

Министерство образования и науки РФ
ФГБОУ ВПО «Удмуртский государственный университет»
Биолого-химический факультет
Кафедра анатомии и физиологии человека и животных

Т.Н. Сергеева, В.Г. Сергеев

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ

Учебно-методическое пособие



Ижевск
2014

УДК 336(07)
ББК 60.941.1-645я7
С 604

*Рекомендовано к изданию учебно-методическим советом
УдГУ*

Рецензент: зав. кафедрой биологии с экологией ГБОУ ВПО
«Ижевская государственная медицинская академия» д-р мед.
наук, профессор Н.Н. Чучкова

Сергеева Т.Н., Сергеев В.Г.

С604 Биология размножения и развития: учебно-
методическое пособие. – Ижевск: Изд-во
«Удмуртский университет», 2014. - ...с.

ISBN 978-5-4312.....

Учебно-методическое пособие оформлено как руководство к лабораторному практикуму. Оно составлено в соответствии с программой дисциплины «Биология размножения и развития» и представляет собой дополнение к учебно-методическому комплексу по данной дисциплине. Каждая лабораторная работа включает в себя краткое теоретическое обоснование, описание хода работы, включая иллюстрации к каждому микропрепарату, контрольные вопросы по теме и список рекомендуемой литературы.

Учебно-методическое пособие предназначено для студентов бакалавриата направления «Биология». Оно будет также полезно студентам медицинских вузов, учителям профильных биологических классов.

УДК 336(07)
ББК 60.941.1-645я7

ISBN 978-5-4312

© Т.Н. Сергеева, В.Г. Сергеев, 2014
© ФГБОУ ВПО «Удмуртский
государственный университет», 2014

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	4
Тема 1: ДЕЛЕНИЕ КЛЕТКИ.....	5
Тема 2: СПЕРМАТОГЕНЕЗ	12
Тема 3: ОВОГЕНЕЗ	17
Тема 4: ОПЛОДОТВОРЕНИЕ	24
Тема 5: РАЗВИТИЕ ЛАНЦЕТНИКА	31
Тема 6: РАЗВИТИЕ АМФИБИЙ	35
Тема 7: РАЗВИТИЕ ПТИЦ	44
Тема 8: РАЗВИТИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ	56
Тема 9: ПРОВИЗОРНЫЕ ОРГАНЫ.....	60
Тема 10: ИЗУЧЕНИЕ СТАДИЙ РАЗВИТИЯ КУРИНОГО ЭМБРИОНА НА ЖИВОМ ОБЪЕКТЕ	68
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	71

ПРЕДИСЛОВИЕ

Учебное пособие сформировано для лабораторного практикума по дисциплине «Биология размножения и развития», которая входит в программу базового цикла профессиональных дисциплин, читаемых для студентов бакалавриата направления «Биология».

По данной дисциплине опубликовано достаточно много учебно-методической литературы, которая в большей степени имеет теоретическую направленность. Методические разработки для проведения лабораторных занятий в основном являются частью практикумов по цитологии, гистологии и эмбриологии, и поэтому содержат описание далеко не всех работ, проводимых в рамках дисциплины «Биология размножения и развития». Это послужило поводом для создания настоящего учебно-методического пособия.

Пособие содержит 10 тем, построенных по единому плану. Каждая тема начинается с теоретического обзора данного вопроса, что позволяет повторить пройденный материал. Далее следует описание микропрепаратов с фотографией, сопровождающейся соответствующими подписями. Это позволяет детально разобраться с микропрепаратом и найти основные структуры. В конце темы предлагается ряд контрольных вопросов для закрепления пройденного материала. Кроме того, пособие содержит список рекомендуемой литературы, которую можно использовать при самостоятельной подготовке.

Основная цель лабораторных занятий заключается в закреплении лекционного теоретического материала, а также выработке навыков микроскопирования и анализа реальных микропрепаратов, что способствует углублению полученных знаний. Часть лабораторных занятий проводится на живом объекте, что необходимо биологам для приобретения соответствующих навыков. Все полученные знания и навыки впоследствии могут пригодиться при выполнении курсовых и дипломных работ, а также в дальнейшей профессиональной деятельности.

Для повышения эффективности большая часть занятий проводится в форме индивидуальной работы, за исключением работ с живым объектом, которые выполняются в микрогруппах. Выполнение соответствующих работ лабораторного практикума необходимо для понимания вопросов, касающихся развития и функционирования живого организма, поэтому здесь закладывается база для изучения последующих дисциплин, в частности, физиологии человека и животных.

Тема 1: ДЕЛЕНИЕ КЛЕТКИ

Цель занятия: Повторить материал, касающийся процессов клеточного деления

Задание:

1. Используя теоретический материал лабораторного практикума изучить особенности процесса **митотического деления** (характеристика стадий, биологический смысл и значение).

