

**КАЗАНСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**  
**Институт фундаментальной медицины и биологии**  
**Кафедра зоологии и общей биологии**

**Я.И. Заботин**

**БИОЛОГИЯ**  
**РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ**

**Учебно-методическое пособие**  
**к лабораторным занятиям**



**КАЗАНЬ**  
**2019**

**УДК 591.3**

**ББК 28.63**

**З-12**

*Печатается по рекомендации учебно-методической комиссии  
Института фундаментальной медицины и биологии  
(протокол № 3 от 19 сентября 2019 г.)*

**Научный редактор**

профессор кафедры зоологии и общей биологии КФУ,  
доктор биологических наук **А.И. Голубев**

**Рецензенты:**

заведующий кафедрой зоологии и общей биологии КФУ,  
кандидат биологических наук **Р.М. Сабиров**;  
зав. лабораторией гидробиологии Института проблем экологии  
и недропользования АН РТ, кандидат биологических наук **Р.П. Токинова**

**Заботин Я.И.**

**З-12 Биология размножения и развития:** учебно-методическое пособие к лабораторным занятиям / Я.И. Заботин. – Казань: Издательство Казанского университета, 2019. – 34 с.

**ISBN 978-5-00130-218-6**

Учебно-методическое пособие предназначено для проведения лабораторных занятий по первой половине курса биологии размножения и развития. Пособие включает в себя краткий теоретический материал, основные определения и классификации, перечень наиболее часто используемых постоянных и временных препаратов с их описанием и иллюстрациями, примеры вопросов к контрольной работе.

Пособие предназначено для студентов, бакалавров, магистрантов, аспирантов, обучающихся по биологическим специальностям.

**УДК 591.3**

**ББК 28.63**

**ISBN 978-5-00130-218-6**

© Заботин Я.И., 2019

© Издательство Казанского университета, 2019

## СОДЕРЖАНИЕ

|  |    |
|--|----|
| Введение.....                                  | 4  |
| Тема 1. Яйцеклетки.....                        | 5  |
| Тема 2. Сперматозоиды. Сперматогенез.....      | 9  |
| Тема 3. Оогенез. Оплодотворение.....           | 18 |
| Тема 4. Дробление. Бластула.....               | 23 |
| Примеры вопросов к контрольной работе.....     | 30 |
| Буквенные обозначения на цветных таблицах..... | 32 |
| Литература.....                                | 32 |

## ВВЕДЕНИЕ

Биология размножения и развития – наука о закономерностях размножения и индивидуального развития организмов – относится к динамично развивающимся междисциплинарным направлениям современной биологии. Эта многогранная наука представляет собой синтез таких дисциплин как эмбриология, репродуктивная биология, молекулярная биология, генетика развития и многих других.

В ходе подготовки бакалавров-биологов в Казанском федеральном университете биология размножения и развития преподается на третьем курсе в шестом семестре и опирается на пройденные ранее курсы зоологии беспозвоночных и позвоночных, цитологии, гистологии, биохимии, генетики. Курс биологии размножения и развития включает в себя лекции и лабораторные работы, а также написание контрольных работ, примеры вопросов к которым приводятся в заключительной части учебно-методического пособия. В конце семестра курс завершается экзаменом.

Эмбриологический материал является наиболее доступным для лабораторных работ; последние предполагают изучение постоянных или временных эмбриологических препаратов с помощью светового микроскопа и их зарисовку. К оформлению альбомов по биологии размножения и развития предъявляются следующие требования. Все рисунки должны быть выполнены с натуры цветными карандашами или реже черной гелевой ручкой (в случае неокрашенных препаратов) и снабжены подписями и условными обозначениями. Рисунки должны быть крупными и информативными; на стандартном альбомном листе (формата А4) не следует размещать более двух рисунков.

## ТЕМА 1. ЯЙЦЕКЛЕТКИ

**Классификация яйцеклеток.** Женские половые клетки (яйцеклетки) классифицируются по количеству и расположению желтка (Токин, 1987; Голиченков и др., 2004б).

I. По количеству желтка:

1. *Алецитальные* (безжелтковые) яйцеклетки (Рис. 1а) почти или полностью лишены желтка. Они характерны для большинства плоских червей (у которых питание ооцитов обеспечивается за счет желточных клеток – вителлоцитов) и плацентарных млекопитающих;

2. *Олиголецитальные* (маложелтковые), характерны для моллюсков и иглокожих;

3. *Мезолецитальные* (содержащие среднее количество желтка), характерны для амфибий и осетровых рыб;

4. *Полилецитальные* (многожелтковые), характерны для костных рыб, рептилий, птиц.

II. По расположению желтка:

1. *Алецитальные* (безжелтковые);

2. *Изолецитальные* (*гомолецитальные*, Рис. 1б) – ядро занимает центральное положение; желток равномерно распределен по всей ооплазме (моллюски, иглокожие, бесчерепные);

3. *Телолецитальные* (Рис. 1в) – наиболее крупные яйцеклетки. Для них характерна полярность: желток занимает вегетативный полюс, анимальный полюс (с ядром) его не содержит (хрящевые и костные рыбы, амфибии, рептилии, птицы, яйцекладущие млекопитающие);

4. *Центролецитальные* (Рис. 1г) – желток сконцентрирован в центральной части яйца вокруг ядра, периферия свободна от желтка (членистоногие).

**Классификация оболочек яйцеклеток.** По происхождению различают три типа оболочек:

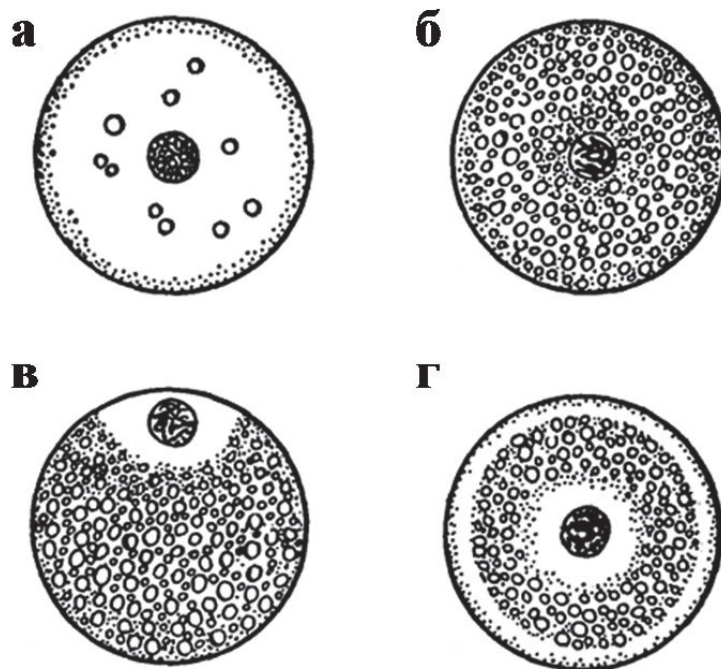


Рис. 1. Типы яйцеклеток: а – алецитальные; б – изолецитальные; в – телolecитальные; г – центрolecитальные (по Б.П. Токину, 1987).

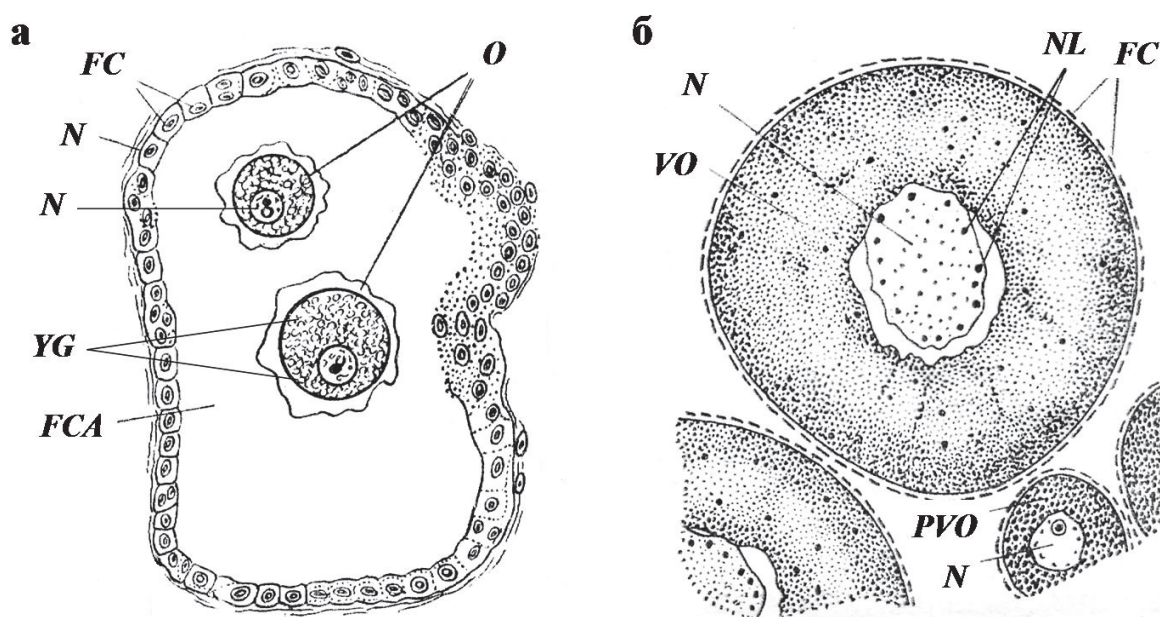


Рис. 2. Яйцеклетки: а – беззубки; б – лягушки (по А.И. Новикову, Е.С. Святенко, 1984). Обозначения: FC – фолликулярные клетки; FCA – фолликулярная полость; N – ядро; NL – ядрышко; O – ооцит; PVO – превителлогенный ооцит; VO – вителлогенный ооцит; YG – желточные гранулы.

