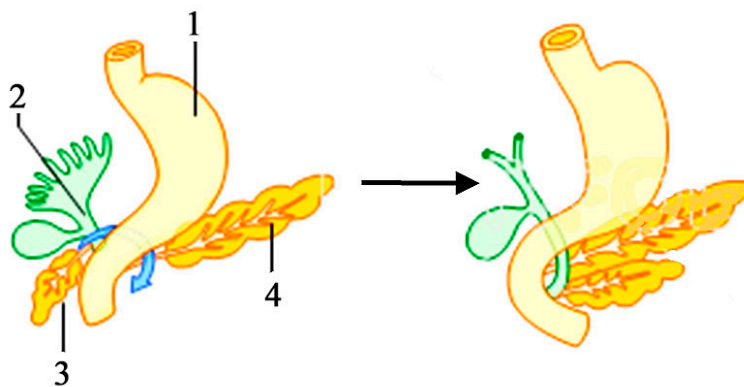
Задание. Изучить теоретический материал, познакомьтесь с процессом развития поджелудочной железы млекопитающих.

Поджелудочная железа (ПЖ) – орган смешанной секреции, состоящий из экзокринной и эндокринной частей. ПЖ является органом энтодермального происхождения. Перед органогенезом под влиянием сигнальных молекул кишечная трубка (энтодерма, образовавшая трубку) подвергается компартментализации на специфические участки, дающие начало различным энтодермальным органам вдоль дорсо-вентральной и антерио-постериорной осей. ПЖ развивается в области передней части энтодермы (на границе соединения передней и средней частей), из двух панкреатических зачатков – дорсальный и вентральный. Дорсальный зачаток появляется несколько раньше, чем вентральный, но процесс их развития практически одинаков.

Дорсальный панкреатический зачаток формируется, как утолщение дорсальной стороны кишечной трубки. Этот утолщенный эпителий выпячивается (инвагинация) в окружающую энтодерму мезенхимы. Позже аналогичные процессы происходят на вентральной стороне кишечной трубки, формируя вентральный зачаток. Клетки зачатков делятся, зачатки растут и разветвляются, между клетками эпителия появляются микрополости, которые сливаются между собой. Кишечная трубка поворачивается, что приводит к сближению обоих панкреатических зачатков; впоследствии они сольются в один орган. Зачатки продолжают расти и разветвляться, формируя разветвленную сеть, с полостями, ограниченными панкреатическим эпителием. Впоследствии «верхушки» разветвлений дают начало ацинарным (секреторным) клеткам экзокринной части поджелудочной железы, полости формируют выводные протоки. От разветвленного эпителия в сторону мезенхимы отделяются клетки. Это эндокринные клетки, которые объединяются в эндокринные островки, которые позже объединятся в более крупные структуры – островки Лангерганса. В процессе он-

тогенеза помимо описанных морфологических изменений происходят процессы клеточной дифференциации, результатом чего является формирование различных типов клеток (см. выше), свойственных островкам Лангерганса и экзокринной части поджелудочной железы.

Задание 1. Подпишите рисунок 48. Ответьте на вопросы под рисунком.



Какой процесс отображен на рисунке 48?

На какой неделе эмбрионального развития человека, происходит данный процесс?

Что является результатом этого процесса?

Задание 2. Рассмотрите рисунок отражающий развитие поджелудочной железы млекопитающих (рис. 49). Обозначьте: полости в системе разветвленного эпителия, «верхушки» ответвлений, ацинарные клетки, деламинарирующие эндокринные клетки, образовавшиеся эндокринные островки. Покажите, где находится панкреатическая мезенхима.

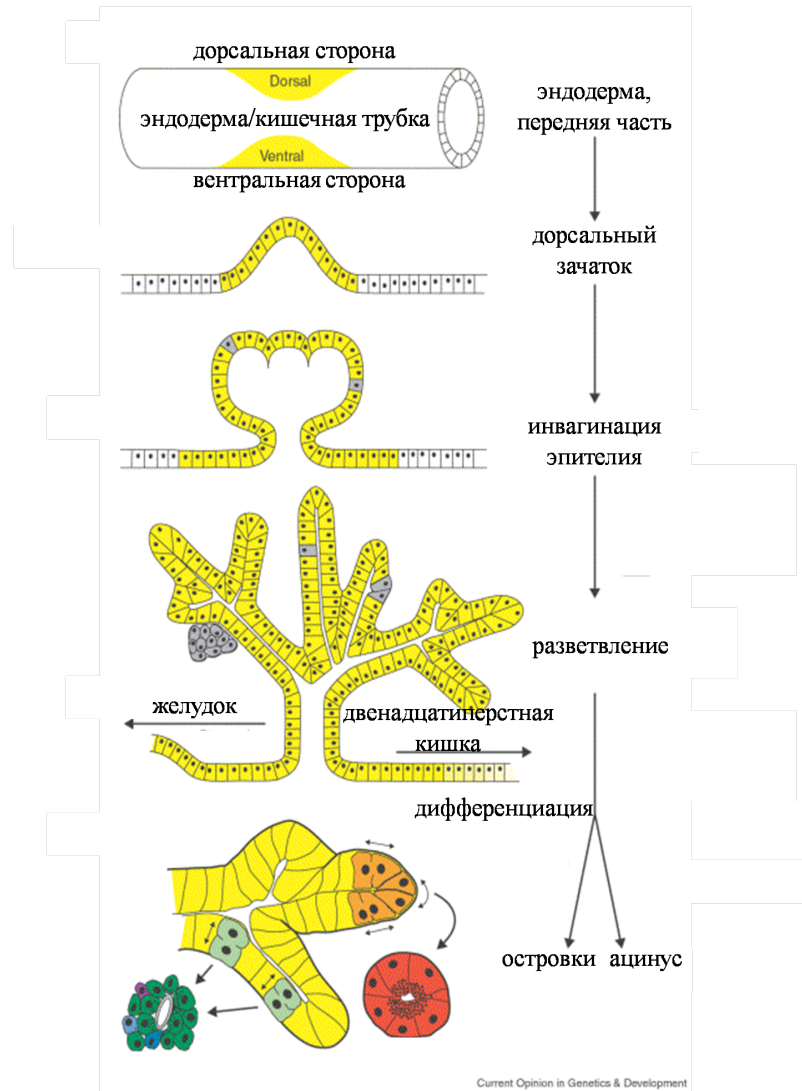


Рис. 49. Развитие поджелудочной железы млекопитающих (развитие дорсального панкреатического зачатка).

Задание 3. Сравните строение поджелудочной железы Данио-рерио и человека (рис. 50). Исходя из рисунка, обоснуйте, почему Данио-рерио является удобной моделью для исследования развития поджелудочной железы.

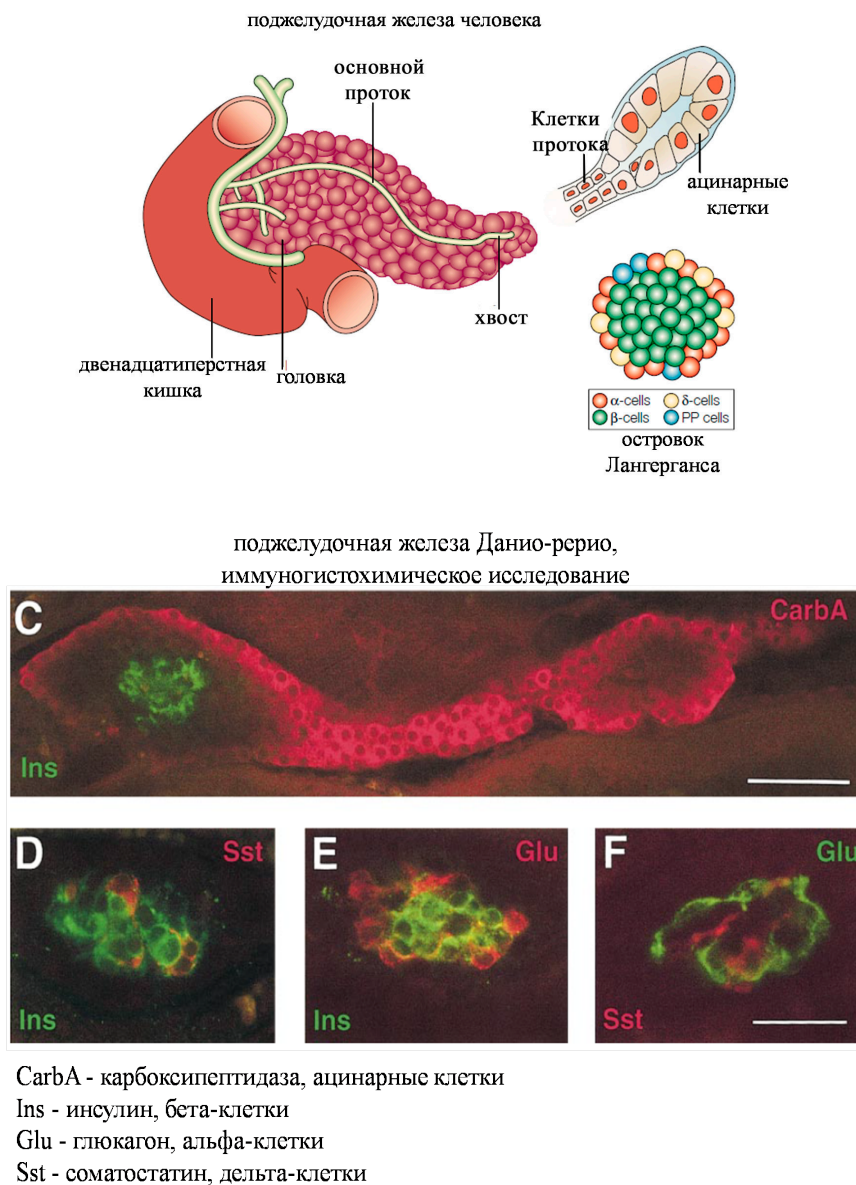


Рис. 50. Строение поджелудочной железы человека (верхний блок) и Данио-рерио (5 дней после оплодотворения) (нижний блок).

Задание 4. Исследовать, играет ли панкреатическая мезенхима какую-нибудь роль в процессе формирования панкреатического зачатка. Какие эксперименты вы можете предложить для работы в этом направлении?

Рассмотрите предложенные рисунки. На рисунке 51А показана панкреатическую ткань, которая развивалась *ex vivo* в отсутствие панкреатической мезенхимы. На рисунке показана 51Б панкреатическая ткань, которая развивалась в присутствии мезенхимы. Оба участка подверглись иммуногистохимическому окрашиванию с использованием анти-амилазы (амилаза выделяется ацинарными клетками). Сравните эти рисунки и сделайте вывод. Предложите дополнительный эксперимент, который бы подтвердил значение мезенхимы в процессе регуляции развития и дифференциации клеток поджелудочной железы.