2. Используя теоретический материал лабораторного практикума изучить особенности процесса **мейоза** (характеристика стадий, биологический смысл и значение).

3. Ответить на вопросы тестового задания.

В основе процессов размножения лежат два типа клеточного деления: **митоз** и мейоз.

Митоз (от греч. *mítos* — нить), *кариокинез*, *непрямое деление* клетки. Это наиболее распространённый способ воспроизведения (репродукции) эукариотических клеток, характерный как для одноклеточных, так и для соматических клеток в составе многоклеточного организма. Митоз обеспечивает тождественное распределение генетического материала между дочерними клетками и его постоянство в ряду клеточных поколений.

Процесс митоза обычно подразделяют на ряд стадии: *профазу*, *прометафазу*, *метафазу*, *анафазу* и *телофазу*. Собственно делению предшествуют процессы репликации ДНК и белков митотического аппарата и АТФ. Иногда эти процессы

описывают, как препрофазу, соответствующую концу интерфазы (S — G₂ периоды).

В профазе происходит реорганизация ядра: спирализация ДНК и формирование митотических нитчатых хромосом, исчезновение ядрышка, разрушение ядерной оболочки. В цитоплазме происходит расхождение центриолей и формирование веретена деления. Эндоплазматический ретикулум распадается на мелкие вакуоли, а аппарат Гольджи на отдельные диктиосомы, распределенные по всей цитоплазме.

Прометафаза включает в себя процессы, связанные с перемещением хромосом к экваториальной плоскости. Это происходит за счет микротрубочек веретена деления, к которым прикрепляются хромосомы за счет особого белкового комплекса – кинетохора.

Метафаза характеризуется формированием экваториальной пластинки, которая в клетках животных может иметь вид "материнской звезды", т.к. центромерные участки хромосом обращены к центру веретена, а плечи – к периферии. К концу метафазы завершается процесс обособления друг от друга сестринских хроматид. Их плечи лежат параллельно друг другу, между ними хорошо видна их разделяющая щель. Последним местом, где контакт между хроматидами сохраняется, является центромера.

Анафаза — это самая короткая стадия митоза, во время которой хромосомы теряют контакт в центромерных участках и расходятся к полюсам клетки. Движение хромосом связано с удлинением межполюсных микротрубочек и укорочением кинетохорных пучков микротрубочек

Телофаза заключается в реконструкции дочерних ядер, связанной с деспирализацией хромосом, восстановлением ядрышка и ядерной оболочки, а также разделением исходной клетки на две дочерние (цитокinesis или цитотомия), что происходит не во всех случаях. Цитотомия осуществляется путём образования клеточной перегородки (в растительной

клетке) или путём образования сократимого кольца (в животной клетке) за счет актин-миозинового комплекса микрофиламентов. Кроме того, в этот период происходит разрушение митотического аппарата.

Мейоз (от греч. *meiosis* – уменьшение) – особый способ деления эукариотических клеток, в результате которого происходит редукция (уменьшение) числа хромосом и переход клеток из диплоидного состояния в гаплоидное.

Типичный мейоз состоит из двух последовательных клеточных делений, которые соответственно называются *мейоз I* и *мейоз II*. В первом делении происходит уменьшение числа хромосом в два раза, поэтому первое мейотическое деление называют *редукционным*. Во втором делении число хромосом не изменяется; такое деление называют *эквационным* (уравнивающим).

Делению предшествует *предмейотическая интерфаза*, во время которой происходит репликация ДНК, поэтому в мейоз вступают диплоидные клетки ($2n$), содержание ДНК в которых составляет $4c$. При наличии центриолей происходит их удвоение таким образом, что в клетке имеется две диплосомы, каждая из которых содержит пару центриолей.

Первое деление мейоза (редукционное деление, или мейоз I)

Сущность редукционного деления заключается в уменьшении числа хромосом в два раза: из исходной диплоидной клетки образуется две гаплоидные клетки с двуххроматидными хромосомами (в состав каждой хромосомы входит 2 хроматиды).

Профаза I (профаза первого деления)

Эта стадия состоит из нескольких фаз (*лептотена, зиготена, пахитена, диплотена, диакинез*) и занимает большой отрезок времени (от суток до годов).

Лептотена (стадия тонких нитей). Хромосомы видны в световой микроскоп в виде клубка тонких нитей. На тонких хромосомах появляются сгустки хроматина – хромомеры, которые как бы нанизаны в виде бусинок и располагаются по всей длине хромосомы

Зиготена (стадия сливающихся нитей). Происходит *конъюгация* гомологичных хромосом (от лат. *conjugatio* – соединение, спаривание, временное слияние). Гомологичные хромосомы (или гомологи) – это хромосомы, сходные между собой в морфологическом и генетическом отношении. У нормальных диплоидных организмов гомологичные хромосомы – парные: одну хромосому из пары диплоидный организм получает от матери, а другую – от отца. При конъюгации образуются биваленты, в которых гомологи удерживаются друг около друга с помощью белковых синаптонемальных комплексов. Количество бивалентов равно гаплоидному числу хромосом. Иначе биваленты называются тетрады, так как в состав каждого бивалента входит 4 хроматиды.