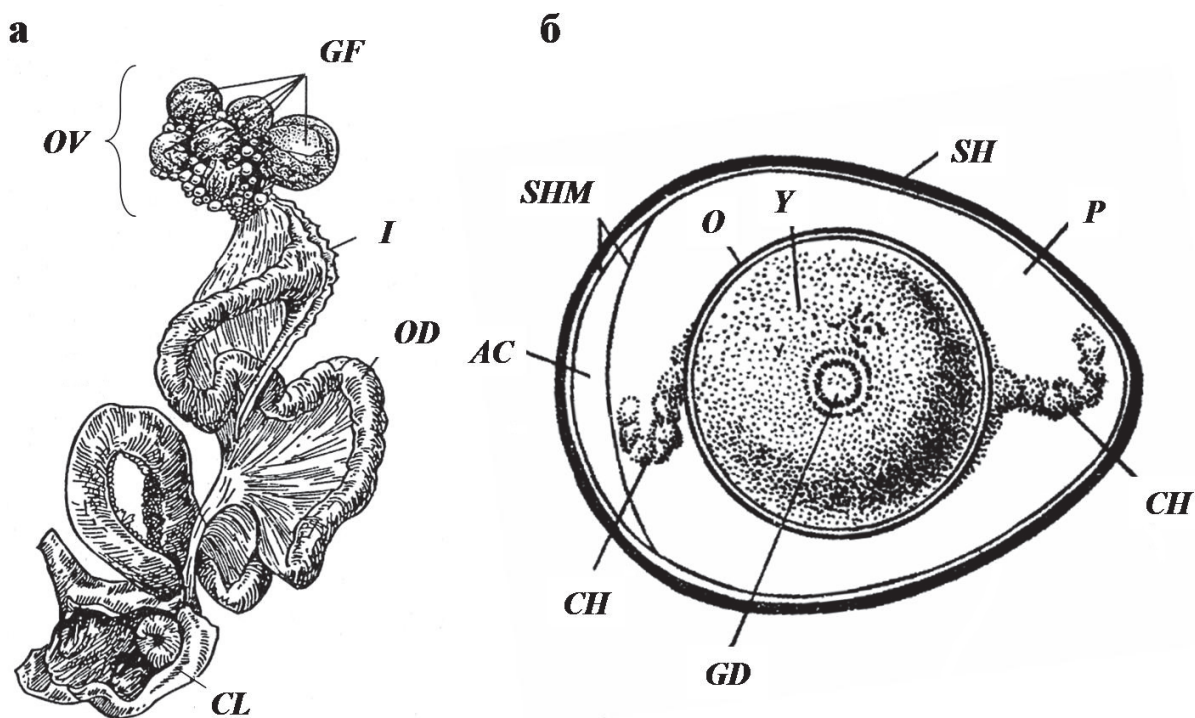


Рис. 3. Женская половая система птицы: а – общий вид (по В.М. Константинову, С.П. Шаталовой, 2005); б – схема строения яйца (по Н.П. Наумову, Н.Н. Карташеву, 1979, ч. 2). Обозначения: *AC* – воздушная камера; *CH* – халаза; *CL* – клоака; *GD* – зародышевый диск (бластодиск); *GF* – Граафовы пузырьки; *I* – воронка яйцевода; *O* – ооцит; *OD* – яйцевод; *OV* – яичник; *P* – белковая оболочка; *SH* – скорлупа; *SHM* – подскорлуповая оболочка; *Y* – желток.

1. *Первичные оболочки* (желточная) секретируются самой яйцеклеткой и присутствуют практически у всех животных;
2. *Вторичные оболочки* (фолликулярная) формируются яичником, т.е. фолликулярными клетками;
3. *Третичные оболочки* (белковая, подскорлуповая, скорлуповая) формируются яйцеводом по мере прохождения по нему яйцеклетки (Рис. 3а).

Наиболее подходящим объектом для изучения типов оболочек яйцеклеток является временный препарат яйцеклетки курицы (*Препарат 3*).

*Препарат 1. Яйцеклетка беззубки (Рис. 2а). Окраска: гематоксилин-эозин.*

Препарат представляет собой гистологический срез яичника беззубки. Оогенез моллюсков относится к *фолликулярному типу*, т.е. развивающиеся яйцеклетки получают питательные вещества из окружающих их фолликулярных клеток. Следует рассмотреть и зарисовать один фолликул с несколькими ооцитами, отметить полость фолликула и фолликулярные клетки. Ооциты имеют округлую форму, окрашиваются в розовый цвет и содержат небольшое округлое ядро с ядрышком. Яйцеклетка беззубки относится к *олиголецитальному* и *изолецитальному типу*; следует обозначить равномерно разбросанные в ооплазме желточные гранулы.

*Препарат 2. Яйцеклетка лягушки (Рис. 2б). Окраска: гематоксилин-эозин.*

На препарате различимы более мелкие превителлогенные ооциты, окрашивающиеся в синий цвет, и крупные вителлогенные ооциты, окрашивающиеся в фиолетовый или красный цвет с грязно-бурыми включениями желтка, особенно обширными на вегетативном полюсе. Ядро ооцита окрашивается в розовый цвет, имеет неправильную форму и часто содержит многочисленные ядрышки. Ооцит лягушки относится к *мезолецитальному* и *телолецитальному типу* и в зрелом состоянии занимает почти весь объем фолликула; плоские фолликулярные клетки тонким слоем лежат на оолемме.

*Препарат 3. Яйцеклетка курицы (Рис. 3б). Временный препарат.*

Для приготовления временного препарата яйцеклетки курицы необходимо осторожно прорезать ножницами в скорлупе отверстие (обычно прямоугольной формы), достаточное для прохождения в него желтка, и через него аккуратно вылить содержимое в чашку Петри. Таким образом, на временном препарате отсутствуют подскорлуповая и скорлуповая оболочки. Следует зарисовать содержимое куриного яйца и отметить жидкий белок, плотный белок,



имеющий консистенцию геля, и желток. Яйцеклетки птиц относятся к *полилецитальному* и *телолецитальному типу*. В центре желточной массы на анимальном полюсе располагается маленькое белое пятнышко – *бластодиск* (зародышевый диск), сбоку к желточной массе прикреплены белые белковые канатики – *халазы*, удерживающие желток в правильном положении.

*Препарат 4. Яйцеклетка кошки (Табл. 1а, рис. 4). Окраска: гематоксилин-эозин.*

Препарат представляет собой гистологический срез яичника кошки с фолликулами на разных стадиях созревания. Следует найти и зарисовать на большом увеличении *третичный фолликул (Граафов пузырек)* с яйцеклеткой. Яйцеклетки млекопитающих относятся к *алецитальному типу* и практически лишены желтка, поэтому отличаются малыми размерами и окрашиваются в равномерный розовый цвет. Яйцеклетка окружена двумя оболочками – прозрачной *блестящей оболочкой (zona pellucida)*, внутренний слой которой секретируется самим ооцитом, а наружный – фолликулярными клетками, и *лучистым венцом (corona radiata)*, образованным самими фолликулярными клетками. Яйцеклетка располагается внутри *яйценосного бугорка (cumulus)*; основной объем Граафова пузырька занимает обширная фолликулярная полость (*antrum*), а снаружи он покрыт многослойной фолликулярной *зернистой оболочкой (zona granulosa)* и соединительно-тканной оболочкой – *текой*.

## ТЕМА 2. СПЕРМАТОЗОИДЫ. СПЕРМАТОГЕНЕЗ

**Классификация сперматозоидов.** Впервые взаимосвязь строения мужских половых клеток и типа осеменения была выявлена А. Франценом (Franzen, 1956). Согласно наиболее распространенной классификации (Baccetti, 1984; Реунов, 2005), в зависимости от морфологических особенностей и типа осеменения выделяют три типа сперматозоидов:

1. *Примитивные (классические, Рис. 5а)* – акросома обычно располагается на макушке головки сперматозоида, а митохондрии встречаются поодиночке. Такой тип сперматозоидов обычно характерен для животных с наружным осеменением (губок, кишечнополостных, иглокожих, костных рыб).

2. *Модифицированные (Рис. 5б)* – акросома располагается на «макушке» сперматозоида или покрывает «колпачком» всю переднюю часть головки, а митохондрии соединены в единую структуру – хондриосому. Сперматозоиды этого типа встречаются у плоских червей, олигохет, части моллюсков и членистоногих, а также всех амниот (в т.ч. млекопитающих). Характерны для животных с наружно-внутренним или внутренним осеменением.

3. *Аберрантные (Рис. 5в)* сперматозоиды разнообразны по морфологии и не имеют единого плана строения; отличаются необычной формой и различным количеством жгутиков – от безжгутиковых (у нематод) до многожгутиковых (у термитов). Встречаются у Placozoa, нематод, скребней, некоторых групп членистоногих (десятиногие раки, пауки, скорпионы). Также характерны для животных с наружно-внутренним или внутренним осеменением.

**Типы осеменения.** *Осеменение* – это совокупность явлений, благодаря которым обеспечивается контакт между мужскими и женскими половыми клетками (Токин, 1987). Выделяют следующие типы осеменения:

1. *Наружное осеменение* происходит во внешней (обычно водной) среде, когда особи обоих полов выметывают в воду сперматозоиды и яйцеклетки (губки, кишечнополостные, двустворчатые моллюски, иглокожие, костные рыбы).