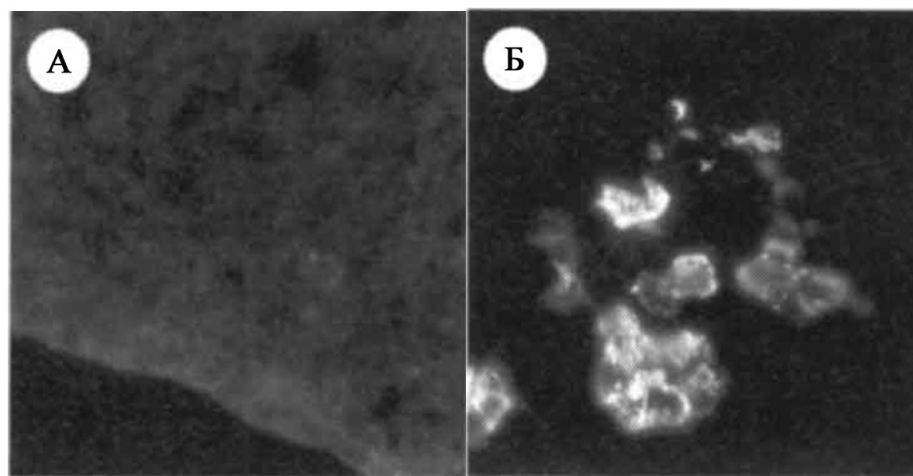


Рис. 51. Панкреатическая ткань, развивавшаяся в отсутствие (А) и в присутствии (Б) мезенхимы (по Ahlgren et al, 1997).

Вопросы для самоподготовки:

1. Развитие производных эктодермы (органов нервной системы, органов слуха, зрения, равновесия и обоняния).
2. Развитие производных энтодермы (кишечной трубки, легких, печени, поджелудочной железы).
3. Развитие производных мезодермы (сердца, почек, поперечнополосатой мускулатуры и парных конечностей).

Рекомендуемая литература: Осн. 1; Доп. 26-28, 30, 31.

ЗАНЯТИЕ № 12

Тема: Генетика развития. Эмбриональное развитие дрозофилы.

Цель занятия: Познакомиться с особенностями мушки-дрозофилы, как модельного объекта в биологии размножения и развития. Рассмотреть ранний эмбриогенез дрозофилы; его контроль генетической программой.

Задание. Изучить теоретический материал, познакомьтесь с плодовой мушкой *Drosophila melanogaster*, как модельным объектом биологии размножения и развития.

Плодовая мушка *Drosophila melanogaster* была введена в качестве модельного организма в генетические эксперименты Томасом Морганом в 1909 году, является одним из самых распространенных модельных организмов среди исследователей, изучающих эмбриональное развитие животных.

Особенности дрозофилы, которые ее делают удобным модельным объектом в биологии развития:

- период развития от 10 до 14 дней. В течение одного месяца можно получить до 3 поколений мух;
- высокая плодовитость (100-200 потомков от одной пары особей);
- малое число хромосом ($2n=8$). Наличие в клетках слюнных желез личинок дрозофилы поличенных хромосом;
- дрозофилу удобно разводить в лабораторных условиях;
- много легко различимых и хорошо изученных признаков;
- высокий процент изученных генов, определяющих легко различимые признаки.

Drosophila melanogaster является насекомым с полным превращением.

Образование зиготы, раннее и позднее эмбриональное развитие происходит внутри яйцевой оболочки, затем из яйца появляется личинка, которая питается, растет и окукливается. Из куколки развивается взрослая особь дрозофилы. Длительность жизненного цикла зависит от температуры, при которой происходит развитие. При температуре

25°C, которая является для развития дрозофилы оптимальной, продолжительность стадий такова:

- 1) ранний эмбриогенез: 2,5-3 часа с момента оплодотворения;
- 2) поздний эмбриогенез: 20-22 часа от момента оплодотворения до вылупливания личинки;
- 3) личиночная стадия: 120 часов от вылупления личинки до стадии окукливания;
- 4) стадия куколки: продолжается 70-72 часа с момента окукливания до появления имаго (взрослой особи) [3].

Таким образом, при температуре 25°C весь жизненный цикл дрозофилы составляет около 10 дней. Температура 20°C увеличивает период развития дрозофилы до 12-15 дней. При 18°C развитие занимает около 20 дней.

Ранний эмбриогенез дрозофилы. Дрозофила имеет мозаичный тип организации яйца, при котором поляризация цитоплазмы яйца играет ключевую роль в раннем эмбриогенезе. В момент проникновения сперматозоида яйцо находится на стадии МІ (мейоз-I). Следующие фазы мейоза – два последовательных деления с образованием трех направительных телец и одного пронуклеуса – происходят после оплодотворения. При стандартных условиях от метафазы I до завершения второго мейотического деления требуется 12 минут. В течение следующих 3 минут один из четырех гаплоидных продуктов мейоза формирует пронуклеус. В течение это 15-минутного периода головка спермия увеличивается в размере и превращается в мужской пронуклеус.

Первые девять зиготических делений синхронны, и продолжительность каждого митоза примерно 8 минут. Важно отметить, что эти деления не сопровождаются цитокинезом и вследствие этого ядра находятся в общей цитоплазме, образуя синцитий. После 7-го деления наблюдается миграция ядер к периферии зиготы, в перикортикальную зону. После 9-го деления группа ядер (около 40) достигает заднего полюса яйца, где находится так называемая полярная плазма или полярная зона. Ядра, достигшие полярной плазмы, немедленно приобретают клеточную структуру и дают начало клеткам-предшественникам зародышевого пути. Таким образом, полярные клетки – первые клетки в раннем развитии дрозофилы. Между 9 и 10-м делениями, мигрирующие ядра достигают периферии яйца и начинают

образовывать единый слой, выстраиваясь в перикортикальном пространстве. Последующие 4 деления также синхронны, хотя распространяются в виде волны. Таким образом, в результате 13 делений образуется около 6000 ядер, которые находятся в перикортикальной зоне эмбриона. Эта стадия развития называется стадией синцитиальной бластодермы, поскольку все ядра продолжают находиться в единой, общей цитоплазме.

В ходе интерфазы 14-го митоза наблюдается асинхронность деления ядер, и бластодерма приобретает клеточную организацию. Именно после 14 деления вокруг каждого ядра образуется клеточная оболочка – стадия целлюляризации. Эмбрион на этой стадии развития приобретает клеточное строение – стадия клеточной бластодермы. Эмбрион напоминает мешок, окруженный оболочкой, состоящей из одного слоя клеток и не имеющий каких-либо морфологических ориентиров. Целлюляризация означает также окончание раннего эмбриогенеза и переход эмбриона в стадию позднего эмбриогенеза.

В таблице, приведены две наиболее часто используемые номенклатуры развития дрозофилы. Как видно из таблицы, продолжительность раннего эмбриогенеза дрозофилы около 2,5-3 часов.

Таблица – Стадии эмбриогенеза дрозофилы (по Ashburner, 1989)

Стадия*	Стадия**	Продолжительность, мин.	Время час. мин.	Характерные признаки
1	1	25	0-0.25	1-е и 2-е деления дробления
2	2	40	0.25-1.05	3-8 деления-дробления, «шапочка полярной цитоплазмы»
3	3	15	1.05-1.20	9-е деление-дробление, полярные клетки формируют почку
4	4	50	1.20-2.10	Образование полярных клеток, синцитиальная бластодерма
5	5	40	2.10-2.50	Целлюляризация, полярные клетки мигрируют
6	6	10	2.50-3.00	Ранняя гастрюляция, инвагинация мезо- и энтодермы
7	7	10	3.00-3.10	Окончание гастрюляции, инвагинация передней и задней первичной кишки
8	8 (часть)	30	3.10-3.40	Сегментация

9	8 (часть)	40	3.40-4.20	Дорзальные складки и исчезновение цефалической борозды
10	8 (часть)	60	4.20-5.20	
11	10 (часть)	120	5.20-7.20	Образование парасегментных складок
12	10 (часть) – 11	120	7.20-9.20	Полная сегментация
13	11 (часть)	60	9.20-10.20	Начало инволюции головы
14	12 (часть)	60	10.20-11.20	Инволюция головы
15	12 (часть)	100	11.20-13.00	
16	12 (часть)	180	13.00-16.00	Мышечные сокращения
17	13-14		16.00- вылу- пление	

Примечание:

* – стадии по Campos-Ortega and Hartenstein (1985), при 25°C

** – стадии по Brownes (1975), при 22°C

Генетика развития. Эмбриональное развитие организмов проходит под контролем генетических программ, как правило, обладающих гибкой регуляцией, тем не менее, отдельные этапы онтогенеза зависят от функции определенных генов и нарушаются при мутациях этих генов.

Эмбриональное развитие дрозофилы проходит через несколько стадий, сначала под контролем генов полярности яйцеклетки, затем под контролем генов сегментации и генов полярности сегментов, и наконец, под управлением гомеозисных генов, отвечающих за специфические различия между сегментами. Гомеозисные гены дрозофилы относятся к семейству *Нох*-генов и находятся в одном локусе на третьей хромосоме. Рассмотрите схему локуса *Нох*-генов дрозофилы и отдельных сегментов, в которых они экспрессируются (цвет гена на схеме локуса совпадает с цветом сегмента, где он экспрессируется) (рис. 52). Гены *bicoid* (*Bcd*), *zerknüllt* (*Zen*) и *fushi tarazu* (*Ftz*) – все они на схеме выделены скобками – хотя и находятся в локусе *Нох*-генов, не являются гомеозисными, а отвечают за более ранние этапы развития мухи, чем дифференцировка сегментов.

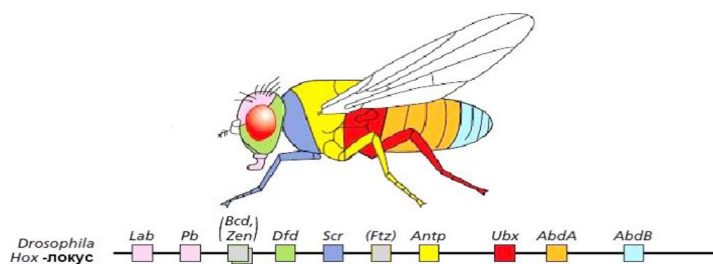


Рис. 52. Схема локуса *Hox*-генов дрозофилы и отдельных сегментов, в которых они экспрессируются (Обозначения генов: *Lab* – labial, *Pb* – proboscipedia, *Dfd* – Deformed, *Scr* – sex combs reduced, *Antp* – Antennapedia, *Ubx* – Ultrabithorax, *AbdA* – abdominal A, *AbdB* – Abdominal B).