Пахитена (стадия толстых нитей). Хромосомы спирализуются, хорошо видна их продольная неоднородность. Завершается *кроссинговер* – перекрест хромосом, в результате которого они обмениваются участками хроматид. В этот период происходит синтез небольшого количества ДНК (1% от генома), содержащей повторяющиеся последовательности нуклеотидов. Эта ДНК необходима для обеспечения процессов репарации хромосомных разрывов, образующихся в ходе кроссинговера

Диплотена (стадия двойных нитей). Гомологичные хромосомы в бивалентах отталкиваются друг от друга в области центромер. При этом становятся видимыми точки, в которых произошел кроссинговер – хиазмы (от древнегреч. буквы χ – «хи»). В результате укорачивания и конденсации хромосом отчетливо выявляется их 4-нитчатая структура. На этой стадии хромосомы приобретают вид «ламповых щеток», петли которых представляют собой деконденсированные участки активного, функционирующего хроматина. В этих участках присутствует большое количество синтезированной РНК. Данный процесс часто совпадает с ростом формирующихся половых клеток, что особенно характерно для ооцитов. В это время клетка

интенсивно синтезирует и запасает белки, необходимые для обеспечения ранних стадий развития зародыша.

Диакинез (стадия расхождения бивалентов) характеризуется уменьшением числа хиазм, укорочением бивалентов, потерей ядрышек. Биваленты приобретают более компактную форму, места соединения гомологичных хромосом оказываются расположенными на их концах терминально. Хромосомы теряют связи с ядерной оболочкой.

Метафаза I (метафаза первого деления)

В прометафазе I ядерная оболочка разрушается (фрагментируется). Формируется веретено деления. Далее происходит метакинез – биваленты перемещаются в экваториальную плоскость клетки.

Анафаза I (анафаза первого деления)

Гомологичные хромосомы, входящие в состав каждого бивалента, разъединяются, и каждая хромосома движется в сторону ближайшего полюса клетки. Каждая гомологичная хромосома состоит из двух сестринских хроматид.

Телофаза I (телофаза первого деления)

Гомологичные двуххроматидные хромосомы полностью расходятся к полюсам клетки. В норме каждая дочерняя клетка получает одну гомологичную хромосому из каждой пары гомологов. Формируются два гаплоидных ядра (n), которые содержат в два раза меньше хромосом, чем ядро исходной диплоидной клетки. Содержание ДНК в дочерних клетках составляет $2c$, т. е. каждая хромосома состоит из двух сестринских хроматид.

В большинстве случаев (но не всегда) телофаза I сопровождается *цитокинезом*.

Интеркинез

Интеркинез – это короткий промежуток между двумя мейотическими делениями. Отличается от интерфазы тем, что не

происходит репликации ДНК и удвоения центриолей: эти процессы произошли в предмейотической интерфазе.

Второе деление мейоза (эквационное деление, или мейоз II)

В ходе второго деления мейоза уменьшения числа хромосом не происходит. Сущность эквационного деления заключается в образовании четырех гаплоидных клеток с однохроматидными хромосомами (в состав каждой хромосомы входит одна хроматида).

Профаза II (профаза второго деления)

Не отличается существенно от профазы митоза. Хромосомы видны в световой микроскоп в виде тонких нитей. В каждой из дочерних клеток формируется веретено деления.

Метафаза II (метафаза второго деления)

Хромосомы располагаются в экваториальных плоскостях гаплоидных клеток независимо друг от друга. Эти экваториальные плоскости могут лежать в одной плоскости, могут быть параллельны друг другу или взаимно перпендикулярны.

Анафаза II (анафаза второго деления)

Хромосомы разделяются на хроматиды (как при митозе). Получившиеся однохроматидные хромосомы в составе анафазных групп перемещаются к полюсам клеток.

Телофаза II (телофаза второго деления)

Однохроматидные хромосомы полностью переместились к полюсам клетки, формируются ядра. Содержание ДНК в каждой из клеток становится минимальным и составляет 1с.

Изменение набора хромосом и количества ДНК в ходе мейоза выглядит следующим образом:

$2n\ 2c \rightarrow S\text{-период} \rightarrow 2n\ 4c \rightarrow 2\ \text{клетки}\ 1n\ 2c \rightarrow 4\ \text{клетки}\ 1n\ 1c$

Типы мейоза

Существует несколько разновидностей мейоза: зиготный, споровый и гаметный.