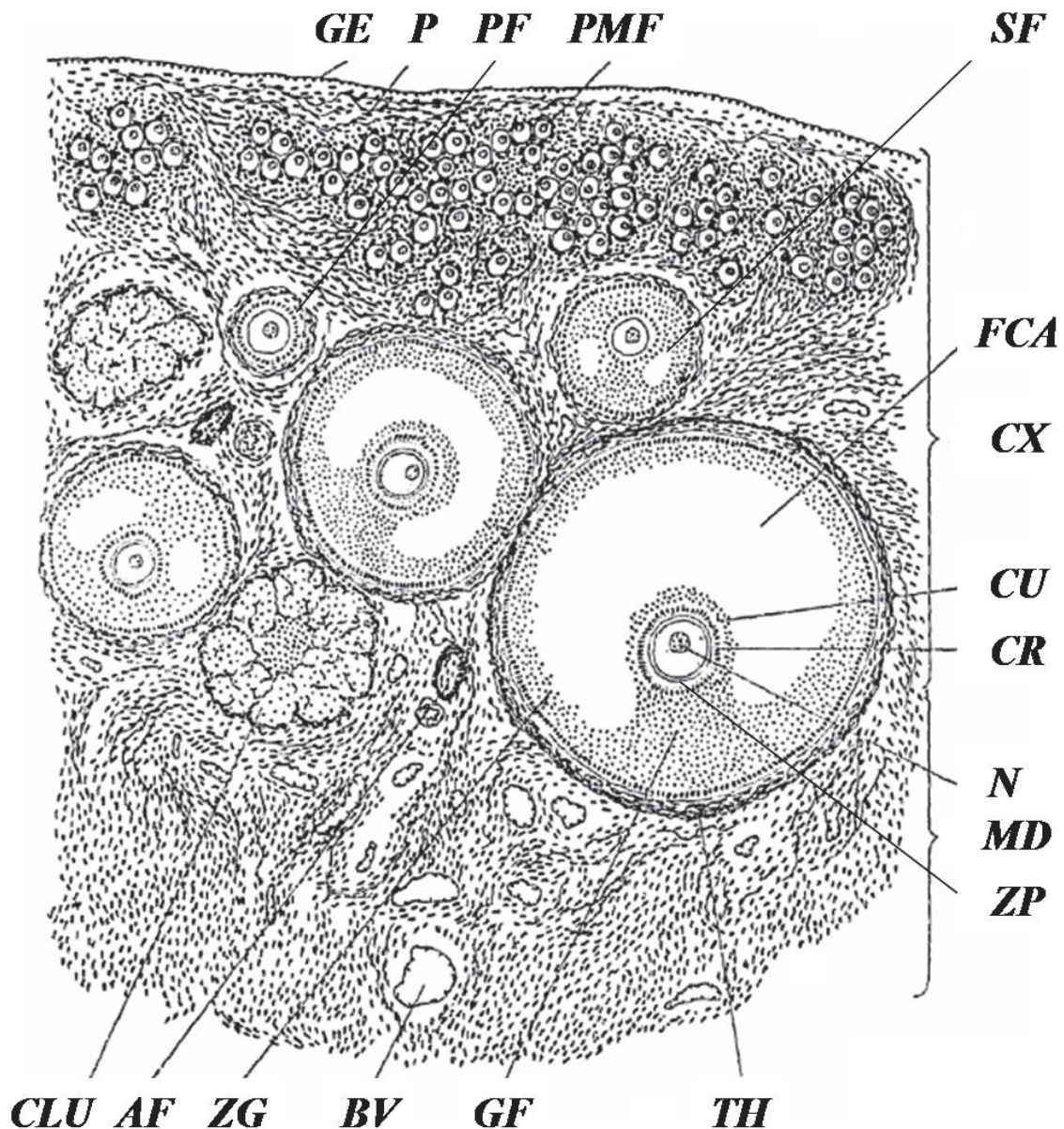


Рис. 4. Яичник кошки (по Е.С. Кирпичниковой, Л.Б. Левинсону, 1963). Обозначения: *AF* – атретический фолликул; *BV* – кровеносный сосуд; *CLU* – желтое тело (*corpus luteum*); *CR* – лучистый венец (*corona radiata*); *CU* – яйценосный бугорок (*cumulus*); *CX* – корковое вещество (*cortex*); *FCA* – фолликулярная полость; *GE* – зачатковый эпителий; *GF* – Граафов пузырек; *MD* – мозговое вещество (*medulla*); *N* – ядро; *P* – белковая оболочка; *PF* – первичный фолликул; *PMF* – примордиальный фолликул; *SF* – вторичный фолликул; *TH* – тека; *ZG* – зернистая оболочка (*zona granulosa*); *ZP* – блестящая оболочка (*zona pellucida*).

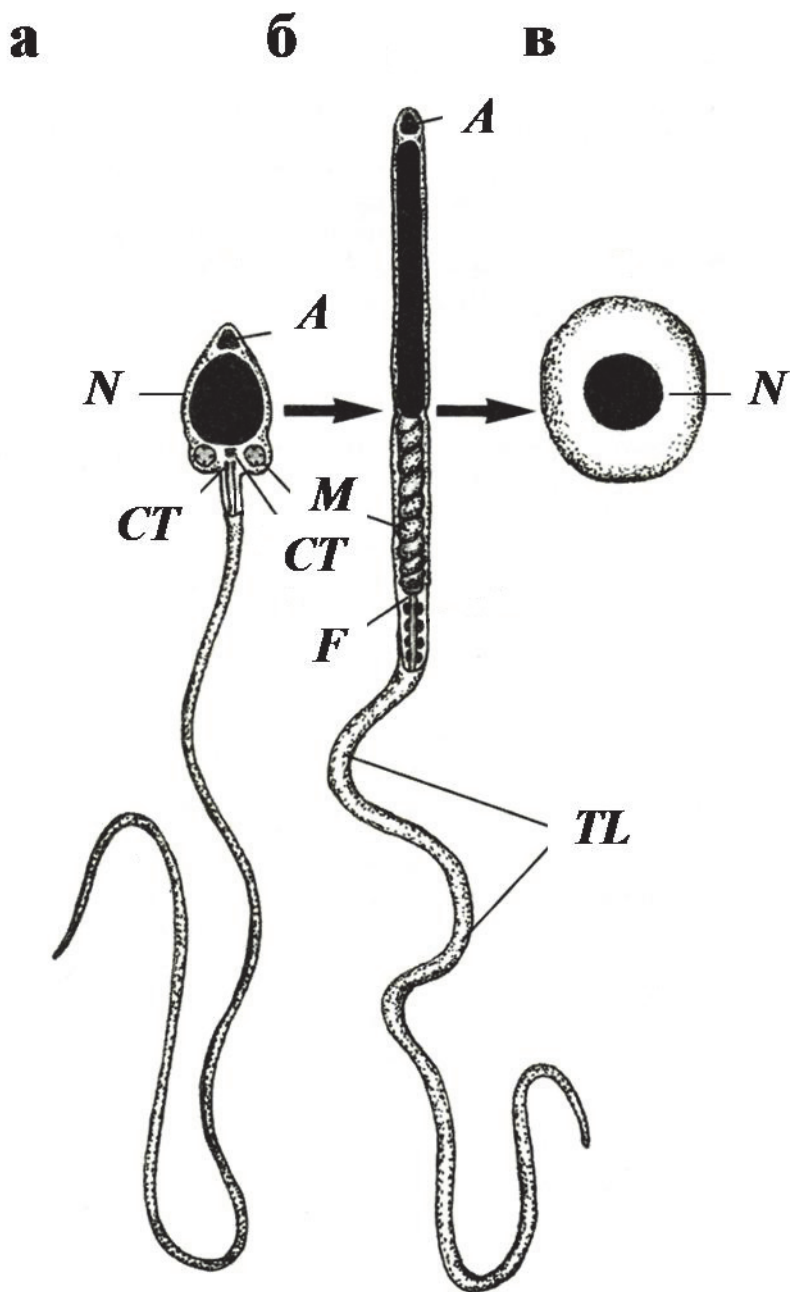


Рис. 5. Схема строения сперматозоидов: а – примитивный (классический); б – модифицированный; в – aberrantный (по В. Vaccetti, 1984 из А.А. Реунова, 2005). Обозначения: А – акросома; СТ – центриоли; F – жгутик; М – митохондрия; N – ядро; TL – хвостик.

2. При *наружно-внутреннем осеменении* у самца формируется сперматофор, который сначала попадает во внешнюю среду, а затем помещается внутрь тела самки (головоногие моллюски,

паукообразные, многоножки, хвостатые амфибии). В наиболее примитивном варианте такого осеменения сперматозоиды изливаются на поверхность тела партнера и самостоятельно проникают сквозь покровы и добираются до яйцеклеток (бескишечные турбеллярии, некоторые пиявки).

3. *Внутреннее осеменение* происходит в половых путях (яйцеводах) самки, при этом передача спермы обычно представляет собой *копуляцию* и осуществляется с помощью *копулятивных органов* (плоские черви, олигохеты, большинство членистоногих, хрящевые рыбы, амниоты).

**Сперматогенез и оогенез.** Весь процесс развития половых клеток (гаметогенез) можно разделить на несколько периодов.

1. *Период размножения.* Наиболее ранние мужские (сперматогонии) и женские (оогонии) диплоидные половые клетки многократно делятся путем митоза, увеличивая свое количество. В женском организме деление оогоний происходит только в ходе эмбриогенеза.

2. *Период роста.* Деление сперматогоний и оогоний завершается, они вступают в фазу роста, увеличиваясь в размерах (особенно это характерно для женских половых клеток). В результате образуются сперматоциты и ооциты I порядка.

3. *Период созревания.* В результате двух последовательных мейотических делений (*делений созревания*) из одного диплоидного сперматоцита I порядка образуется 4 гаплоидных сперматиды, а из одного ооцита I порядка – лишь одна яйцеклетка и три отмирающих полярных тельца.

4. *Период формирования (спермиогенез)* присутствует лишь в сперматогенезе. Сперматиды превращаются в сперматозоиды; комплекс Гольджи преобразуется в акросому, обеспечивающую акросомную реакцию при оплодотворении, центросома формирует жгутиковый аппарат.