Задание. Иногда мухи с мутациями выживают и проходят онтогенез до конца, однако часто мутации в генах, регулирующих развитие, летальны. Рассмотрите некоторые генетически детерминированные нарушения развития дрозофилы, ответьте на вопросы.

1. У дрозофилы имеется только один кластер *Hox*-генов, так же, как и у оболочников и ланцетника, в то время как у всех челюстноротых позвоночных имеются четыре различных кластера *Hox*-генов, наряду с четырьмя же гомологами некоторых других локусов, например *МНС*. Этот факт указывает на то, что в ранней эволюции позвоночных произошли _____ генома.

2. На рисунке 53 показана сегментация ранней стадии развития нормального эмбриона дрозофилы и зародыша с фенотипом *bicoid*. Опишите фенотип *bicoid*.

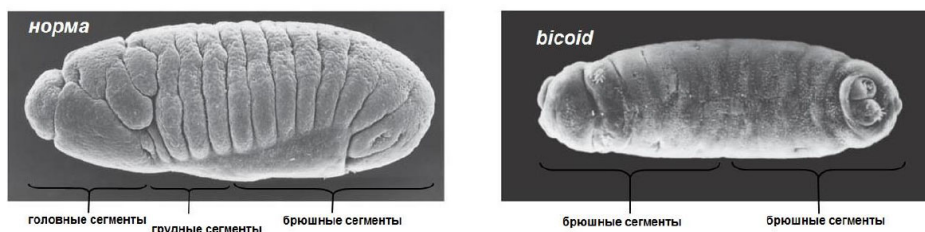


Рис. 53. Сегментация ранней стадии развития эмбриона дрозофилы.

3. Регулирующий развитие дрозофилы ген *bicoid* относится к группе генов _____.

4. Ген *bicoid* является геном с материнским эффектом, белок синтезируется с мРНК материнского организма. Провели два скрещивания – А) гомозиготного самца с мутацией *bicoid* с самкой дикого типа и Б) гомозиготной самки с мутацией *bicoid* с самцом дикого типа. Какое потомство можно ожидать от этих скрещиваний? Каким будет поколение F2, если его получение будет возможно?

5. Рассмотрите фенотипы мух с фенотипами *Antennapedia* (слева) и *Ultrabithorax* (справа) (рис. 54). Опишите эти фенотипы.

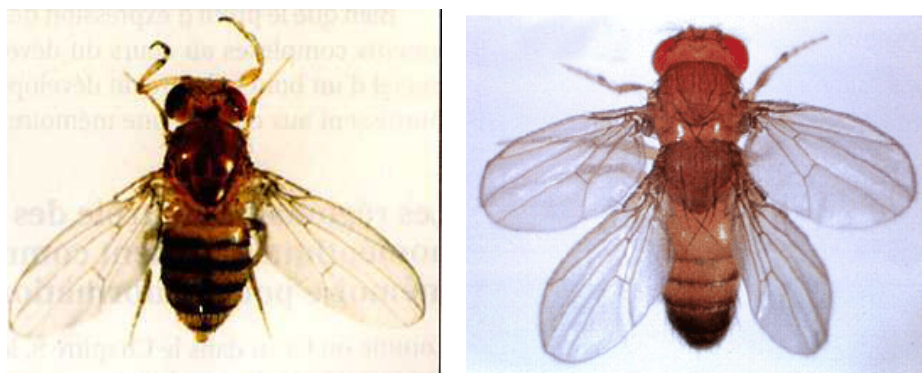


Рис. 54. Фенотипы плодовой мушки *Drosophila melanogaster*.

6. Какую часть гена, регуляторную или кодирующую, затрагивает приведенная на рисунке доминантная мутация *Antennapedia*?

7. Какую часть гена, регуляторную или кодирующую, затрагивает приведенная на рисунке рецессивная мутация *Ultrabithorax*?

8. Каким по фенотипу будет поколение F1 мух от скрещивания показанных выше гомозиготных мух *Antennapedia* и *Ultrabithorax*?

9. Каким по фенотипу будет поколение F2 от этого же скрещивания?

10. Кратко опишите, как соотносится порядок расположения *Нох*-генов в геноме и распределение их экспрессии в организме зародыша дрозофилы.

Вопросы для самоподготовки:

1. Преимущества дрозофилы для цитогенетических исследований.
2. Генетическая детерминация раннего эмбрионального развития дрозофилы.
3. Гомеозисные гены и гомеобокс. Мутации гомеозисных генов.

Рекомендуемая литература: Осн. 1; Доп. 3-5, 17, 20, 21, 30.

**СПИСОК МИКРОПРЕПАРАТОВ ИСПОЛЪЗУЕМЫХ
ПРИ ИЗУЧЕНИИ КУРСА**

№ п/п	Микропрепарат
1	Яйцеклетка беззубки (окраска гематоксилином и эозином)
2	Яйцеклетка лягушки (окраска гематоксилином и эозином)
3	Ооцит в яичнике млекопитающего (кошки) (окраска гематоксилином и эозином)
4	Мазок спермы морской свинки (окраска гематоксилином и эозином)
5	Мазок спермы петуха (окраска гематоксилином и эозином)
6	Семенник крысы (окраска гематоксилином и эозином)
7	Оплодотворение яйцеклетки лошадиной аскариды (окраска железным гематоксилином)
8	Синкарион в яйцеклетке лошадиной аскариды (окраска железным гематоксилином)
9	Дробление яйца лошадиной аскариды (окраска гематоксилином и эозином)
10	Дробление яйца лягушки (окраска гематоксилином и пикрофуксином)
11	Бластула лягушки (окраска гематоксилином и пикрофуксином)
12	Гастрюла (ранняя) лягушки (окраска гематоксилином и пикрофуксином)
13	Гастрюла (средняя) лягушки (окраска гематоксилином и пикрофуксином)
14	Гастрюла (поздняя) лягушки (окраска гематоксилином и пикрофуксином)
15	Нейрула лягушки (окраска гематоксилином и пикрофуксином)
16	Первичная полоска зародыша курицы. Поперечный срез (окраска гематоксилином и эозином)
17	Зародыш курицы на стадии поздней нейрулы (окраска гематоксилином)
18	Осевые органы зародыша курицы (окраска гематоксилином)
19	Туловищная и амниотическая складки зародыша курицы (окраска гематоксилином)
20	Плацента человека. Материнская часть (окраска гематоксилином и эозином)
21	Плацента человека. Плодная часть (окраска гематоксилином и эозином)
22	Пуповина свиньи. Поперечный срез (окраска гематоксилином и эозином)
23	Зародыш крысы (сагиттальный срез зародыша крысы) (окраска гематоксилином и эозином)
24	Развитие кости на месте соединительной ткани (нижняя челюсть зародыша свиньи) (окраска гематоксилином и эозином)
25	Развитие кости на месте хряща (трубчатая кость зародыша свиньи) (окраска гематоксилином и эозином)
26	Красный костный мозг (мазок) (окраска по Романовскому-Гимза)

ГЛОССАРИЙ

Акросома – небольшая плотная гранула, содержащая литические ферменты, образует переднюю часть головки сперматозоида. Образуется в процессе спермиогенеза из элементов комплекса Гольджи.

Аллантоис – сосудистая оболочка эмбрионов рептилий, птиц, млекопитающих животных и человека, образующаяся как вырост задней кишки. У рептилий и птиц обеспечивает дыхание зародыша и является его мочевым пузырем.

Амниотическая полость – полость, заполненная жидкостью, в которой располагается зародыш пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Образуется между наружной и внутренней оболочками зародыша.

Амнион – внутренняя зародышевая оболочка высших животных (амниот), ограничивающая заполненную жидкостью полость, внутри которой находится зародыш.

Анимальный полюс яйцеклетки – область яйцеклетки, содержащая цитоплазму, свободную от желтка и клеточное ядро.

Бластомеры – клетки, образующиеся при дроблении яиц. Бластомеры не растут, поэтому величина зародыша на стадии дробления соответствует размеру яйца.

Бластодерма – один или несколько слоев клеток, образующих стенку бластулы и окружающих бластоцель (при полном дроблении, см. Целобластула) или нераздробившийся желток (при поверхностном дроблении, см. Перибластула), а также слой клеток при дискоидальном дроблении, образующий крышу дискобластулы.

Бластопор – отверстие (первичный рот) в теле зародыша на стадии гаструлы. Посредством бластопора бластоцель сообщается с окружающей средой.

Бластодиск – скопление цитоплазмы на анимальном полюсе с дискоидальным дроблением. В процессе дробления Б. превращается в дисковидное скопление клеток – бластодерму, образующую крышу дискобластулы.

Бластоцель – полость (первичная полость тела) в теле зародыша на стадии бластулы.

Бластоциста (бластодермический пузырьёк) – стадия развития зародыша млекопитающих. Стадия бластоцисты следует за стадией морулы и предшествует стадии зародышевого диска. Стадия бластоцисты относится к преимплантационному периоду развития, то есть самому раннему периоду эмбриогенеза млекопитающих. Внешне бластоциста представляет собой шар, состоящий из нескольких десятков или сотен клеток.

Бластула – стадия развития зародыша (однослойный зародыш).

Вегетативный полюс яйца – область яйца, в которой сосредоточен желток.

Вторичноротые – животные, в эмбриогенезе которых рот образуется на противоположном бластопору конце тела (иглокожие, хордовые и др.)

Гамета – половая клетка, репродуктивная клетка животных и растений. Г. обеспечивают передачу наследств, информации от родителей потомкам. Г. обладают гаплоидным набором хромосом, что обеспечивается сложным процессом гаметогенеза. Две Г, сливаясь при оплодотворении, образуют зиготу с диплоидным набором хромосом, которая дает начало новому организму.

Гастроцель – первичная пищеварительная полость зародыша на стадии гастрюлы. Гастроцель заполнен жидкостью и сообщается с наружной средой при помощи специального отверстия – бластопора. Стенки гастроцеля состоят из инвагинирующей первичной энтодермы. В дальнейшем гастроцель становится полостью definitiva кишечника.

Гастрюла – стадия развития зародыша, характеризующаяся у высших животных закладкой трех зародышевых листков и наличием гастроцеля.

Гастрюляция – сложный процесс морфогенетических изменений, сопровождающийся размножением, ростом, направленным перемещением и дифференцировкой клеток, в результате чего образуются зародышевые листки (эктодерма, мезодерма и энтодерма) – источники зачатков тканей и органов. Второй после дробления этап онтогенеза. При гастрюляции происходит перемещение клеточных масс с образованием из бластулы двухслойного зародыша – гастрюлы.

Гемиметаболия – неполное превращение, тип постэмбрионального развития насекомых ряда систематических групп (стрекозы,

подёнки, веснянки, прямокрылые, клопы и др.), при котором из яйца выходит личинка (нимфа), внешне сходная со взрослым насекомым: имеет фасеточные глаза, расчленённые лапки, такие же, как у взрослого, ротовые органы. У насекомых из разных отрядов постэмбриональное развитие включает от 3 до 30 нимфальных возрастов. Превращение нимфы во взрослое насекомое происходит без стадии куколки.