Зиготный тип мейоза характерен для аскомицетов, базидиомицетов, некоторых водорослей и споровиков, у которых в жизненном цикле преобладает гаплоидная фаза. Перед делением две клетки - гаметы сливаются, образуя зиготу с двойным (диплоидным) набором хромосом. В таком виде диплоидная зигота (покоящаяся спора) приступает к мейозу, дважды делится, и образуется четыре гаплоидные клетки.

Споровый тип мейоза встречается у высших растений, клетки которых имеют диплоидный набор хромосом. В данном случае в органах размножения растений, образовавшиеся после мейоза, гаплоидные клетки еще несколько раз делятся.

Гаметный тип характерен для созревания гамет. Он встречается у многоклеточных животных и некоторых низших растений.

Таким образом, *мейоз – это цитологическая основа полового и бесполого (спорового) размножения.*

Биологическое значение мейоза заключается в обеспечении комбинативной изменчивости за счет рекомбинации генов вследствие кроссинговера, независимого расхождения хромосом и случайной комбинации хромосом при оплодотворении.

Тема 2: СПЕРМАТОГЕНЕЗ

Цель занятия: Ознакомится с различными стадиями развития мужских половых клеток, и проследить за преобразованием клеток в процессе сперматогенеза.

Задание:

1. Разобрать теоретический материал, касающийся процессов сперматогенеза.
2. Рассмотреть и зарисовать микропрепараты:
 - а) Сперматозоиды петуха (4Э);
 - б) Сперматозоиды морской свинки (5Э);
 - в) Семенник крысы (-).
3. Сравнить процессы оогенеза и сперматогенеза на основании пройденного материала.

Сперматогенез - это развитие мужских половых клеток. Этот процесс включает в себя три стадии: 1) размножение; 2) созревание; 3) формирование. На первом этапе клетки (сперматогонии) претерпевают серию митотических или гониальных делений. Сперматогонии разных генераций различаются по величине и степени конденсации хроматина (величина клеток с каждым делением уменьшается, а степень конденсации хроматина увеличивается). Последняя генерация клеток в стадии размножения – сперматоциты первого порядка, в которых происходит предмейотический синтез ДНК (репликация). Далее следует процесс созревания, складывающийся из двух последовательных мейотических делений. После первого деления образуется два сперматоцита второго порядка, а после второго деления - четыре сперматиды, отличающиеся от исходных клеток меньшими размерами. В стадии формирования сперматиды превращаются в сперматозоиды. При этом происходят характерные преобразования ядра и цитоплазмы. Ядро уменьшается в объеме, конденсируется хроматин, что приводит к прекращению

процессов транскрипции. В цитоплазме сперматид формируются характерные для сперматозоида структуры: акросома и жгутик

Ход работы

Препарат 1: Сперматозоиды петуха (окраска железный гематоксилин)

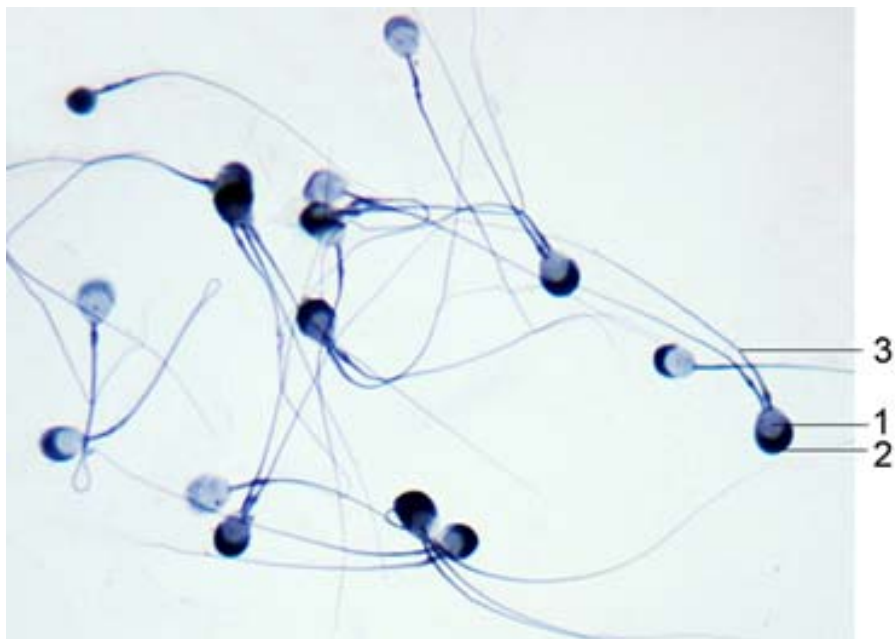


1 – головка

2 - 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 2: Сперматозоиды морской свинки (окраска железным гематоксилином)