*Препарат 5. Семенник крысы (Табл. 2а, рис. 6). Окраска: гематоксилин-эозин.*

Препарат представляет собой гистологический срез семенника крысы. Семенники млекопитающих, как и других амниот, относятся к *канальцевому типу*. На поперечном срезе семенные канальцы имеют округлую или овальную форму. Следует зарисовать на большом увеличении сектор стенки канальца, найти и обозначить мужские половые клетки на разных стадиях созревания.

Снаружи семенной каналец покрыт соединительно-тканной оболочкой, в составе которой заметны ядра фибробластов. Стенка канальца образована последовательными генерациями мужских половых клеток, развитие которых идет в направлении от базальной мембраны к просвету канальца. У базальной мембраны располагаются *сперматогонии* (зона размножения) – относительно небольшие диплоидные клетки с крупным ярко окрашенным ядром и малым количеством цитоплазмы. В сперматогониях типа А хроматин ядер может быть как конденсированным, так и деконденсированным, равномерно распределенным; ядра сперматогониев типа Б всегда содержат конденсированный хроматин. Глубже залегают сперматоциты I (зона роста) и II порядков, отличающиеся более крупными размерами и сетчатой структурой ядерного материала. В результате двух последовательных мейотических делений из одного сперматоцита I порядка образуются четыре гаплоидные *сперматиды* (зона созревания). По мере превращения в *сперматозоиды* (период формирования) форма сперматид меняется с овальной на вытянутую, а светлые ядра с дисперсным хроматином темнеют из-за его конденсации. При формировании сперматозоидов от сперматид отделяются *резидуальные тельца*. Наконец, зрелые сперматозоиды теряют связь с клетками Сертоли и выходят в просвет канальца.

Помимо сперматогенного эпителия в состав канальца входят также соматические клетки – *суспендоциты (клетки Сертоли)*, образующие специфические контакты с половыми клетками и выполняющие трофическую, опорную и регуляторную функцию.



Границы клеток Сертоли не просматриваются, однако хорошо различимы ядра. Пространство между канальцами заполнено соединительной тканью и клетками Лейдига, основная функция которых – синтез мужского полового гормона тестостерона; также здесь встречаются отдельные кровеносные сосуды.

*Препарат 6. Сперматозоиды морской свинки (Рис. 7б).  
Окраска: железный гематоксилин.*

Препарат представляет собой окрашенный мазок спермы морской свинки. Следует зарисовать на максимальном увеличении несколько сперматозоидов. Сперматозоид млекопитающих относится к *модифицированному типу*, типичному для животных с внутренним осеменением, и состоит из трех хорошо различимых отделов – округлой головки, шейки и хвостика. На апикальном конце головки располагается темноокрашенная *акросома*, имеющая форму колпачка. Остальные органеллы сперматозоида (митохондрии, центриоль, аксонема жгутика) на светооптическом уровне не просматриваются. Иногда создается ложное впечатление «многохвостых» сперматозоидов, на самом деле объясняющееся агглютинацией (склеиванием) отдельных клеток между собой.

*Препарат 7. Сперматозоиды петуха (Рис. 7а). Окраска: железный гематоксилин.*

Препарат представляет собой окрашенный мазок спермы петуха. Сперматозоиды петуха также относятся к *модифицированному типу*, однако имеют сильно вытянутую нитевидную форму без ярко выраженных отделов. Лишь передняя часть спермия несколько расширена. Следует зарисовать на максимальном увеличении несколько сперматозоидов.

*Препарат 8. Сперматозоиды лягушки. Временный препарат.*

Для приготовления временного препарата сперматозоидов необходимо произвести вскрытие предварительно умерщвленного самца лягушки, извлечь семенник и сделать мазок сперматозоидов на предметном стекле.

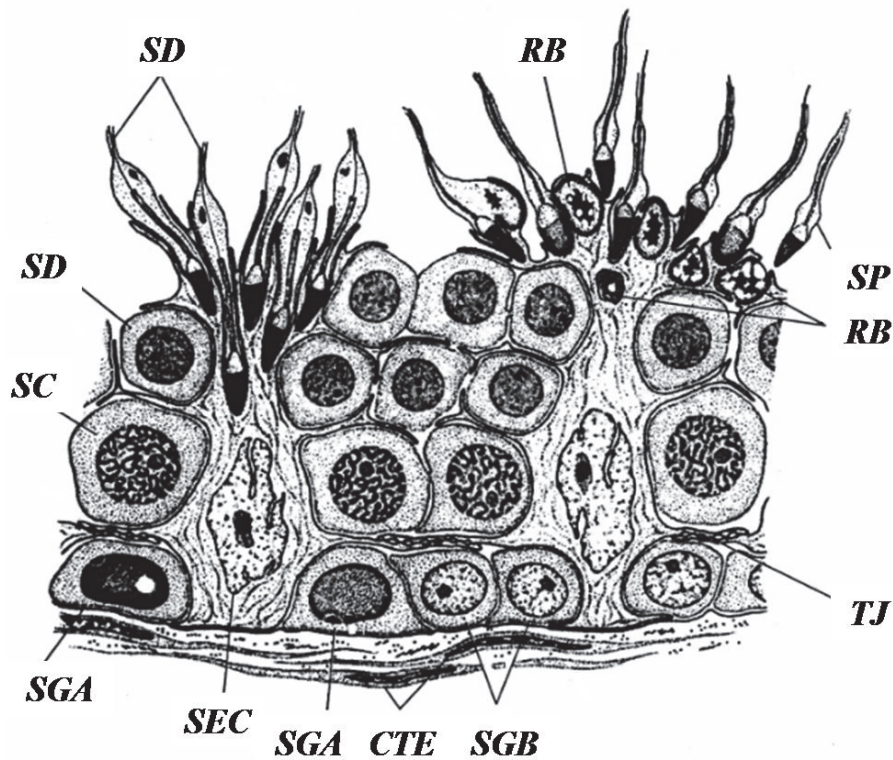


Рис. 6. Семенник крысы. Поперечный срез стенки семенного канальца (по В.А. Голиченкову и др., 2004а). Обозначения: *CTE* – соединительно-тканная оболочка; *RB* – резидуальные тельца; *SC* – сперматоцит; *SD* – сперматиды; *SEC* – клетка Сертоли; *SGA* – сперматогоний типа А; *SGB* – сперматогоний типа Б; *SP* – сперматозоид; *TJ* – плотный контакт.

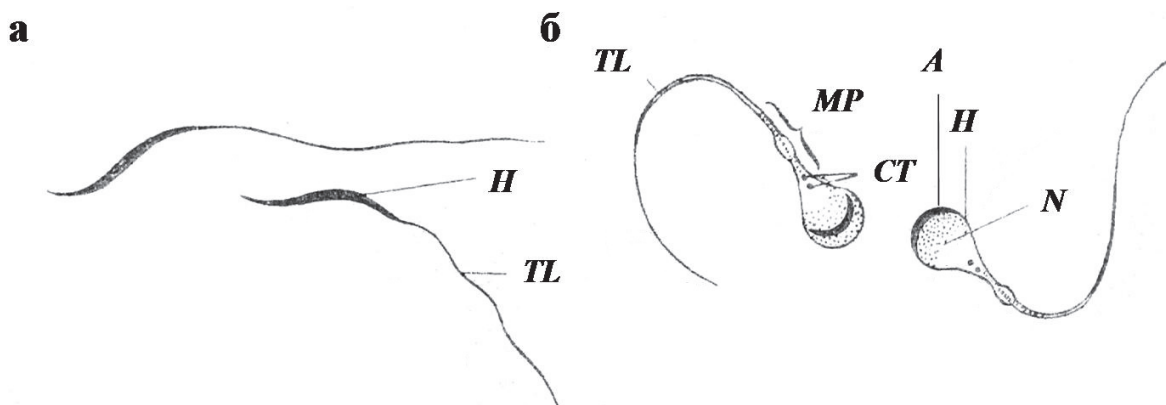


Рис. 7. Сперматозоиды: а – петуха; б – морской свинки (по А.И. Новикову, Е.С. Святенко, 1984). Обозначения: *A* – акросома; *CT* – центриоли; *H* - головка; *MP* – средняя часть (шейка); *N* – ядро; *TL* – хвостик.



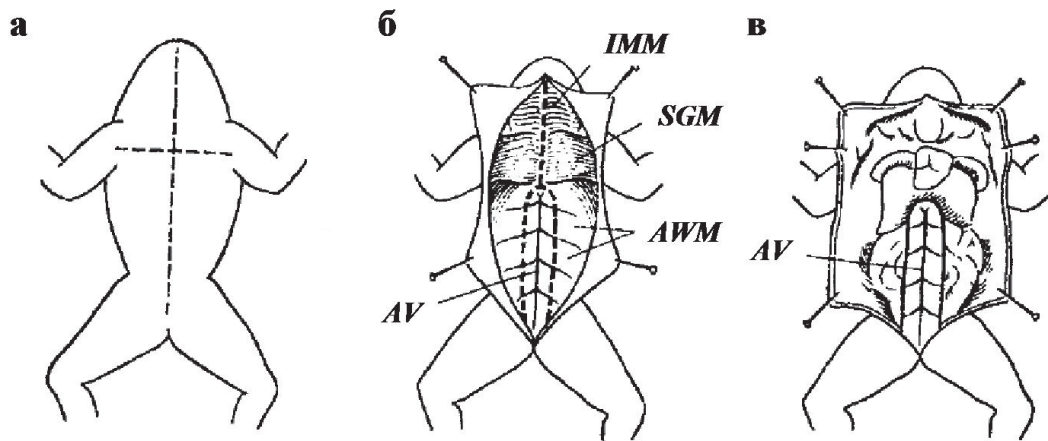


Рис. 8. Последовательные этапы проведения вскрытия лягушки: а – разрез кожи; б – разрез стенки тела; в – отворот стенки тела (по Н.Н. Карташеву и др., 2004). Обозначения: *AV* – брюшная вена; *AWM* – мышцы брюшной стенки; *IMM* – межжелудочные мышцы; *SGM* – мышцы плечевого пояса.