Гипобласт – внутренний слой клеток дискобластулы и бластодиска у амниот. У некоторых животных Г. отделен от наружного слоя (эпибласта) полостью – бластоцелом. Г. не гомологичен энтодерме, т. к. содержит материал гл. обр. внезародышевой энтодермы, а энтодерма зародыша образуется в период гастрюляции путём включения в состав Г. мигрирующих внутрь зародыша клеток эпибласта.

Голометаболия – тип постэмбрионального развития у насекомых с полным превращением (Holometabola), относящихся к целому ряду систематических групп (жесткокрылые, чешуекрылые, перепончатокрылые, двукрылые, сетчатокрылые, ручейники и другие), при котором из яйца выходит личинка, являющаяся непохожей на имаго (взрослое насекомое). При этом личинка характеризуется отсутствием фасеточных глаз, неполным расчленением или редукцией ног. Превращение личинки в имаго (взрослое насекомое) происходит во время стадии куколки, которая не питается.

Гомолецитальные яйца – изолецитальные яйца, в их цитоплазме желточные включения распределены б. или м. равномерно. Обычно Г. я. содержат мало желтка олиголецитальные) – у многих беспозвоночных, ланцетника, млекопитающих. По типу дробления (полное), относятся к голобластич. яйцам.

Гонады – органы половой системы (семенники и яичники), в которых происходит развитие половых клеток.

Граафов пузырь – пузырьчатый фолликул яичника (folliculus ovaricus vesiculosus), зрелый фолликул с полостью, выстланной эпителием и наполненный жидкостью, содержащей половые гормоны. Развивается в корковом слое яичника млекопитающих под влиянием фолликулостимулирующего гормона.

Деламинация – способ гастрюляции, заключающийся в расщеплении бластодермы на два слоя клеток (наружный и внутренний), которые соответствуют эктодерме и энтодерме.

Дерматом – зачаток соединительнотканного слоя кожи, наружная часть сомита у зародышей хордовых. Д. распадаются на отдельные мезенхимные клетки, которые подстилают покровный эпителий и образуют вместе с ним кожу и её производные.

Детерминация – возникновение качественных различий между частями развивающегося организма на стадиях, предшествующих клеточной дифференцировке.

Дифференцировка – возникновение различий между однородными клетками и тканями, изменения их в ходе развития особи, приводящие к формированию специализированных клеток, тканей и органов.

Дискобластула – стадия эмбриогенеза птиц, на которой зародыш имеет вид распластанного на желтке диска.

Дроблѐние – ряд последовательных митотических делений оплодотворенного или инициированного к развитию яйца. Дробление представляет собой первый период эмбрионального развития, который присутствует в онтогенезе всех многоклеточных животных. При этом масса зародыша и его объѐм не меняются, оставаясь такими же, как и в начале дробления. Яйцо разделяется на все более мелкие клетки –бластомеры. Характерная особенность дробления – ведущая регуляторная роль цитоплазмы в развитии. Характер дробления зависит от количества желтка и его расположения в яйце.

Желточный мешок – орган питания, дыхания и кроветворения у зародышей головоногих моллюсков, хрящевых и костистых рыб, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих. Ж. м. возникает на ранних стадиях зародышевого развития обычно путѐм обрастания желтка энтодермой и висцеральным листком боковых пластинок и представляет собой расширенный вырост среднего отдела первичной кишки. В стенке Ж. м. образуются кровяные клетки и кровеносные сосуды, обеспечивающие перенос питат. веществ к зародышу и его дыхание.

Зародышевый диск – бластула, имеющая форму круглой пластинки, расположенной в области анимального полюса яйца; свойственна головоногим моллюскам, акуловым и костистым рыбам, рептилиям, птицам, а также млекопитающим.

Зигота – клетка, образующаяся в результате слияния гамет разного

пола; оплодотворённое яйцо. При слиянии двух гаплоидных гамет в 3. происходит восстановление присущего данному виду организмов диплоидного набора хромосом.

Иммиграция – способ гастрюляции, заключающийся в перемещении отдельных клеток стенки бластулы в ее полость.

Имплантация – прикрепление зародыша к стенке матки у млекопитающих с внутриутробным развитием (сумчатых и плацентарных).

Инвагинация – способ гастрюляции, осуществляющийся путем впячивания и погружения вегетативной части бластулы в бластоцель; присущ некоторым кишечнополостным (сцифоидные медузы, коралловые полипы), широко распространённый у более высших форм.

Капацитация – приобретение сперматозоидами млекопитающих способности к проникновению через яйцевую оболочку в яйцо. К. осуществляется в половых путях самки под влиянием секретов, вырабатываемых стенками яйцеводов и матки. Предполагают, что сущность физiol. изменений при К. заключается в удалении с поверхности сперматозоидов веществ, блокирующих осуществление акросомной реакции.

Кортикальная реакция – реакция поверхностной части яйца на акросомную реакцию спермия.

Мегалобласты – первичные эритробласты, одна из форм красных кровяных клеток, свойственная зародышам высших позвоночных на ранних стадиях развития. Крупные, способные к делению клетки, образуются в сосудах желточного мешка. Постепенно в процессе созревания в М. уплотняется, пикнотизируется ядро, накапливается гемоглобин, теряется способность к делению и они превращаются в мегалоциты. Во второй половине внутриутробной жизни новообразование М. прекращается.

Мегалоциты – красные кровяные клетки зародышей высших позвоночных на поздних стадиях развития (первичные эритроциты). Образуются в результате дифференцировки мегалобластов. Обеспечивают дыхание и питание тканей зародыша. К концу внутриутробной жизни погибают и исчезают из организма. Их функцию (после рождения) начинают выполнять вторичные, или истинные, эритроциты, образующиеся в костном мозге.

Мезенхима – эмбриональная ткань, из которой в раннем эмбриогенезе развиваются ткани внутренней среды, гладкая и сердечная мышечные ткани и др.

Мезодерма – третий зародышевый листок. Формируется между экто- и энтодермой на стадии гастрюлы.

Мезолецитальные яйца – содержат желтка больше, чем олиголецитальные яйца, но меньше, чем полилецитальные. По типу дробления (полное) относятся к голобластическим, а по распределению желтка – к телолецитальным яйцам. М. я. имеют круглотелые, хрящевые и костные ганоиды, двоякодышащие рыбы и мн. земноводные.

Меробластические яйца – яйца, претерпевающие частичное дробление. К М. я. относят телолецитальные яйца с большим количеством желтка (головноногих моллюсков, акул, пресмыкающихся, птиц, однопроходных млекопитающих) и центролецитальные.

Миотом – зачаток скелетной мускулатуры, часть сомита у зародышей хордовых. Из клеток М. образуется вся поперечно-полосатая мускулатура тела, кроме мышцы сердца.

Моноспермия – оплодотворение яйцеклетки одной муж. гаметой. М. – самый обычный способ оплодотворения, вследствие которого яйцеклетка оказывается невосприимчивой к др. гаметам. В очень редких случаях у цветковых растений яйцеклетка может оплодотворяться двумя спермиями (диспермия).

Морула – ранняя стадия эмбрионального развития, возникающая в результате деления оплодотворенной яйцеклетки. На этой стадии эмбрион представляет собой скопление клеток; морула является промежуточной стадией между зиготой и бластоцистой.

Невропор – отверстие нервной трубки.

Нейрула – завершающая стадия эмбриогенеза, характеризующаяся развитием нервной пластинки и закладкой осевых органов.

Нейруляция – образование нервной пластинки и её замыкание в нервную трубку в процессе зародышевого развития хордовых.

Нервная трубка – зачаток ЦНС у хордовых. Образуется в процессе нейруляции путём углубления дна нервной пластинки, поднятия и смыкания её краёв. На переднем конце Н. т. некое время сохраняется отверстие – невропор, а на заднем – ведущий в кишечник нейроэнтерический (нервно-кишечный) канал.

Нервный гребень – совокупность клеток у позвоночных, выделяющихся из краевых отделов нервного желобка во время его замыкания в нервную трубку. Клетки нервного гребня обладают развитой способностью мигрировать в организме.

Нефротом – сегментная ножка, зачаток органов выделения у зародышей хордовых. Парное метамерное образование мезодермального происхождения, расположенное между спинным сегментом (сомитом) и несегментированной брюшной частью мезодермы. Из Н. развиваются почки (про-, мезо- и метанефрос), их протоки и семявыносящий канал.

Овуляция – разрыв Граафова пузырька и выход овоцита I порядка в брюшную полость.

Оогоний – незрелая половая клетка, способная к митозу.

Перибластула – тип бластулы, характерный для зародышевого развития большинства членистоногих. Образуется в результате поверхностного дробления. Стенка П. состоит из слоя клеток (бластодермы), а центр, часть занята неразделившимся желтком с находящимися в нём отд. клетками – вителлофагами.

Плацента – детское место или послед, орган млекопитающих, связывающий зародыш с организмом матери. Через плаценту зародыш получает кислород и питательные вещества и выделяет диоксид и продукты распада в кровеносную систему матери.

Полиспермия – у животных – проникновение в яйцо при оплодотворении до неск. десятков сперматозоидов. Различают физиол. и патологич. П. физиологическая известна у членистоногих (насекомые, паукообразные) и хордовых (акуловые рыбы, хвостатые земноводные, пресмыкающиеся и птицы).

Провизорные органы – временные органы у зародышей и личинок животных организмов, исчезающие в процессе их развития. Одна из форм ценогенеза, или эмбриоадаптации. П. о. обеспечивают важнейшие функции развивающегося организма до формирования и начала функционирования дефинитивных органов, характерных для взрослых особей. Примеры П. о.: сосуды желточного мешка у зародышей рыб, пресмыкающихся и птиц; амнион, аллантоис и серозная оболочка у амниот.

Сегрегация – ооплазматическая, возникновение локальных различий в свойствах цитоплазмы яйцеклетки, осуществляющееся в

периоды роста и созревания ооцита, а также при оплодотворении яйца. С. – основа для начальной дифференцировки зародыша: в процессе дробления яйца участки цитоплазмы, различающиеся по своим свойствам, попадают в разные бластомеры; их взаимодействие с одинаковыми по своим потенциям ядрами приводит к дифференциальной активации генома.

Синкарион – ядро дробления или ядро зиготы, образующееся в результате слияния муж. и жен. пронуклеусов. Оболочки пронуклеусов в месте их контакта разрушаются, и их содержимое объединяется под общей ядерной оболочкой. Образование С. описано у морских ежей и нек-рых червей. У большинства животных С. не образуется.