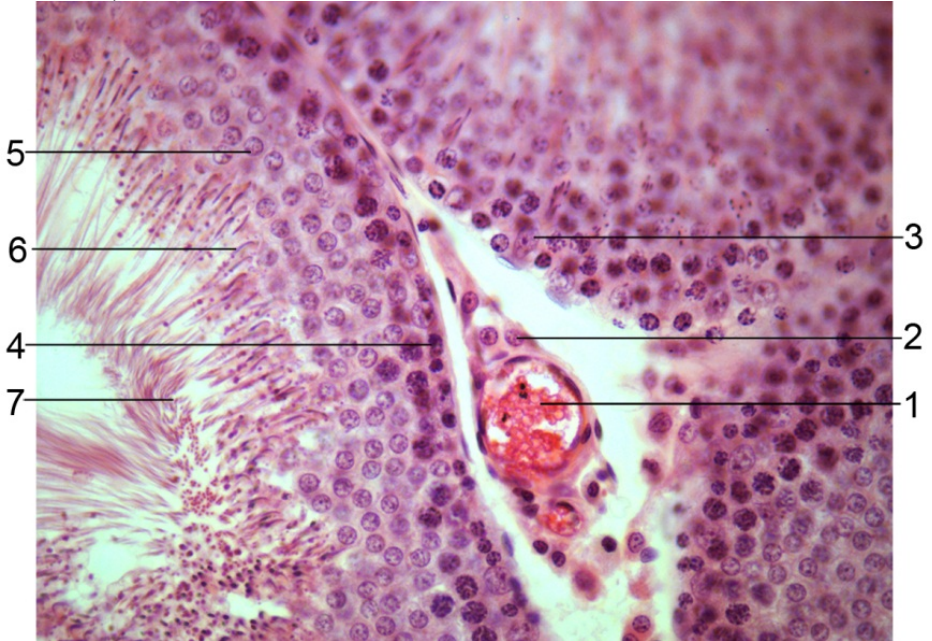


- 1 – ядро
- 2 – акросома
- 3 - хвост

Сперматозоиды морской свинки также имеют типичное строение. 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. Акросома имеет вид колпачка, окрашенного в темный цвет. В цитоплазме шейки находятся две центриоли, имеющие вид темных точек. За шейкой следует хвостик, состоящий из связующего и главного отделов. В связующем отделе (средняя часть) находится осевая нить хвостика и цитоплазма богатая митохондриями, гликогеном и другими макроэргическими

веществами, обеспечивающими сперматозоид энергией. В конечном отделе хвостика осевая нить (аксонема) покрыта только цитоплазматической мембраной.

Препарат 3: **Семенник крысы** (окраска гематоксилин – эозином)



- 1 – кровеносный сосуд;
- 2 – интерстициальные клетки Лейдига;
- 3 – клетки Сертоли;
- 4 – сперматогонии;
- 5 – сперматоциты;
- 6 – сперматиды;
- 7 – сперматозоиды

Семенники млекопитающих относятся к канальцевому типу. Каждый семенник (яичко) состоит из долек (250-300). В каждой дольке 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. 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.

Необходимо рассмотреть и зарисовать несколько сечений канальцев 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 и второго порядка, 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.

Контрольные вопросы:

1. Опишите структуру зрелого сперматозоида.

2. Охарактеризуйте основные стадии сперматогенеза.

3. Дайте сравнительную характеристику клеток, находящихся на разных стадиях сперматогенеза.

4. Дайте морфофункциональную характеристику клеток Сертоли.

5. Каким образом осуществляется гормональная регуляция сперматогенеза?

Тема 3: ОВОГЕНЕЗ

Цель занятия: Ознакомиться со стадиями овогенеза, рассмотреть яичники различных видов животных и изучить строение женских половых клеток на различных стадиях овогенеза.

Задание:

1. Изучить процесс овогенеза и строение женских половых клеток на различных его стадиях, используя теоретический материал практикума и наглядные пособия.

2. Рассмотреть и зарисовать микропрепараты:

- а) Яйцеклетка беззубки (1Э);
- б) Яйцеклетка лягушки (2Э);
- в) Яйцеклетка кошки (3Э).

У всех животных, для которых свойственно половое размножение в гонадах происходит процесс гаметогенеза. Гаметы развиваются из клеток предшественниц, которые в период эмбриогенеза проникают в гонаду.

Овогенез - это процесс развития женских половых клеток. Он складывается из нескольких стадий: 1) *размножение*; 2) *рост*; 3) *созревание*.

Период размножения - это начальный этап, во время которого клетки (*оогонии*) претерпевают митотические деления.