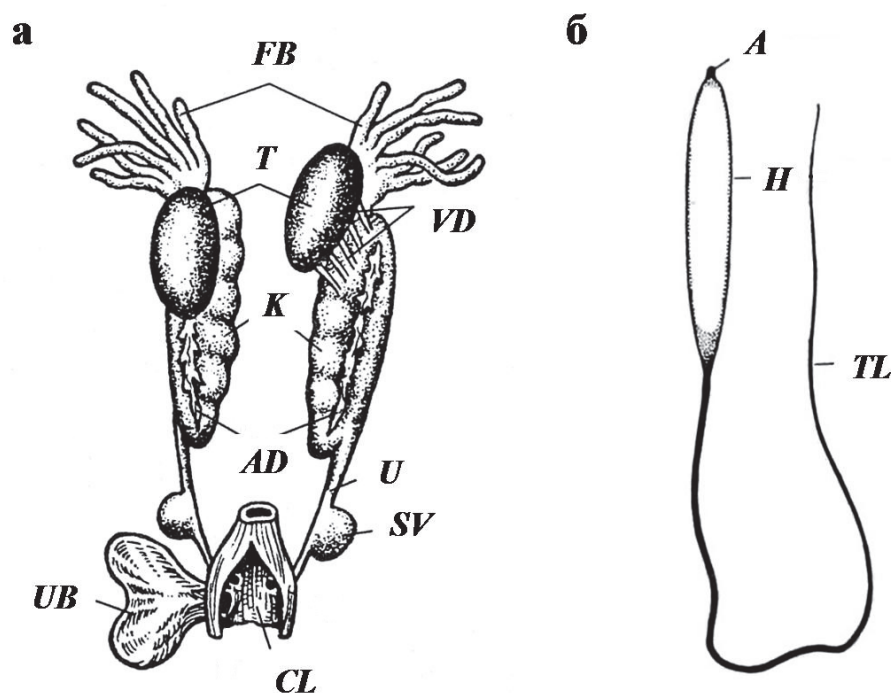


Рис. 9. Мочеполовая система самца лягушки: а – общий вид (по Н.П. Наумову, Н.Н. Карташеву, 1979, ч. 1); б – сперматозоид (по R. Rugh, 1951). Обозначения: *A* – акросома; *AD* – надпочечник; *CL* – клоака; *FB* – жировое тело; *H* – головка; *K* – почка; *SV* – семенной пузырек; *T* – семенник; *TL* – хвостик; *U* – мочеточник; *UB* – мочевого пузырек; *VD* – семяпроводы.

Лягушку следует положить в препаровальную ванночку брюхом вверх, расправить конечности, оттянуть пинцетом кожу в задней части брюха и надрезать ее ножницами. Затем разрезать кожу вдоль от заднего конца тела до ротового отверстия (Рис. 8а). В области передних конечностей сделать поперечный разрез кожи, отвернуть в стороны кожные лоскуты и заколоть булавками. Оттянуть кверху пинцетом мышечную стенку задней части живота, прорезать ее ножницами (осторожно, чтобы не повредить внутренние органы) и сделать разрез вперед до начала ротовой полости (Рис. 8б), отвести мышечные ленты в стороны и заколоть их булавками (Рис. 8в, Карташев и др., 2004).

Семенники лягушки представляют собой парные округлые органы желтоватого или буроватого цвета, расположенные в брюшной полости около передних краев почек (Рис. 9а). Необходимо ножницами разрезать брыжейку, на которой они подвешены, извлечь семенник и поместить его в часовое стекло в раствор Рингера. С помощью пинцета необходимо аккуратно раздавить семенник, пипеткой поместить его содержимое на предметное стекло, накрыть покровным стеклом и исследовать при максимальном увеличении.

Сперматозоиды лягушки (Рис. 9б) также относятся к *модифицированному типу* и состоят из вытянутой палочковидной головки, короткой шейки и длинного тонкого хвостика, который обычно не просматривается на временном препарате. Клеточные органеллы без специфического окрашивания также не видны. Если лягушка была умерщвлена непосредственно перед вскрытием, сперматозоиды могут сохранять подвижность. Следует зарисовать на максимальном увеличении несколько сперматозоидов.

### **ТЕМА 3. ООГЕНЕЗ. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ**

*Препарат 9. Яичник кошки (Табл. 1а, б, рис. 4). Окраска: гематоксилин-эозин.*

Препарат представляет собой гистологический срез яичника кошки. Яичник млекопитающего состоит из двух слоев – *коркового*

*вещества (cortex)* с фолликулами на разных стадиях созревания и *мозгового (medulla)*, в котором проходят крупные кровеносные сосуды. Снаружи яичник покрыт однослойным кубическим зачатковым эпителием и соединительно-тканной белковой (волокнутой) оболочкой.

Оогенез млекопитающих относится к *фолликулярному типу*. В поверхностных участках коркового слоя группами располагаются многочисленные *примордиальные фолликулы*. Каждый фолликул состоит из ооцита I порядка, окруженного одним слоем плоских фолликулярных клеток. В ходе дальнейшего развития примордиальные фолликулы преобразуются в *первичные*. При этом фолликулярные клетки изменяют свою форму на кубическую и призматическую и образуют вокруг ооцита I порядка многослойную обкладку – *зернистую оболочку (zona granulosa)*. Снаружи от нее начинает формироваться соединительно-тканная оболочка (*тека*). Между ооцитом и первым рядом фолликулярных клеток формируется *блестящая оболочка (zona pellucida)*. *Вторичные фолликулы* характеризуются появлением между фолликулярными клетками полостей, имеющих тенденцию к слиянию. Наиболее зрелый фолликул называется *третичным (Граафовым пузырьком)*; в этом случае мелкие полости сливаются в единую фолликулярную полость (*antrum*), ограниченную зернистой оболочкой и наружной текой (см. *Препарат 4*). В полость вдается яйценосный бугорок, поддерживающий яйцеклетку, окруженную блестящей оболочкой и лучистым венцом.

Граафов пузырьки на завершающих стадиях формирования увеличиваются в размерах и приближаются к поверхности яичника. Разрыв фолликулярной оболочки и выход ооцита из яичника в яйцевод называется *овуляцией*. После овуляции третичный фолликул преобразуется в *желтое тело (corpus luteum)* – железу внутренней секреции, синтезирующую женские половые гормоны. У млекопитающих завершение второго деления мейоза (т.е. отделение последнего полярного тельца) происходит уже после

оплодотворения. Также в яичнике можно наблюдать фолликулы, подвергающиеся распаду (*атретические*).

На препарате следует найти и зарисовать фрагмент яичника с примордиальными фолликулами, как минимум одним первичным, вторичным и третичным. Следует выбирать фолликулы, в которых ооцит попал в плоскость среза.

*Препарат 10. Зона роста в яичнике аскариды (Рис. 10).  
Окраска: гематоксилин.*

Половая система самки аскариды парная и состоит из длинных очень тонких яичников, яйцеводов и их расширений – маток. Препарат представляет собой поперечный срез препарированного яичника лошадиной аскариды в зоне роста. На срезе яичник имеет округлую форму и покрыт эпителиальной оболочкой. Растущие ооциты I порядка сдавливают друг друга и принимают пирамидальную форму. Они располагаются в просвете яичника характерным образом, упираясь вершинами в центральный питающий стержень – *рахис (rhachis)*. В базальной части яйцеклетки просматривается ядро.

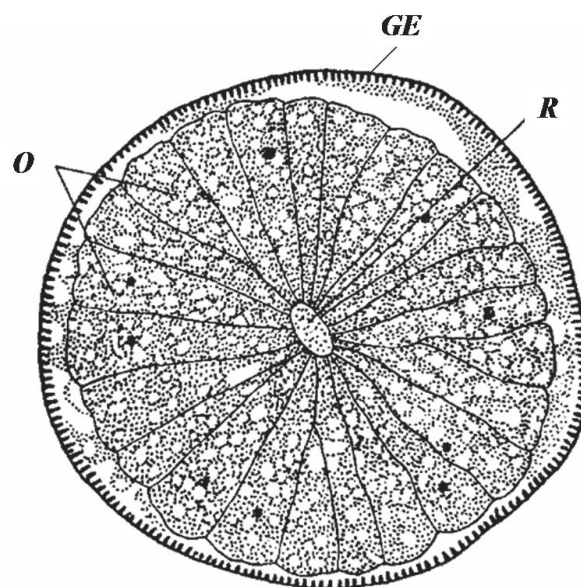


Рис. 10. Зона роста в яичнике аскариды (по А.В. Иванову и др., 1981).  
Обозначения: *GE* – эпителий яичника; *O* – ооциты; *R* – рахис.

*Препарат 11. Оплодотворение у лошадиной аскариды (Рис. 11а). Окраска: гематоксилин.*

У аскариды выражен *половой диморфизм*; самец отличается от самки меньшими размерами и закрученным задним концом. Половое отверстие самки открывается на брюшной стороне в передней трети тела, у самца – в общую клоаку на заднем конце, около которой расположены совокупительные *стикулы*. Осеменение внутреннее, происходит путем копуляции. Сперматозоиды аскариды относятся к *аберрантному типу*, лишены жгутиков и характеризуются амебоидным движением.

На препарате представлены отдельно лежащие яйцеклетки аскариды, извлеченные из матки, на различных этапах процесса оплодотворения. В большинстве случаев сперматозоид уже проник в яйцеклетку (ооцит I порядка), и его наследственный материал заметен в виде темного плотного образования. Ооплазма сильно вакуолизирована и имеет «пенистое» строение. После проникновения сперматозоида на поверхности ооцита за счет экзоцитоза кортикальных гранул формируется *оболочка оплодотворения*. Следует зарисовать одну яйцеклетку и обозначить на ней оболочку оплодотворения, мужской и женский пронуклеусы.