Склеротом – часть сомита, из мезенхимы которого развиваются опорные ткани.

Сомиты – сегментированная мезодерма включающая миотом, склеротом и дерматом.

Спланхнотом – вентральный отдел мезодермы, преобразующийся в выстилку целома и другие структуры.

Телолецитальные яйца – яйца с неравномерным распределением желтка (осн. масса его сконцентрирована в вегетативном полушарии, а ядро располагается ближе к анимальному полюсу). К Т. я. относятся мезо- и полилецитальные яйца. В первом случае дробление полное (голобластич. яйца), во втором – частичное (меробластич. яйца). Т. я. имеют головоногие моллюски, круглоротые, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы, низшие млекопитающие.

Тотипотентность – свойство клеток реализовать генетическую информацию ядра, обеспечивающую их дифференцировку, а также развитие до целого организма. Тотипотентны оплодотворённые яйцеклетка растений и яйцо животных организмов.

Трофобласт – стенка бластоцисты млекопитающих. Разрушает слизистую оболочку матки для погружения (имплантации) в нее зародыша, преобразуется в цитотрофобласт, синцитиотрофобласт.

Фолликул яичника – структурный компонент яичника, состоящий из яйцеклетки, окружённой слоем эпителиальных клеток и двумя слоями соединительной ткани.

Хорион – наружная оболочка зародыша млекопитающих, возни-

кающая из трофобласта и внезародышевой мезодермы. За счет внедрения вторичных ворсинок хориона в слизистую оболочку матки осуществляется контакт зародыша с организмом матери.

Целом – вторичная полость тела животных. Возникает при закладке мезодермы; преобразуется в брюшную, грудную и окологердечную полости.

Эктодерма – наружный зародышевой листок. Закладывается на стадии гаструлы.

Эндометрий – внутренняя слизистая оболочка тела матки (мукозный слой), выстилающая полость матки и обильно снабжённая кровеносными сосудами.

Энтодерма – внутренний зародышевой листок. Формируется на стадии гаструлы.

Эпибласт – наружный слой клеток дискобластулы у амниот. У некоторых животных Э. отделён от внутр. слоя (гипобласта) полостью – бластоцелом. Э. не гомологичен эктодерме, т. к. содержит материал всех трех зародышевых листков. Клетки презумптивных энтодермы и мезодермы в процессе гаструляции мигрируют из Э. внутрь зародыша.

Эпибolia – перемещение клеток, происходящее на ранних стадиях развития зародыша, в то же время, когда происходит гаструляция. Это один из способов миграций клеток раннего зародыша, приводящих к существенным физическим перестройкам. При эпиболии клетки анимальной области зародыша распространяются по его вегетативной области, которая в будущем станет энтодермой (или желтком – у животных с меробластическими яйцами).

Яйцeroждение – способ воспроизведения потомства животными, при котором развитие зародыша происходит вне тела самки, во внешней среде, под защитой яйцевых оболочек. Я. характерно для большинства представителей беспозвоночных, а также круглоротых, рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и однопроходных млекопитающих.

СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ

Ситуационные задачи с эталонами ответов

Задача 1. В условном эксперименте изотопом поместили темные бластомеры зародыша человека. В процессе дальнейших стадий эмбриогенеза метка будет передаваться клеткам и тканям – производным этих бластомеров.

1. Назовите основные стадии эмбриогенеза человека (а, б, в, г, д).
2. В какую стадию эмбриогенеза происходит образование бластомеров (а). Назовите основные характеристики (б, в, г) этой стадии, свойственной для человека. Где протекает эта стадия (д)?
3. Из приведенного списка структур выберете те, которые будут содержать изотопную метку. Дайте им обоснования (а, б, в, г, д). Список: трофобласт, внезародышевая мезенхима, энтодерма желточного мешка, зародышевая мезенхима, зародышевая часть плаценты, нервная трубка, дерматом.

Пример ответа к задаче 1.

1. а) оплодотворение; б) дробление; в) гастрюляция; г) гистогенез; д) органогенез.
2. а) дробление; б) полное; в) неравномерное; г) асинхронное; д) маточные трубы.
3. а) внезародышевая мезенхима; б) энтодерма желточного мешка; в) зародышевая мезенхима; г) нервная трубка; д) дерматом.

Задача 2. Современные эмбриологические технологии позволяют осуществлять целый ряд манипуляций, делающих возможным проведение у человека искусственного (в т.ч. вне организма) оплодотворения и дробления, обеспечивающие возможность развития беременности. Пол зародыша может быть заранее определен.

1. Назовите основные структурные части сперматозоида человека (а, б, в). Где расположен рецептор фертильности (антифертилизин) сперматозоида (г)? Какой органоид участвует в растворении оболочек яйцеклетки (д)?
2. Назовите виды сперматозоидов по наличию в них половых хромосом (а, б). На какой особенности сперматозоидов основано их искусственное разделение по половому признаку (в)? Наследуется ли зиготой

митохондрии сперматозоида (г)? В чем заключается основная особенность энергетического обмена в этих митохондриях (д)?

3. Имеется ли половая дифференцировка яйцеклеток (а)? Назовите их вспомогательные оболочки (б, в, г). Наследуются ли зиготой митохондрии яйцеклетки (д)?

Задача 3. В процессе амниоцентеза (инструментальная медицинская манипуляция) представляется возможным взятие проб амниотической жидкости. При ее центрифугировании получают осадок, содержащий взвешенные в ней клетки зародышевых и внезародышевых тканей. Исследуя кариотип этих клеток, можно осуществить раннюю диагностику хромосомных заболеваний. В настоящее время рассматривается возможность использования культур этих клеток в медицинских технологиях для стимулирования восстановительных процессов целого ряда органов.

1. К какому типу органов (а) относится амнион? Перечислите другие органы человека, относящиеся к этому типу (б, в, г, д)?

2. В какой период внутриутробного развития человека происходит закладка этих органов (а)? Назовите органы, образование которых идет с участием эмбриобластов (б, в, г)? Подчеркните орган, в стенке которого закладываются стволовые клетки крови.

3. Какой набор хромосом должны содержать клетки из осадка амниотической жидкости (а)? Производными какого зародышевого мешка они являются (б)? Из предложенного списка выберите ткани и органы структуры, к которым теоретически могут быть применены клеточные медицинские технологии с использованием полученных клеток? Список: кожный эпителий (эпидермис), кишечный эпителий, сосудистый эпителий (эндотелий), нервная ткань, костная ткань, молочная железа (производное эпидермиса).

Задача 4. Одной из методик проведения начальных этапов искусственной (экстракорпоральной) беременности (с участием «суррогатных» носителей) является выращивание вне организма способных к имплантации бластоцист.

1. В какой период эмбриогенеза формируется бластоциста человека (а)? Назовите ее основные структурные части (б, в, г, д).

2. Что называется имплантацией (а)? Какой провизорный орган

обеспечивет ее начальные этапы (б)? Возможна ли имплантация при сохранении оболочки оплодотворения (в)? На какой стадии эмбриогенеза формируется оболочка (г)? Какие структуры обеспечивают ее образование (д)?

3. Сколько суток идет формирование бластоцисты у человека (а)? Как называется уровень детерминации, который прошла бластоциста (б)? что называется детерминацией вообще (в) и в чем заключается определенный Вами уровень (г)? Как будет называться последующий уровень детерминации (д)?

Задача 5. Зачатковый уровень детерминации знаменуется образованием и дифференцированием зародышевых листков и нелистковых эмбриональных источников развития тканей.

1. С какой стадией эмбриогенеза сопряжен зачатковый уровень детерминации (а)? Назовите основные зачатковые источники эмбрионального гистогенеза (б, в, г, д).

2. Назовите основные типы тканей организма человека (а, б, в, г). Подчеркните тип, развивающийся исключительно из мезенхимы (д).

3. Назовите эмбриональный зачаток, из которого развивается наибольшее количество тканей (а). Из каких основных структурных частей состоит этот зачаток (б, в, г)? Подчеркните часть (д), которая не подвергается сегментации.

Задача 6. Эмбриональное развитие человека представляет собой стадийный процесс. Каждая из стадий эмбриогенеза знаменуется усложнением структурной организации зародыша и повышением уровня детерминации и дифференцировки.

1. Перечислите по порядку стадии эмбриогенеза (а, б, в, г, д). Подчеркните стадию соответствующую бластомерному уровню детерминации и дифференцировки.

2. Назовите продолжительность эмбрионального развития человека (а). В какую стадию эмбриогенеза формируется многоклеточный многослойный зародыш (б)? Какие морфологические механизмы (в, г, д) характерны для этой стадии?

3. Из каких эмбриональных зачатков развивается внезародышевая мезенхима (а), зародышевая мезенхима (б), хорион (в), кишечная трубка (г), нервная трубка (д)?

Задача 7. В конце первой недели внутриутробного развития зародыш человека попадает в матку и имплантируется. Для осуществления этого сложного процесса к указанному сроку у эмбриона должны сформироваться специальные вспомогательные структуры.

1. Как называется (а) эмбрион в данный срок беременности? Какой период эмбриогенеза закончился (б) и какой начинается (в)?

2. Что называется имплантацией (а)? В какой части матки (б) и в какой ее оболочке (в) протекает этот процесс? Какие структуры (г), какого провизорного органа (д) его обеспечивают?

3. Какие части (а, б, в) по отношению к зародышу выделяются в децидуальной оболочке матки? Как она называлась до возникновения беременности (г)?

4. Какая гормонопродуцирующая структура (а), в каком органе (б) проходит стадию расцвета в указанное время? Какой основной гормон (в) она продуцирует?

5. Объясните, исходя из условий задачи, причину противозачаточного эффекта контрацептивов, ускоряющих продвижение зародыша по маточным трубам.

Задача 8. На стадии бластоцисты зародыш человека попадает в полость матки. Для осуществления процесса имплантации и начала развития беременности необходимы: структурная зрелость эмбриона, морфофункциональная готовность матки к его восприятию, создание в организме матери оптимального «фона» половых гормонов. Несостоятельность этих условий делает развитие беременности невозможным.

1. Назовите основные, структурные части бластоциста (а, б, в, г) к моменту начала имплантации. На какой день внутриутробной жизни (д) начинается этот процесс?

2. Какие части (а, б, в) по отношению к зародышу выделяются в децидуальной оболочке матки после завершения имплантации? Как называлась децидуальная оболочка матки (г) до начала имплантации? Какой тип питания (д) зародыша имеет место в первое время после имплантации?

3. Выработка какого стероидного гормона (а) в яичнике должна доминировать при развитии беременности? Какими клетками (б), какой структуры (в) яичков они вырабатываются? Какой гормон ги-

пофиза (г) стимулирует этот процесс? В каком органе (д) указанный Вами стероидный половой гормон начнет вырабатываться со второй половины беременности?

СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ ТРЕБУЮЩИЕ РАЗВЕРНУТОГО ОТВЕТА

1. В процессе сперматогенеза нарушено формирование акросомы. Какая функция сперматозоида будет утрачена?

2. На препарате видны яйцеклетки, находящиеся на различных стадиях развития. Часть яйцеклеток увеличивается в размерах, в них отмечается накопление желточных включений, распределенных по всей цитоплазме равномерно. Определите, на какой стадии овогенеза они находятся, какой тип яйцеклетки и какому виду животных она принадлежит?

3. На препарате виден зародыш, который состоит из четного числа бластомеров, имеющих одинаковую величину. Определите тип дробления.

4. На препарате – многоклеточный зародыш в виде пузырька с центрально расположенной полостью. Стенка зародыша построена из одного слоя клеток равных размеров. На какой стадии развития находится зародыш и какому виду животных он принадлежит?

5. В эксперименте у зародыша на стадии гастролы блокирован процесс перемещения клеток через первичную полость. Развитие какого зародышевого листка будет нарушено?

6. В эксперименте у зародыша птицы на стадии гастролы блокирован процесс перемещения клеток через головной узелок. Развитие какого осевого органа будет нарушено?

7. В условном эксперименте микроманипулятором разрушили митотом. Нарушение развития какой ткани вызовет это воздействие?

8. В эксперименте у зародыша цыпленка нарушен процесс сращения амниотических складок. Образование каких провизорных органов будет нарушено?

9. При гистологическом исследовании зародыша установлено наличие туловищной и амниотической складок. Можно ли по наличию этих признаков утверждать, что это зародыш человека?

10. В клетки дорсальной части мезодермы ввели люминисцентную метку. В каких тканевых зачатках будет обнаружена метка при дальнейшем развитии зародыша?

11. Во время эксперимента над бластулой лягушки на стадии 16 бластомеров был удален 1 бластомер. Отделенная клетка продолжала нормально развиваться и положила начало новому зародышу. Какое важное свойство бластомеров было продемонстрировано? Ответ поясните.

12. В эксперименте на зародыше лягушки разрушен внешний зародышевый листок – эктодерма. Какая морфологическая структура из перечисленных не будет в дальнейшем развиваться у данного зародыша?

13. В эксперименте у зародыша кролика разрушен миотом. Нарушение развития какой структуры будет наблюдаться у данного зародыша?

14. В эксперименте у зародыша птицы разрушено склеротом. Нарушение развития какой структуры будет вызвано этой манипуляцией?

ТЕСТОВЫЙ КОНТРОЛЬ

Цель. Систематизация и обобщение изученного материала, выявление уровня теоретической подготовки обучающихся по дисциплине «Биология размножения и развития».

Задание. Выберите один или несколько правильных вариантов ответа.

- 1 Яйцеклетка у человека:**
а) алецитальная; в) телолецитальная;
б) центролецитальная; г) мезолецитальная.

2 Полус яйцеклетки, где скапливается желток, называется:
а) анимальным; в) экваториальным;
б) вегетативным; г) дорсальным.

3 В результате оплодотворения образуется:
а) бластула; г) одноклеточный зародыш;
б) зигота; д) яйцевые оболочки;
в) гастрала;

4 Общая длина сперматозоида человека составляет:
а) 20 мкм; в) 100 мкм;
б) 50-70 мкм; г) 500 мкм.

5 Белок, входящий в состав микротрубочек жгутика сперматозоида:
а) кератин; в) тубулин;
б) коллаген; г) пепсин.

6 Укажите процесс в результате которого из одной диплоидной клетки образуется четыре зрелых гаметы:
а) партеногенез; в) сперматогенез;
б) оогенез; г) оплодотворение.

7 Образование сперматозоида содержащее энзимы, играющие важную роль в физико-химических реакциях при оплодотворении:
а) шейка; в) акросома;
б) ядро; г) митохондрия.

8 Учёный, открывший фолликул млекопитающих, исследуя яичник крольчих:
а) Р. Броун; в) Р. Грааф;
б) К. Бэр; г) Т. Шванн.

- 9 Назовите яйцеклетки, бедные желтком:**
а) алигомцитальные; в) полимцитальные;
б) изолецитальные; г) теломцитальные.
- 10 Что препятствует внедрению в яйцеклетку других сперматозоидов:**
а) оболочка оплодотворения; в) антифортилизин;
б) гиалуронидаза; г) синкарион.
- 11 Фертилизины помогают:**
а) проникновению сперматозоида в яйцеклетку;
б) прикреплению сперматозоида к яйцеклетке и аглютинации лишних сперматозоидов;
в) нейтрализуют гиалуронидазу;
г) увеличивают продолжительность жизни яйцеклетки.
- 12 Укажите количество стадий в сперматогенезе:**
а) 2; б) 3; в) 4; г) 6.
- 13 В ядре сперматозоида животного содержится 16 хромосом, а в ядре яйцеклетки этого животного:**
а) 24 хромосомы; в) 16 хромосом;
б) 8 хромосом; г) 32 хромосомы.
- 14 Активация яйца это:**
а) проникновение сперматозоида в яйцеклетку;
б) соприкосновение яйца и сперматозоида;
в) разрушение оболочек яйцеклетки.
- 15 Яйцеклетки богатые желтком:**
а) полилецитальные; в) мезалецитальные;
б) изолецитальные; г) алиголецитальные.
- 16 Какой тип дробления зиготы наблюдается у птиц:**
а) меробластическое; в) равномерное;
б) радиальное; г) ассинхронное.
- 17 Для центролецитальных яиц характерен тип дробления:**
а) полноравномерное; в) полное неравномерное;
б) спиральное; г) дискоидальное;
д) поверхностное.

- 18** В зоне размножения оогенеза клетки называются:
а) овогониями; в) овоцитами 2 порядка;
б) овоцитами 1 порядка; г) яйцеклетками.
- 19** Развитие в типах дробления яйцеклеток животных определяется:
а) количеством и характером распределения желтка в яйцеклетке;
б) эволюционным положением животного;
в) местом, где происходит процесс дробления;
г) размерами животного.
- 20** Для изолецитальных яиц характерен тип дробления:
а) полно неравномерное; в) полное неравномерное;
б) спиральное; г) дискоидальное;
д) поверхностное.
- 21** Тип дробления зиготы у ланцетника:
а) полное (равномерное); в) асинхронное;
б) меробластическое; г) поверхностное.
- 22** Впячивание стенки бластулы внутрь гастральной полости:
а) нейруляция; в) инвагинация;
б) иммиграция; г) индукция.
- 23** Назовите бластулу, если в ней стенка однослойная, а бластоцель относительно большая:
а) амфибластула; в) перибластула;
б) целобластула; г) бластоциста.
- 24** Бластоцель у земноводных расположена:
а) в центре; в) смещена к вегетативному полюсу;
б) смещена к анимальному полюсу; г) смещена ко дну бластулы.
- 25** Способ деления клеток на стадии дробления:
а) амитоз и митоз; в) мейоз и митоз;
б) только митоз; г) только мейоз;
д) амитоз, митоз, мейоз.

26 Ооплазматическая сегрегация это:

- а) неравномерное распределение генетического материала в бластомерах (зиготе);
- б) объединение различных структур в цитоплазме зиготы (бластомеров) в комплексы;
- в) неравномерное распределение химических веществ и структур в яйцеклетке (зиготе);
- г) слияние цитоплазмы двух и более бластомеров;
- д) концентрация питательных веществ в одной области цитоплазмы яйцеклетки (зиготы).

27 Деляминация или расслаивание характерно для:

- а) рептилий;
- б) ланцетника;
- в) круглоротых;
- г) земноводных.

28 Укажите правильное строение амфибластулы:

- а) эктодерма, бластоцель, крыша, дно;
- б) бластодерма, бластопор, дно, крыша;
- в) бластодерма, бластоцель, крыша, дно;
- г) бластодера, гастропор, крыша, дно.

29 Яйцеклетки пресмыкающихся и птиц относятся к типу:

- а) изолецитальных;
- б) умеренно телолецитальных;
- в) резко телолецитальных;
- г) алецитальных.

30 Первичный рот зародыша образуется на стадии:

- а) 64 бластомеров;
- б) бластулы;
- в) гастролы;
- г) при образовании мезодермы.

31 Бластула человека называется:

- а) целобластула;
- б) бстоциста;
- в) амфибластула;
- г) дискобластула.

32 В процессе гастрюляции выделяется осевой комплекс эмбриональных зачатков органов, включающих:

- а) нервную трубку;
- б) хорду;
- в) кишечную трубку;
- г) мезодерму;
- д) эктодерму.

33 Гастрюляция у человека осуществляется путем:

- а) иммиграции;
- б) инвагинации;
- в) эпиглоии;
- г) деляминации и иммиграции.

- 34** В результате гастрюляции образуются:
 а) ткани; в) три зародышевых листка;
 б) многоклеточный зародыш; г) бластула.
- 35** Способ гастрюляции при котором вегетативное полушарие выпячивается в анимальное:
 а) эпиболия; в) деляминация;
 б) инвагинация; г) иммиграция.
- 36** К способам гастрюляции относится:
 а) телобластический; в) голобластический;
 б) эпиболия; г) меробластический.
- 37** Мезенхима – это:
 а) зародышевая соединительная ткань;
 б) наружный зародышевый листок;
 в) внутренний зародышевый листок;
 г) средний зародышевый листок.
- 38** Для членистоногих характерен способ гастрюляции:
 а) иммиграция; в) инвагинация;
 б) эпиболия; г) деляминация.
- 39** Строение гастрюлы:
 а) эктодерма, энтодерма, бластоцель, гастропор;
 б) эктодерма, энтодерма, гастроцель, бластопор;
 в) эктодерма, мезодерма, энтодерма, гастропор;
 г) эктодерма, мезодерма, гастроцель, бластоцель.
 д) эктодерма, энтодерма, гастроцель.
- 40** Целом – это
 а) полость первичной кишки; в) первичная полость тела;
 б) вторичная полость; г) внезародышевая оболочка.
- 41** Нейрула – это:
 а) многоклеточный зародыш;
 б) многослойный зародыш;
 в) зародыш с комплексом осевых органов;
 г) зародыш, состоящий из экто- и энтодермы.
- 42** К группе анимний относятся:
 а) амфибии; г) млекопитающие;
 б) рыбы; д) птицы;
 в) рептилии; е) круглоротые.