Период роста включает в себя два этапа - малого и большого роста - когда в клетках (*ооцитах первого порядка*) начинается процесс мейоза (мейоз I до диплотены), а также увеличиваются их размеры за счет накопления желточных

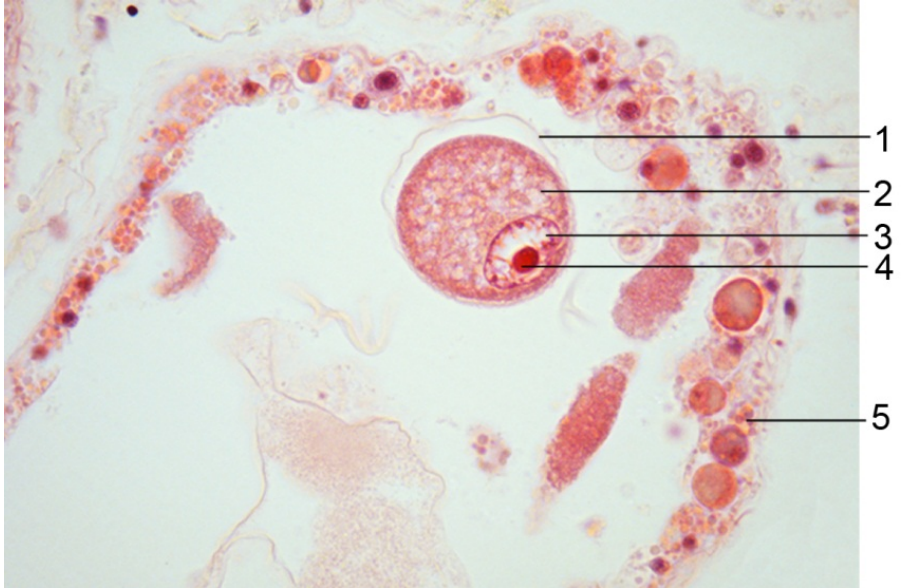
включений. В этот период в ооцитах первого порядка вследствие деконденсации некоторых участков хромосом появляются структуры типа «ламповых щеток».

Период созревания - это временной промежуток, в течение которого в клетках завершается процесс мейотического деления. После первого (редукционного) деления образуется *ооцит второго порядка* и *редукционное тельце*, а после второго (эквационного) деления - одна *яйцеклетка* и три редукционных тельца.

В природе существуют различные типы гаметогенеза. В случае *солитарного* гаметогенеза половая клетка развивается без участия вспомогательных клеток (кишечнополостные, моллюски, черви). При *алиментарном* гаметогенезе половые клетки развиваются при участии специальных клеток, которыми могут быть как цистоциты (трофоциты), являющиеся потомками стволовых половых клеток, - *нутриментарный* гаметогенез, так и соматические (фолликулярные) клетки - *фолликулярный* гаметогенез.

Ход работы

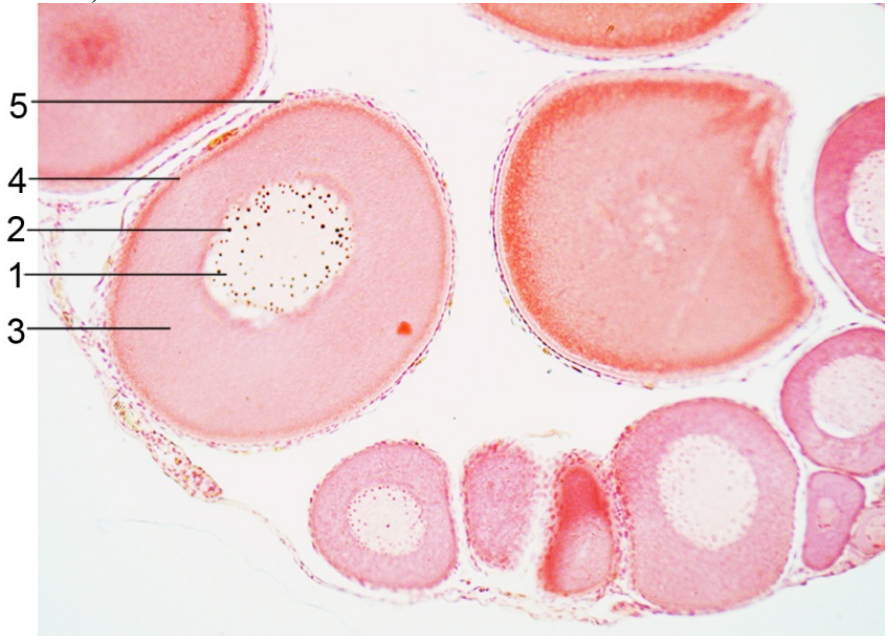
Препарат 1: Яйцеклетка беззубки (окраска гематоксилин – эозином)



1 – оболочка; 2 - цитоплазма ; 3 - хроматин ; 4 – ядрышко; 5 – эпителиальная клетка

Препарат представляет собой срез яичника беззубки. На малом увеличении найти в яичнике фолликулы с крупными, шарообразной формы яйцеклетками. Они относятся к изолецитальному типу, а тип гаметогенеза - солитарный. Необходимо изучить и зарисовать яйцеклетку при большом увеличении. Фолликулы имеют относительно толстую стенку из желточных клеток цилиндрической формы с компактным ядром, цитоплазмой красноватого цвета. Среди этих клеток находятся ооциты первого порядка. В период большого роста ооцит увеличивается в размерах и продвигается к просвету фолликула, цитоплазма его становится оксифильной. На большом увеличении у ооцита 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 гематоксилин – эозином)