*Препарат 12. Деление созревания у лошадиной аскариды (Рис. 11б). Окраска: железный гематоксилин.*

Препарат представляет собой поперечный срез матки аскариды. Снаружи матка ограничена покровными фолликулярными клетками; ее полость заполнена оплодотворенными яйцеклетками (зиготами). На большом увеличении следует найти и зарисовать одну зиготу с отделяющимися полярными тельцами.

После оплодотворения ооцит I порядка аскариды приступает к двум последовательным мейотическим делениям (*делениям созревания*), при этом отделяются соответственно первое и второе *полярное тельца*. Оболочка оплодотворения отходит от плазматической мембраны и между ними образуется *околожелточное (перивителлиновое) пространство*. Ооплазма

приобретает мелкозернистую структуру. В ооцитах может быть заметно отделившееся первое полярное тельце, прилегающее к оболочке оплодотворения.

На препарате также можно наблюдать и момент второго деления созревания. В последнем случае в цитоплазме хорошо заметен мужской пронуклеус, в то время как ядерная оболочка женского пронуклеуса не просматривается и заметны разделившиеся пары хромосом (стадия анафазы II мейоза). При этом одна хроматида из каждой пары останется в зрелой яйцеклетке, а вторая отделится во второе полярное тельце.

Следует отметить, что яйцеклетки различных животных в момент проникновения сперматозоида находятся на разных этапах созревания (другими словами, мейоз блокируется на определенной фазе). Как было указано выше, у аскариды это ооцит I порядка до начала делений созревания. У бесчерепных, амфибий и большинства млекопитающих (в т.ч. человека) – это метафаза II мейоза, т.е. отделение второго полярного тельца происходит после оплодотворения. Наконец, у морских ежей и некоторых кишечнополостных (актиний) оогенез полностью завершается до оплодотворения (Гилберт, 1993 – 1995, т. 1; Голиченков и др., 2004б).

*Препарат 13. Синкарион у лошадиной аскариды (Рис. 11в).  
Окраска: железный гематоксилин.*

Препарат также представляет собой поперечный срез матки аскариды. На большом увеличении следует найти и зарисовать одну яйцеклетку с двумя пронуклеусами (мужским и женским), соединенными в форме восьмерки. При этом каждый из пронуклеусов обладает гаплоидным набором хромосом, т.е. объединения генетического материала еще не происходит. Такая стадия развития в литературе называется *синкарионом* (Новиков, Святенко, 1984) или *стадией пронуклеусов* (Голиченков и др., 2004а); она характерна для нематод и иглокожих (морских ежей), у млекопитающих не выделяется. На препарате следует отметить оболочку оплодотворения и перивителлиновое пространство; также могут просматриваться отделившиеся первое и второе полярные тельца.

## ТЕМА 4. ДРОБЛЕНИЕ. БЛАСТУЛА

**Классификация типов дробления.** *Дробление* – это многократное деление зиготы без увеличения объема. Тип дробления напрямую зависит от типа яйцеклетки (т.е. количества и характера расположения желтка) и классифицируется по следующим критериям (по Б.П. Токину, 1987, В.А. Голиченкову и др., 2004б, с дополнениями):

I. По степени дробления:

1. *Полное (голобластическое)* – зигота полностью разделяется бороздами дробления. Такой тип дробления характерен для алецитальных (безжелтковых) и изолецитальных (гомolecитальных), а также для мезolecитальных телolecитальных яйцеклеток (у амфибий).

2. *Частичное (меробластическое)* – борозды дробления не полностью разделяют зиготу; желточная масса остается неразделенной. Встречается в двух вариантах:

2а. *Дискоидальное* – дроблению подвергается лишь небольшой участок зиготы на анимальном полюсе (бластодиск). Такой тип дробления характерен для полилецитальных телolecитальных яиц хрящевых и костных рыб, рептилий, птиц и яйцекладущих млекопитающих.

2б. *Поверхностное* – дроблению подвергается лишь периферическая часть зиготы, свободная от желтка. Ядро многократно делится, и образовавшиеся ядра мигрируют от центра к поверхности яйца, образуя синцитиальный слой. Затем происходит сегментация периферической цитоплазмы и обособление клеточных участков вокруг ядер. Таким образом, периферическая часть зиготы образует *бластодерму*. Такой тип дробления характерен для полилецитальных центрolecитальных яиц членистоногих.



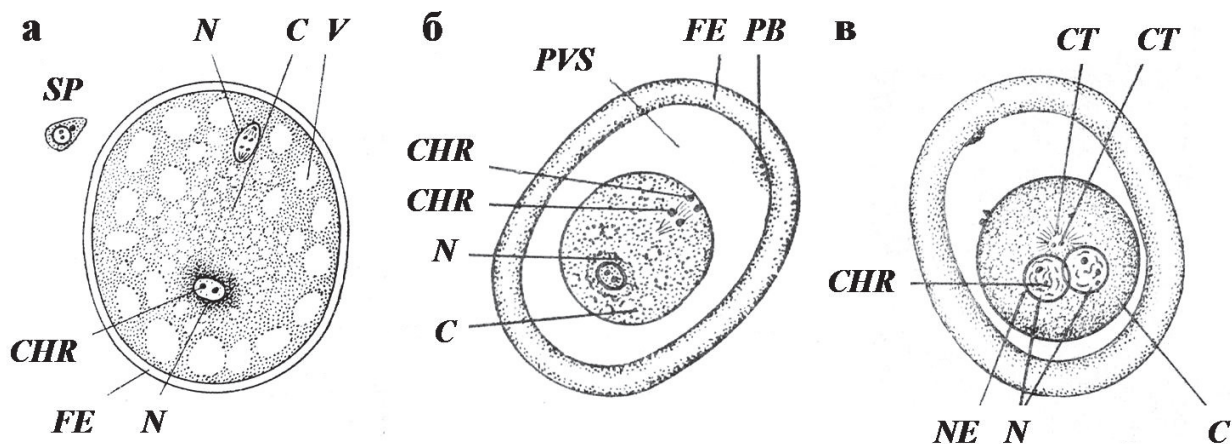


Рис. 11. Ранние стадии развития лошадиной аскариды: а – оплодотворение; б – деление созревания; в – синкарион (по А.И. Новикову, Е.С. Святенко, 1984). Обозначения: *C* – цитоплазма; *CHR* – хромосомы; *CT* – центриоли; *FE* – оболочка оплодотворения; *N* – ядро; *NE* – ядерная оболочка; *PB* – полярное тельце; *PVS* – перивителлиновое пространство; *SP* – сперматозоид; *V* – вакуоли.

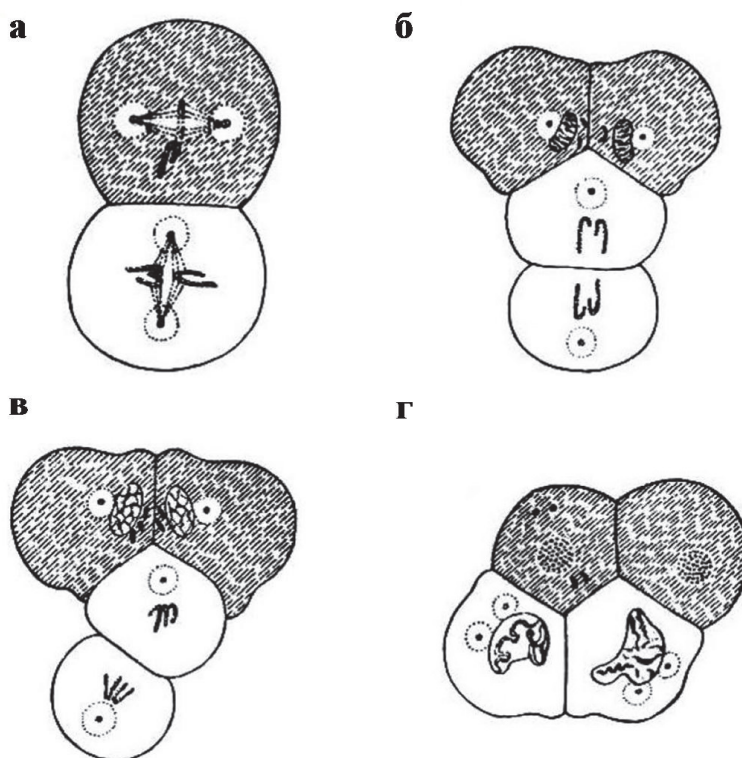


Рис. 12. Дробление зиготы лошадиной аскариды: а – стадия двух бластомеров; б, в – «Т-стадия», г – «стадия ромба» (по Н.А. Мануиловой, 1973). Оболочка и полярные тельца на рисунках не показаны.