- 43** Бластула ланцетника состоит из:
а) полости и одного слоя клеток; в) полости и двух слоев клеток;
б) полости и эпителиальной ткани; г) полости и соединительной ткани.
- 44** Гастрюляция у ланцетника осуществляется путем:
а) эпиполии; в) деляминации;
б) инвагинации; г) иммиграции.
- 45** Для ланцетника характерен способ образования мезодермы:
а) телобластический; в) смешанный;
б) энтероцельный; г) переходный.
- 46** Гастрюляция у птиц осуществляется путем:
а) эпиполии и иммиграции; в) деляминации и инвагинации;
б) иммиграции и инвагинации; г) деляминации, иммиграции и инвагинации.
- 47** Группа амниот включает:
а) рыб; г) птиц;
б) рептилий; д) млекопитающих;
в) амфибий; е) плацентарных.
- 48** Какие парные конечности у земноводных закладываются раньше?
а) задние; б) передние.
- 49** Какие парные конечности у земноводных внешне появляются первыми?
а) задние; б) передние.
- 50** Скорлупа яйца курицы – это:
а) первичная оболочка; б) вторичная оболочка; в) третичная оболочка.
- 51** Из какой части зародышевого диска формируется тело зародыша птиц?
а) из периферического темного поля; в) из зародышевого щитка.
б) из центрального светлого поля;
- 52** Имплантация зародыша человека заканчивается:
а) погружением полностью в слизистую оболочку матки;
б) образованием трех зародышевых листков;
в) образованием бластулы;
г) формированием внезародышевых оболочек.

53 Плацента образована слизистой оболочкой матки и:

- а) амнионом;
б) аллантойсом;
в) хорионом;
г) серозной оболочкой.

54 Плацента человека относится к:

- а) гемохориальной; в) эпителиохориальной;
б) десмохориальной; г) эндотелиохориальной.

55 Какая оболочка зародыша создает вокруг него полость наполненную жидкостью:

- а) аллантаис; в) трофобласт;
б) хорион; г) амнион.

56 К особенностям гемохореальной плаценты относятся:

- а) ворсинки хориона разрушают слизистую оболочку матки;
- б) ворсинки хориона погружены в лакуны, наполненные материнской кровью;
- в) ворсинки хориона не разрушают эпителий слизистой оболочки матки;
- г) ворсинки хориона контактируют с эндотелием кровеносных сосудов слизистой матки.

57 Для живородящих эмбриогенез – это период от:

- а) момента оплодотворения до смерти;
б) момента оплодотворения до рождения;
в) от рождения до смерти;

58 Развивающиеся с метаморфозом животные морской еж и офиура, проходят личиночную стадию:

- а) аурикулярно; в) бипиннарию;
б) брахиолярно; г) плутеус.

59 **Метаморфоз земноводных инициируется гормонами:**

- а) трийодтиронином и пролактином; в) тироксином и кортизолом;
б) трийодтиронином и тироксином; г) пролактином, тироксином, кортизолом.

60 Укажите стадии развития для животных с полным метаморфозом:

- а) яйцо, личинка;
б) яйцо, куколка, взрослая особь;
в) яйцо, личинка, куколка, взрослая особь;
г) яйцо, личинка, взрослая особь.

61 Укажите стадии развития для животных с неполным метаморфозом:

- а) яйцо, куколка, взрослая особь; в) яйцо, взрослая особь;
б) яйцо, личинка, взрослая особь; г) яйцо, личинка, куколка, имаго.

- 62** При неблагоприятных условиях (требуется быстро увеличить численность) или при отсутствии мужских особей может происходить:
- а) развитие без стадии бластуляции;
 - б) развитие без стадии гастрюляции;
 - в) развитие из неоплодотворенной яйцеклетки – партеногенез;
 - г) не прямое развитие.
- 63** Из эктодермы образуются:
- а) мышцы;
 - б) легкие;
 - в) скелет и кожа;
 - г) органы чувств.
- 64** Назовите источники развития эпидермиса и его производных (ногтей, волос, когтей и т. д.):
- а) кожная эктодерма;
 - б) спланхнотом;
 - в) нервная трубка;
 - г) миотом.
- 65** К провизорным органам относятся:
- а) амнион, хорда, аллантоис;
 - б) бластоцель, гастроцель, хорион;
 - в) серозная оболочка, хорион, сомиты;
 - г) желточный мешок, амнион, нервная трубка.
- 66** Функции зародышевого мешка:
- а) сократительная;
 - б) двигательная;
 - в) трофическая;
 - г) водная среда;
 - д) кроветворная.
- 67** Укажите правильный вариант зародышевых листков и органов, которые из них формируются:
- а) Эктодерма: мозг, кожа, ЦНС; Энтодерма: кишечник, пищеварительные железы; Мезодерма: мышцы туловища, скелет;
 - б) Эктодерма: ЦНС, скелет, мозг; Энтодерма: кишечник, пищеварительные железы; Мезодерма: мышцы туловища, кожа;
 - в) Энтодерма: ЦНС, скелет, мозг; Эктодерма: мышцы туловища, кожа; Мезодерма: кишечник, пищеварительные железы;
 - г) Эктодерма: кишечник, пищеварительные железы; Энтодерма: мышцы туловища, скелет; Мезодерма: мозг, кожа, ЦНС.
- 68** Развитие из двух зародышевых листков характерно для:
- а) одноклеточных;
 - б) кишечнополостных;
 - в) кольчатых червей;
 - г) членистоногих насекомых.

69 Производными сомитов являются:

- а) нефротом, миотом; в) склеротом, миотом, дерматом, мезенхима;
б) склеротом, гонотом; г) дерматом, мезенхима.

70 Производными ножек сомитов являются:

- а) соединительная и нервная ткани; в) гонотом, нефротом;
б) нефротом, миотом; г) склеротом, нефротом.

71 Производным спланхнотома является:

- а) сосудистая система; в) зачаток мышечной ткани;
б) зачаток половой системы; г) целом.

72 Комплекс осевых органов включает:

- а) нервную трубку, хорду;
б) хорду, пищеварительную трубку;
в) нервную и пищеварительную трубку;
г) нервную трубку, хорду, пищеварительную трубку.

73 Отсутствие мезодермы характерно для:

- а) лягушки; в) черепахи;
б) дождевого червя; г) гидры.

74 Сущность энтероцельного образования мезодермы:

- а) выселение части клеток в область гастролы;
б) выпячивание стенки первичной кишки;
в) обрастание вегетативного полюса;
г) размножение клеток бластодермы.

75 Сущность телобластического образования мезодермы:

- а) расслоение на два листка;
- б) размножение недифференцированных клеток;
- в) обрастание анимального полюса;
- г) обрастание вегетативного полюса;
- д) выпячивание стенки первичной кишки.

76 **Способ образования мезодермы у беспозвоночных:**

- [illegible]

77 **Способ образования мезодермы у хордовых:**

- а) телобластический; в) эктодермальный;
б) энтероцельный; г) сегментарный.

78 Из мезодермы образуются:

- а) нервная система, кожа;
б) половая система, выделительная система;
в) кожа, органы дыхания;
г) пищеварительные железы.

79 Мезодерма дифференцируется на:

- а) сомиты, миотом;
б) сомиты, спланхнотом;
в) спланхнотом, склеротом;
г) сомиты, ножки сомитов, спланхнотом.

80 Энтероцельный способ образования мезодермы характерен для:

- а) беспозвоночных; в) хордовых;
б) бесчерепных; г) позвоночных.

81 Телобластический способ образования мезодермы характерен для:

- а) беспозвоночных; в) хордовых;
б) позвоночных; г) млекопитающих.

82 В процессе органогенеза из мезодермы развиваются:

- а) половая и выделительная системы, соединительная ткань, скелет;
- б) дыхательная система, органы чувств;
- в) нервная система, хорда, пищеварительные железы;
- г) хорда, эпителий среднего отдела кишечника, органы чувств.

83	Полость образующаяся после выделения мезодермы и ограниченная клетками мезодермы:
----	---

- а) бластоцель;
б) гастроцель;
в) миксоцель;
г) целом;
д) первичная полость.

84 Эктодермальный способ образования мезодермы характерен для:

- а) ланцетника;
б) человека;
в) земноводных;
г) круглоротых.

85 К производным энтодермы относятся:

- а) нервная ткань, эпидермис;
- б) кровь, мышцы;
- в) эпителий пищеварительной системы, поджелудочная железа;
- г) альвеолярный эпителий легких;
- д) плевра, брюшина.

- 86** В процессе органогенеза из энтодермы развиваются:
- а) органы чувств; в) хорда, органы дыхания;
 б) нервная система и органы дыхания; г) половая система, мускулатура.
- 87** Эпителиальные ткани развиваются из:
- а) эктодермы; в) энтодермы;
 б) мезодермы; г) всех зародышевых листков.
- 88** Сомиты – спинная мезодерма, дифференцируется на:
- а) спланхнотом; в) склеротом;
 б) нефротом; г) миотом.
- 89** Нейроны мозга дифференцируются из:
- а) мезодермы; в) энтодермы;
 б) эктодермы; г) экто- и энтодермы.
- 90** В период внутриутробного развития костная ткань у человека появляется на:
- а) 5-6 неделе; в) 7-8 неделе;
 б) 6-8 неделе; г) 12 неделе;
 д) 12-13 неделе.
- 91** Назовите источники развития скелетных тканей (хрящевой и костной):
- а) нервная трубка; в) миотом;
 б) склеротом; г) спланхнотом.
- 92** Какой тип остеогенеза проходит внутри хрящевой модели, при участии надхрящницы, которая отдает отростки, содержащие сосуды, внутрь хряща?
- а) эндесмальный; в) периостальный;
 б) перихондральный; г) эндохондральный.
- 93** На каком месяце внутриутробного развития появляются первые точки окостенения в трубчатых костях:
- а) 2 месяца; в) 4 месяца;
 б) 3 месяца; г) 5 месяцев.
- 94** Укажите последовательность этапов эндохондрального окостенения:
- а) перепончатая стадия, формирование хрящевой модели кости, прорастание сосудов, формирование первичных точек окостенения;
 б) неонатальный этап, инфантильный этап, зрелый этап, сенильный этап;
 в) формирование хрящевой модели кости, перепончатая стадия, прорастание сосудов, формирование первичных точек окостенения;
 г) неонатальный этап, инфантильный этап, зрелый этап.
- 95** Укажите сроки формирования зачатков поджелудочной железы (дорсального и вентрального) у человека:
- а) дорсальный и вентральный на 3 неделе;
 б) дорсальный – 3 неделя, вентральный – 4-5 неделя;
 в) дорсальный и вентральный на 4 неделе;
 г) дорсальный – 5 неделя, вентральный – 6 неделя.

96

Способ гаструляции осуществляющийся путем втягивания вегетативной части бластулы в полость бластоцеля:

- а) деляминация;
- б) инвагинация;
- в) эпиболия;
- г) иммиграция.

97

Источником развития клеток крови в эмбриогенезе является:

- а) эктодерма;
- б) энтодерма;
- в) париетальный листок мезодермы;
- г) мезенхима;
- д) висцеральный листок мезодермы.

98

Какой орган является универсальным органом кроветворения в эмбриональном периоде?