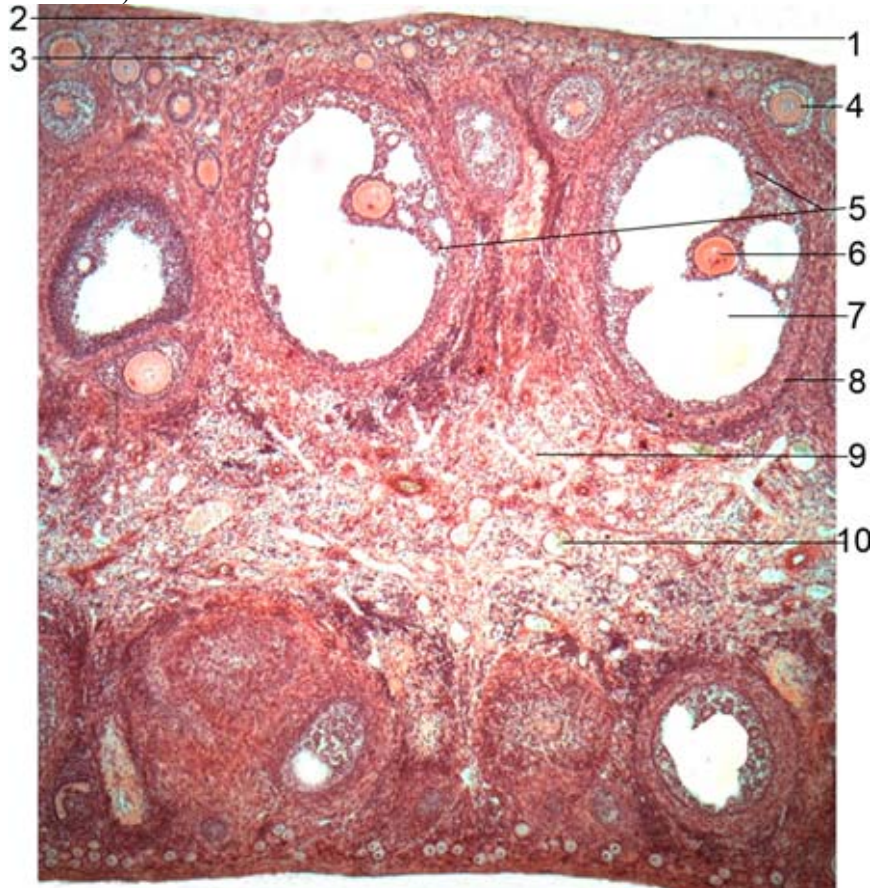


1 – ядро; 2 – амплифицированные ядрышки; 3 – цитоплазма; 4 – желточная оболочка; 5 – фолликулярные клетки

Препарат представляет собой срез яичника лягушки, на котором видны ооциты на разных стадиях большого роста, располагающиеся ближе к просвету, и оогонии - близ поверхности яичника. Яйцеклетки лягушки мезолецитальные, а тип оогенеза - фолликулярный. При просмотре препарата необходимо найти и зарисовать половые клетки на разных стадиях развития. При большом увеличении можно увидеть, что у покоящихся оогониев - лопастное ядро, сетчатый хроматин, слабобазофильная цитоплазма. Между оогониями находятся префолликулярные клетки уплощенной или конусовидной формы. Из них потом разовьется фолликулярный эпителий. Ооциты первого порядка находятся на разных этапах роста. У молодых - базофильная вакуолизированная цитоплазма, у более зрелых - цитоплазма менее базофильная. Крупные ядра ооцитов