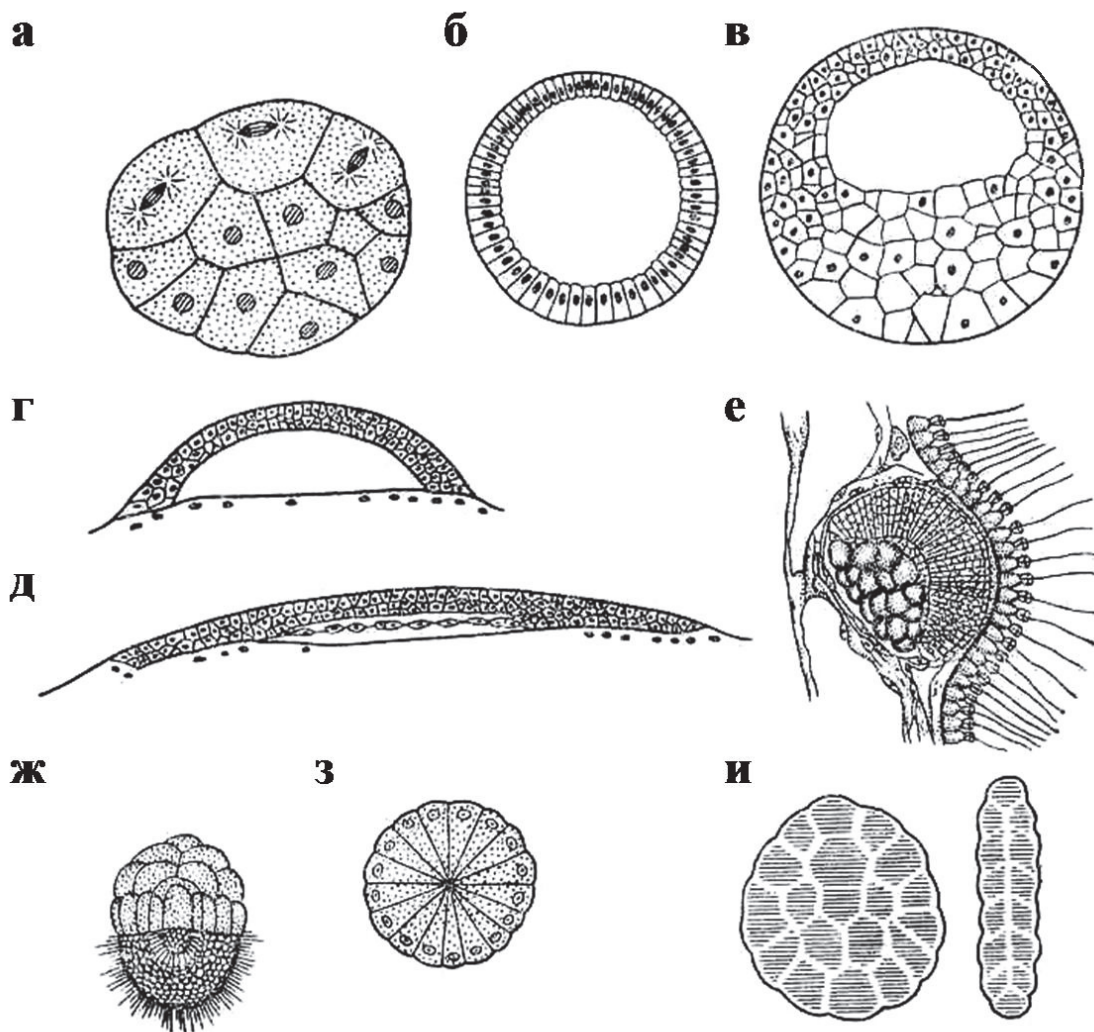


Рис. 13. Типы бластул: а – морула гидроидного полипа *Clava*; б – целобластула морского ежа; в – амфибластула лягушки; г – дискобластула костистой рыбы; д – дискобластула птицы; е, ж – амфибластула известковой губки *Sycon*; з – стерробластула сидячей медузы *Lucernaria*; и – плакула нематоды *Cuculamus* (по Б.П. Токину, 1987).

## II. По размеру blastomeres:

1. *Равномерное* – blastomeres приблизительно одинаковы по размеру. Такой тип дробления характерен для алецитальных яиц млекопитающих и изолецитальных яиц иглокожих, моллюсков, бесчерепных.

2. *Неравномерное* – blastomeres в зависимости от размера разделяются на микромеры (на анимальном полюсе) и макромеры (на

вегетативном полюсе). Характерно для мезолецитальных телолецитальных яиц амфибий и осетровых рыб.

III. По продолжительности деления бластомеров:

1. *Синхронное* – дробление начинается и завершается во всех бластомерах одновременно (у большинства животных).

2. *Асинхронное* – начало и время деления в разных бластомерах неодинаково (у млекопитающих).

IV. По пространственному расположению бластомеров:

1. *Радиальное* – бластомеры при дроблении располагаются строго друг над другом. Первая борозда дробления проходит меридионально; второе дробление также меридиональное, под прямым углом к плоскости первого дробления. Третье дробление проходит экваториально или широтно, под прямым углом к первым двум. Таким образом, зигота имеет радиальную симметрию. Такой тип дробления характерен для кишечнополостных и вторичноротых.

2. *Спиральное* – бластомеры располагаются не строго друг над другом, а бластомеры верхнего круга вклиниваются между бластомерами нижнего круга. Борозды дробления проходят не меридионально и не экваториально, а под углом  $45^\circ$  к меридиану и экватору; зигота приобретает вращательную симметрию. Такое дробление характерно для большинства первичноротых. В зависимости от направления веретен деления спиральное дробление делится на две категории:

2а. *Дексиотропное* – если смотреть на дробление первых четырех бластомеров с анимального полюса, то веретена деления направлены слева направо (по часовой стрелке). Когда образовавшиеся 8 бластомеров приступают к следующему делению, веретена делений направлены перпендикулярно предыдущему (справа налево, т.е. против часовой стрелки), т.е. леотропны. Таким образом, дексиотропные и леотропные деления чередуются между собой. Характерно для большинства первичноротых, в т.ч. брюхоногих моллюсков с правозакрученной раковиной.

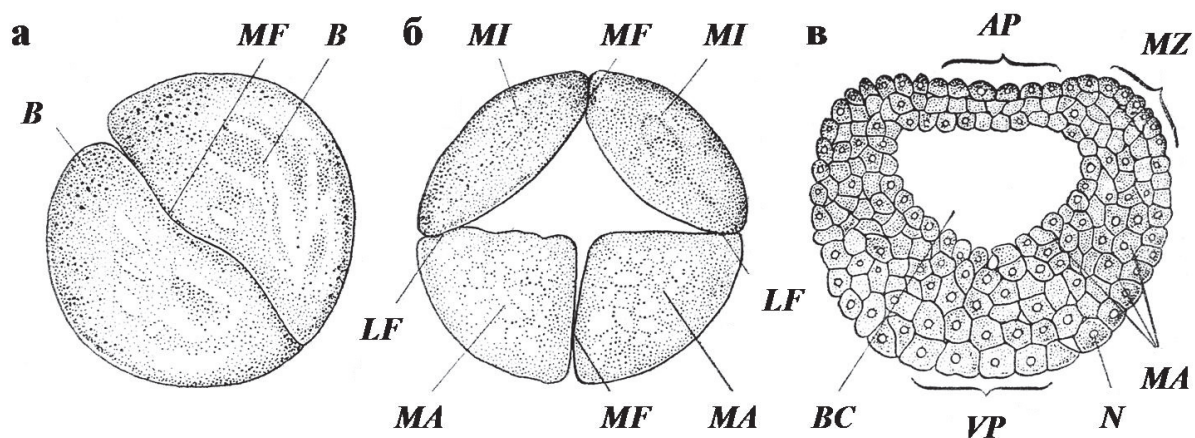


Рис. 14. Дробление зиготы и бластула (амфибластула) лягушки: а – стадия двух бластомеров; б – стадия восьми бластомеров; в – бластула (по А.И. Новикову, Е.С. Святенко, 1984). Обозначения: *AP* – анимальный полюс (крыша); *B* – бластомеры; *BC* – бластоцель; *LF* – широтная борозда; *MA* – макромеры; *MF* – меридиональная борозда; *MI* – микромеры; *MZ* – краевая зона; *N* – ядро; *VP* – вегетативный полюс (дно).

2б. *Леотропное* – первое дробление зиготы является леотропным (веретена деления направлены справа налево, т.е. против часовой стрелки). Встречается редко, например, у отдельных групп брюхоногих моллюсков с левозакрученной раковиной, или в виде аномалии у дексиотропных в норме животных.

3. *Билатеральное* – зигота обладает билатеральной (двусторонней) симметрией. Такой тип дробления встречается у нематод (например, аскариды), коловраток, асцидий.

4. *Анархическое* – отсутствие закономерностей в расположении бластомеров у конкретных видов. К примеру, описано И.И. Мечниковым у гидромедузы *Oceania armata*.

**Типы бластул.** В результате дробления образуется многоклеточный зародыш – *бластула*, обычно содержащий внутреннюю полость – *бластоцель*. Тип бластулы зависит от типа дробления (и соответственно, от типа яйцеклетки). Выделяют

следующие типы бластул (по Б.П. Токину, 1987; В.А. Голиченкову и др., 2004б, с дополнениями):

1. *Морула* (Рис. 13а) представляет собой плотное скопление бластомеров, бластоцель отсутствует. Типична для гидроидных полипов; встречается на ранних этапах дробления у других животных; в частности, у млекопитающих предшествует образованию бластоцисты.

2. *Целобластула* (Рис. 13б) – бластула обычно округлой формы с однослойной или многослойной стенкой и крупным бластоцелем. Обычно образуется в результате полного равномерного дробления. Характерна для животных с голобластическими яйцеклетками (кишечнополостных, иглокожих, оболочников, бесчерепных, круглоротых).

3. *Амфибластула* (Рис. 13в, е, ж) – бластула с многослойной стенкой и разделением бластомеров на микро- и макромеры. Бластоцель невелика и смещена к анимальному полюсу (у осетровых рыб и амфибий). Обычно образуется в результате полного неравномерного дробления. У свободноплавающей амфибластулы известковых губок на переднем конце располагаются микромеры (жгутиковые клетки, впоследствии образующие хоанодерму), а на заднем – макромеры, образующие пинакодерму.

4. *Дискобластула* (Рис. 13г, д) представляет собой дисковидное скопление бластомеров (*бластодиск* или *бластодерма*), лежащее на анимальном полюсе зиготы на неразделившейся желточной массе. Бластоцель имеет вид узкой щели. Образуется в результате частичного дискоидального дробления у животных с резко телолецитальными яйцеклетками (рыб, рептилий, птиц).