- а) печень;
- б) тимус;
- в) красный костный мозг;
- г) селезенка;
- д) лимфатические узлы.

99

Эмбриональный гемопоэз в печени человека начинается на:

- а) 2-3 неделе;
- б) 5-6 неделе;
- в) 7-8 неделе;
- г) 12 неделе;
- д) 12-13 неделе.

100

Клетки какого класса кроветворения способны дифференцироваться только в один тип форменного элемента крови?

- а) I-го класса;
- б) II-го класса;
- в) II-го и III-го класса;
- г) IV-го класса;
- д) III-го классов.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основная:

1. Гилберт С. Биология развития: в 3-х т. Т. 1. Пер. с англ. / С. Гилберт. – М.: Мир, 1993. – 228 с.
2. Гистология, цитология и эмбриология: Учебник / Ю.И. Афанасьев, Н.А. Юрина, Е.Ф. Котовский и др. Под ред. Ю.И. Афанасьева, Н.А. Юриной. – 6-е изд., перераб. и доп. – М.: Медицина, 2006. – 768 с.
3. Голиченков В.А. Эмбриология: Учеб. для студентов ун-тов / В.А. Голиченков, Е.А. Иванова, Е.Н. Никерясова. – М.: Издательский центр «Академия», 2004. – 224 с.
4. Дондуа А.К. Начало сравнительной эмбриологии / А.К. Дондуа // Биология развития: учебник. В 2 т. – СПб.: Изд-во СПб. гос. ун-та, 2005. – Т. 1. – 295 с.
5. Дондуа А.К. Клеточные и молекулярные аспекты индивидуального развития / А.К. Дондуа // Биология развития: учебник. В 2 т. – СПб.: Изд-во СПб. гос. ун-та, 2005. – Т. 2. – 239 с.
6. Юшканцева С.И. Краткий атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии / С.И. Юшканцева, В.Л. Быков. – СПб.: Изд-во «П2», 2006. – 96 с.

Дополнительная:

1. Альбертс Б. Молекулярная биология клетки / Б. Альбертс и др. – М.-Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2012. – 2000 с.
2. Барт Л. Развитие яйца лягушки / Л. Барт // Эмбриология. – М., 1951. – Гл. IX. – С. 87-108.
3. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных / В.Н. Беклемишев / отв. ред. Л.А. Зенкевич. – Изд. 3-е, переработанное и дополненное. – Москва: Наука, 1964. – Т. 2. Органология. – 448 с.
4. Белоусов Л.В. Основы общей эмбриологии / Л.В. Белоусов. – 3-е изд. Переработ. и доп. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 2005. – 368 с.
5. Биология размножения и развития: курс лекций / сост. О.А. Абросимова; под ред. В.Ю. Горбуновой. – Уфа: Издательство БГПУ, 2006. – 140 с.
6. Биология размножения и развития: учебно-методическое пособие / Е.А. Чанчаева – Горно-Алтайск: БИЦ ГАГУ, 2018. – 68 с.

7. Биология развития: органогенез и механизмы онтогенеза: курс лекций / Г.Т. Маслова, А.В. Сидоров. – Минск: БГУ, 2012. – 104 с.
8. Бордзиловская Н.П. Аксолотль *Ambistoma mexicanum* Cope. / Н.П. Бордзиловская, Т.А. Дятлаф // Объекты биологии развития. – М., 1975. – С. 370-391.
9. Газарян К.Г. Биология индивидуального развития животных / К.Г. Газарян, Л.В. Белоусов – М.: Высшая школа, 1983. – 287 с.
10. Гевандова М.Г. Деление клеток: учебное пособие / М.Г. Гевандова, Э.Н. Макаренко, А.К. Михайленко, Т.С. Коптева, Н.В. Ерина, Т.С. Николенко – Ставрополь: Изд-во СтГМУ, 2016-58 с.
11. Гинзбург А.С. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии // А.С. Гинзбург. – М., 1968. – 351 с.
12. Голиченков В.А. Практикум по эмбриологии / В.А. Голиченков, М.Л. Семенова. – М.: Академия, 2004. – 208 с.
13. Десницкий А.Г. Эволюционные преобразования онтогенеза у бесхвостых амфибий / А.Г. Десницкий // Онтогенез. – 2004. – Т. 35. №3. – С. 165-170.
14. Десницкий А.Г. Эволюционные преобразования онтогенеза у морских ежей / А.Г. Десницкий // Онтогенез. – 2005. – Т. 36. № 3. – С. 182-189.
15. Дробление: метод. указания / авт.-сост.: Г.Т. Маслова, А.В. Сидоров. – Мн.: БГУ, 2005. – 23 с.
16. Дроздов А.А. Морфология гамет животных / А.А. Дроздов, В.Н. Иванов. – М., 2000. – 458с.
17. Иванова-Казас О.М. Курс сравнительной эмбриологии беспозвоночных / О.М. Иванова-Казас, Е.В. Кричинская. – Изд-во ЛГУ, 1988. – 260 с.
18. Иванова-Казас О.М. Оплодотворение / О.М. Иванова-Казас // Эволюционная эмбриология животных. – СПб., 1995. – С. 31-36.
19. Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных / О.М. Иванова-Казас // Половые клетки и оплодотворение. – СПб., 1995. – Гл. 2. – С. 19-31.
20. Корочкин Л.И. Биология индивидуального развития (генетический аспект): учебник / Л.И. Корочкин. – М.: Изд-во МГУ, 2002. – 263 с.
21. Кузнецов С.Л. Атлас по гистологии цитологии и эмбриологии / С.Л. Кузнецов, Н.Н. Мушамбаров, В.Л. Горячкина. – М.: МИА, 2002. – 374 с.

22. Некрасова И. И. Основы цитологии и биологии развития: учебное пособие / И. И. Некрасова. – Ставрополь: СГАУ, 2008. – 152 с.
23. Оплодотворение / Б. Альбертс, Д. Брей, Дж. Льюис и др. // Молекулярная биология клетки. – М.: Мир, 1987. – Т. 4. – С. 40-49.
24. Присный А. А. Биология размножения и развития: учебное пособие. – Белгород: Изд-во БелГУ, 2011. – 255 с.: ил
25. Реунов А. А. Сперматогенез многоклеточных животных / А. А. Реунов; отв. ред. В. Л. Касьянов. – М.: Наука, 2005. – 123 с.
26. Ahlgren U. Independent requirement for ISL1 in formation of pancreatic mesenchyme and islet cells / U. Ahlgren, S. L. Pfaff, T. M. Jessell, T. Edlund, H. Edlund // *Nature*. 1997. – 385. – P. 257-60.
27. Biemar F. Pancreas Development in Zebrafish: Early Dispersed Appearance of Endocrine Hormone Expressing Cells and Their Convergence to Form the Definitive Islet / F. Biemar, F. Argenton, R. Schmidtke, S. Epperlein, B. Peers, W. Driever // *Developmental Biology*. – 2001. – Vol.230, Iss.2. – P. 189-203.
28. Edlund H. Pancreatic organogenesis-developmental mechanisms and implications for therapy / H. Edlund // *Nat. Rev. Genet.* – 2002. – 3 (7). – P. 524-32.
29. Gazoni T. More sex chromosomes than autosomes in the Amazonian frog *Leptodactylus pentadactylus* / T. Gazoni, C. F. Haddad, H. Narimatsu, D. C. Cabral-de-Mello, M. L. Lyra, P. P. Parise-Maltempi // *Chromosoma*. – 2018. – №127. – P. 269-278
30. Gilbert S. F. *Developmental Biology*. Ninth Edition / S. F. Gilbert. Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. 2010. 763 p.
31. Homo-Delarche F. Immune Cells: Actors in Pancreas Development and Regeneration That Fail to Fulfill Their Role and Lead to Diabetes? / F. Homo-Delarche // *Discovery Medicine*. 2009. Режим доступа: [<http://www.discoverymedicine.com/Francoise-Homo-delarche/2009/07/12/immune-cells-actors-in-pancreas-development-and-regeneration-that-fail-to-fulfill-their-role-and-lead-to-diabetes/>]
32. Kimmel C. B. Stages of Embryonic Development of the Zebrafish / C. B. Kimmel, W. W. Ballard, S. R. Kimmel, B. Ullmann, T. F. Schilling. // *Developmental dynamics*. – 1995. – 203 (3). – P. 253-310.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ЗАНЯТИЕ № 1. Мейоз. Кроссинговер.....	4
ЗАНЯТИЕ №2. Морфология гамет. Гаметогенез.....	8
ЗАНЯТИЕ №3. Оплодотворение. Дробление.....	17
ЗАНЯТИЕ №4. Развитие рыб. Данио-рерио, как модельный организм в биологии развития	24
ЗАНЯТИЕ №5. Развитие амфибий	34
ЗАНЯТИЕ №6. Развитие птиц	44
ЗАНЯТИЕ №7. Развитие млекопитающих.....	51
ЗАНЯТИЕ №8. Постэмбриональное развитие животных. Метаморфоз.....	57
ЗАНЯТИЕ №9. Развитие костной ткани (остеогенез)	65
ЗАНЯТИЕ № 10. Кроветворение	69
ЗАНЯТИЕ № 11. Развитие поджелудочной железы.....	72
ЗАНЯТИЕ № 12. Генетика развития. Эмбриональное развитие дрозофилы	77
СПИСОК МИКРОПРЕПАРАТОВ ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ПРИ ИЗУЧЕНИИ КУРСА.....	84
ГЛОССАРИЙ	85
СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ С ЭТАЛОНАМИ ОТВЕТОВ	94
СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ ТРЕБУЮЩИЕ РАЗВЕРНУТОГО ОТВЕТА.....	98
ТЕСТОВЫЙ КОНТРОЛЬ.....	100
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	112

Учебное издание

**Шаповалов Максим Игоревич
Цховребова Альбина Ирадионовна
Сапрыкин Максим Александрович
Черчесова Сусанна Константиновна**

**БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ
ПРАКТИКУМ К ЛАБОРАТОРНО-ПРАКТИЧЕСКИМ ЗАНЯТИЯМ**

Издано в авторской редакции
Технический редактор *Е.Н. Маслов*
Компьютерная верстка *А.В. Черная*
Дизайн обложки *Е.Н. Макарова*

Подписано в печать 16.01.2021.
Формат бумаги 84×108 $\frac{1}{16}$. Бум. офс. Печать цифровая.
Гарнитура шрифта «Times». Усл. п.л. 13,9.
Тираж 300 экз. Заказ №119.

ФГБОУ ВО «Северо-Осетинский государственный
университет имени Коста Левановича Хетагурова»
362025, г. Владикавказ, ул. Ватутина, 46

Отпечатано ИПЦ ИП Цопановой А.Ю.
362002, г. Владикавказ, пер. Павловский, 3