5. *Перибластула* представляет собой однослойную бластодерму, окружающую желточную массу; бластоцель отсутствует. Образуется в результате частичного поверхностного дробления у животных с центролецитальными яйцеклетками (членистоногих).

6. *Стерробластула* (Рис. 13з) – бластула с однослойной стенкой и очень мелким бластоцелем. Встречается у некоторых губок, кишечнополостных, моллюсков, членистоногих.

7. *Плакула* (Рис. 13и) – бластула в виде двухслойной пластинки, образованной более или менее одинаковыми клетками. Характерна для известковых губок, нематод, наземных олигохет, асцидий.

8. *Бластоциста* (зародышевый пузырек) – бластула, состоящая из двух функционально различных групп бластомеров. Наружный слой клеток – *трофобласт* (питающий зачаток), формирует внезародышевые образования, в частности, плаценту, и обеспечивает имплантацию бластоцисты в стенку матки. Внутренняя клеточная масса – *эмбриобласт* (зародышевый узелок) – формирует ткани самого зародыша. Бластоциста содержит крупный бластоцель. Характерна для плацентарных млекопитающих.

*Препарат 14. Дробление зиготы лошадиной аскариды (Табл. 2б, в). Окраска: железный гематоксилин.*

Препарат представляет собой поперечный срез матки аскариды. Необходимо найти и зарисовать три последовательных стадии дробления: стадию двух бластомеров, «Т-стадию» и «стадию ромба». Первая борозда дробления проходит экваториально (Рис. 12а). Затем анимальный бластомер делится в меридиональной плоскости, а вегетативный – в экваториальной. Анимальный бластомер делится первым, поэтому на препарате можно наблюдать и стадию трех бластомеров. Образовавшиеся в результате второго дробления четыре бластомера сначала образуют Т-образную фигуру («Т-стадия», Рис. 12б, в), а затем разворачиваются, образуя «стадию ромба» (Рис. 12г), в результате чего зигота приобретает билатеральную симметрию. Таким образом, дробление зиготы аскариды может быть описано как полное равномерное асинхронное билатеральное. Кроме бластомеров и их ядер на каждом рисунке следует обозначить оболочку оплодотворения и перивителлиновое пространство.

*Препарат 15. Дробление зиготы лягушки (Рис. 14а, б). Окраска: гематоксилин-пирофуксин.*

Дробление зиготы лягушки может быть отнесено к полному неравномерному асинхронному радиальному типу. Препарат представляет собой меридиональный срез дробящейся зиготы лягушки обычно на стадии 2-х, 4-х, 8-ми или 12-ти бластомеров. Следует иметь в виду, что в плоскость среза могут попасть не все бластомеры. Первая и вторая борозды дробления проходят меридионально, и дробления являются равномерными. Третья борозда дробления проходит в широтном направлении, и третье дробление (как и все последующие) становится резко неравномерным. На анимальном полюсе располагаются микромеры, более мелкие и обычно темноокрашенные; вегетативный полюс занимают очень крупные и ярко-желтые макромеры. Уже на ранних стадиях дробления может быть заметен бластоцель, смещенный к анимальному полюсу.

*Препарат 16. Бластула лягушки (Рис. 14в). Окраска: гематоксилин-пирофуксин.*

Препарат представляет собой сагиттальный срез бластулы (амфибластулы) лягушки. В бластуре лягушки выделяют тонкую крышу, состоящую из нескольких слоев микромеров (на месте анимального полюса), массивное дно, образованное макромерами (на месте вегетативного полюса) и краевую зону. Макромеры и микромеры, как и на предыдущем препарате, различаются по окраске. Бластоцель смещен в сторону крыши.

## **ПРИМЕРЫ ВОПРОСОВ К КОНТРОЛЬНОЙ РАБОТЕ**

1. Взгляды преформистов и сторонников эпигенеза на онтогенез
2. Биогенетический закон Э. Геккеля. Привести примеры
3. Теория филэмбриогенеза А.Н. Северцова. Привести примеры
4. Типы яйцеклеток в зависимости от количества и расположения в них желтка. Примеры

5. Классификация оболочек яйцеклеток. Примеры
6. Особенности строения сперматозоидов
7. Типы сперматозоидов у животных. Примеры
8. Что такое сперматогенез и оогенез, каковы различия между ними?
9. Какие периоды различаются в сперматогенезе и оогенезе, и чем характеризуется каждый период?
10. Строение семенника млекопитающих
11. Строение яичника млекопитающих
12. Осеменение. Типы осеменения у животных
13. Оплодотворение. Типы оплодотворения у животных
14. Типы дробления и их зависимость от строения яйцеклетки
15. Различия между спиральным и радиальным дроблением
16. Что такое бластодиск?
17. Что такое лучистый венец?
18. Что такое акросома? Ее функция
19. Что такое акросомная реакция? Ее этапы и значение
20. Что такое Граафов пузырь?
21. Что такое желтое тело?
22. Что такое деление созревания?
23. Что такое синкарион?
24. Типы фолликулов
25. Что такое партеногенез? Привести примеры
26. Что такое педогенез? Привести примеры
27. К какому типу относятся яйцеклетки моллюсков, и каков тип их дробления?
28. К какому типу относятся яйцеклетки птиц, и каков тип их дробления?
29. К какому типу относится дробление у аскариды?
30. К какому типу относится дробление у лягушки?

## БУКВЕННЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ НА ЦВЕТНЫХ ТАБЛИЦАХ

*B* – бластомер; *CR* – лучистый венец (*corona radiata*); *СТЕ* – соединительно-тканная оболочка; *CU* – яйценосный бугорок (*cumulus*); *FCA* – фолликулярная полость; *FE* – оболочка оплодотворения; *GE* – зачатковый эпителий; *O* – ооцит; *PB* – полярное тельце; *PF* – первичный фолликул; *PMF* – примордиальный фолликул; *PVS* – перивителлиновое пространство; *SC* – сперматоцит; *SD* – сперматίδα; *SEC* – клетка Сертоли; *SF* – вторичный фолликул; *SG* – сперматогоний; *SP* – сперматозоид; *TH* – тека; *ZG* – зернистая оболочка (*zona granulosa*); *ZP* – блестящая оболочка (*zona pellucida*).

## ЛИТЕРАТУРА

Гилберт С. Биология развития; в 3-х т. Пер. с англ. / С. Гилберт. – М.: Мир, 1993 – 1995. – 228 + 235 + 352 с.

Голиченков В.А. Практикум по эмбриологии: Учеб. пособие для студ. университетов / В.А. Голиченков, Е.А. Иванов, Н.Н. Лучинская и др. – М.: Издательский центр «Академия», 2004а. – 208 с.

Голиченков В.А. Эмбриология: Учеб. для студ. университетов / В.А. Голиченков, Е.А. Иванов, Е.Н. Никерясова. – М.: Издательский центр «Академия», 2004б. – 224 с.

Иванов А.В. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Простейшие, губки, кишечнополостные, гребневика, плоские черви, немуртины, круглые черви. 3-е изд., перераб. и доп. / А.В. Иванов, Ю.И. Полянский, А.А. Стрелков. – М.: Высшая школа, 1981. – 504 с.

Карташев Н.Н. Практикум по зоологии позвоночных: Учеб. пособие для студентов вузов. 3-е изд., испр. и доп. / Н.Н. Карташев, В.Е. Соколов, И.А. Шилов. – М.: Аспект Пресс, 2004. – 383 с.

Кирпичникова Е.С. Практикум по частной гистологии. Издание 2-е / Е.С. Кирпичникова, Л.Б. Левинсон. – М.: Высшая школа, 1963. – 172 с.



Константинов В.М. Сравнительная анатомия позвоночных животных: Учеб. пособие для студ. высш. пед. учеб. заведений / В.М. Константинов, С.П. Шаталова. – М.: Издательский центр «Академия», 2005. – 304 с.

Мануилова Н.А. Гистология с основами эмбриологии. Учебник для студентов биолог. фак-тов пед. ин-тов. Изд. 5-е, испр. и доп. / Н.А. Мануилова. – М.: Просвещение, 1973. – 286 с.

Наумов Н.П. Зоология позвоночных; в 2-х ч.: Учебник для биолог. спец. ун-тов / Н.П. Наумов, Н.Н. Карташев. – М.: Высшая школа, 1979. – 333 + 272 с.

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

Реунов А.А. Сперматогенез многоклеточных животных / А.А. Реунов. – М.: Наука, 2005. – 123 с.

Токин Б.П. Общая эмбриология: Учеб. для биол. спец. ун-тов. 4-е изд., перераб. и доп. / Б.П. Токин. – М.: Высшая школа, 1987. – 480 с.

Baccetti V. Evolution of the Spermatozoon / V. Baccetti // Bollettino di Zoologia. – 1984. – V. 51. – № 1. – P. 25–33.

Franzen A. On spermatogenesis, morphology of the spermatozoon and biology of fertilization among invertebrates / A. Franzen // Zoologiska bidrag från Uppsala. – 1956. – V. 31. – P. 355–482.

Rugh R. The Frog; Its Reproduction and Development / R. Rugh. – Philadelphia: The Blakiston Company, 1951. – 336 p.

*Учебное издание*

**Заботин Ярослав Игоревич**

**БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ**

*Учебно-методическое пособие  
к лабораторным занятиям*

Подписано в печать 16.10.2019.

Бумага офсетная. Печать цифровая.

Формат 60x84 1/16. Гарнитура «Times New Roman».

Усл. печ. л. 8,72. Тираж 100 экз. Заказ 191/10.

Отпечатано с готового оригинал-макета  
в типографии Издательства Казанского университета

420008, г. Казань, ул. Профессора Нужи́на, 1/37  
тел. (843) 233-73-59, 233-73-28