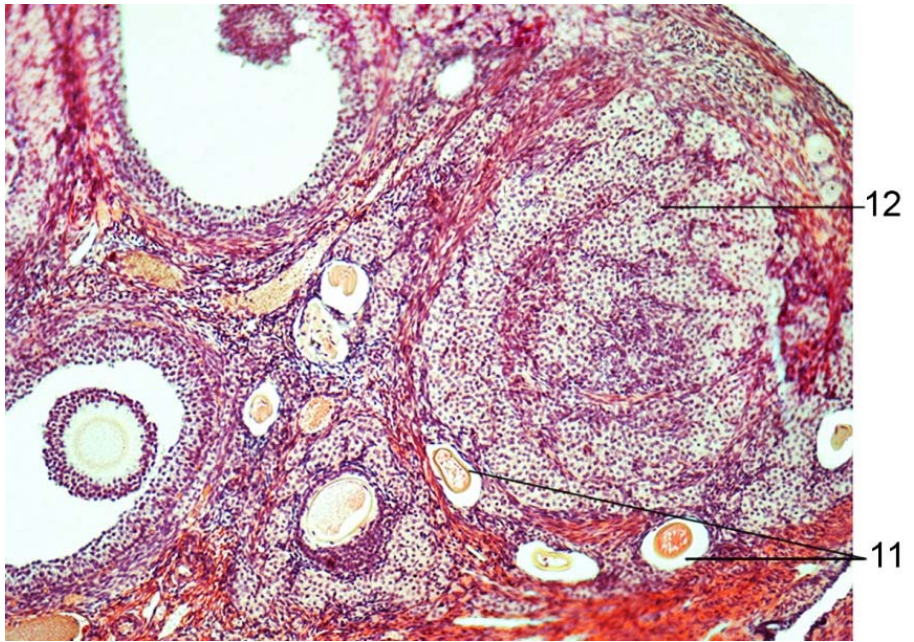
имеют неровные контуры, гомогенную кариоплазму и много ядрышек. К цитоплазматической мембране ооцитов примыкает первичная желточная оболочка, которая в свою очередь ограничивается слоем фолликулярных клеток.

Препарат 3: Яйцеклетка кошки (окраска гематоксилин – эозином)

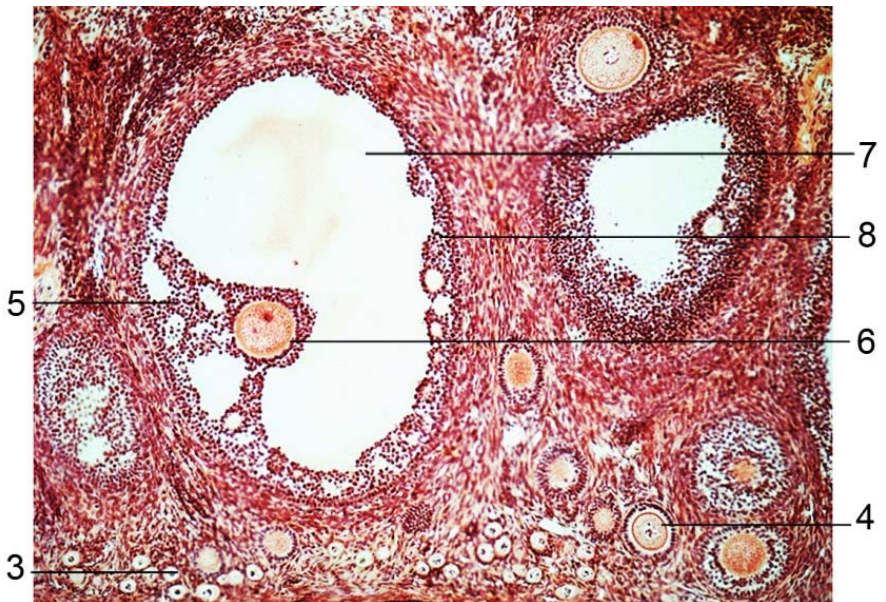


а) яичник кошки (план)

1 – поверхностный эпителий ; 2 – соединительнотканная строма; 3 – первичный фолликул; 4 – вторичный фолликул; 5 – третичный фолликул (граафов пузырек); 6 – овоцит; 7 – фолликулярная жидкость яйценосный бугорок; 8 – тека фолликула; 9 – мозговое вещество яичника; 10 – кровеносный сосуд



б) корковое вещество яичника
 11 - старое желтое тело; 12 - атретический фолликул



в) корковое вещество яичника
3 - первичный фолликул; 4 - вторичный фолликул; 5 - третичный фолликул (граафов пузырек); 6 - овоцит ; 7 - фолликулярная жидкость

Яичник млекопитающих - это плотный орган, содержащий соединительнотканную строму. Снаружи покрыт целомическим эпителием и белочной оболочкой и состоит из коркового и мозгового вещества. В корковом веществе располагаются яйцевые фолликулы с заключенными в них ооцитами на разных этапах роста. Яйцеклетки млекопитающих изолецитального типа, а тип гаметогенеза - фолликулярный.

Необходимо рассмотреть и зарисовать фрагмент коркового вещества на малом увеличении.

Самые мелкие фолликулы располагаются в поверхностных участках коркового вещества - это первичные фолликулы, имеющие оболочку из одного слоя фолликулярных клеток. Глубже располагаются вторичные и третичные фолликулы, отличающиеся количеством слоев фолликулярных клеток и появлением полости. Кроме того, наиболее зрелые фолликулы окружены соединительнотканной оболочкой - текой. В теке находятся капилляры, питающие фолликул. Между цитоплазматической мембраной и фолликулярными клетками видна оболочка, окрашенная в розовый цвет - первичная блестящая оболочка (*zona pellucida*). Эта оболочка пронизана отростками фолликулярных клеток (*corona radiata*). На более поздних этапах роста ооцита в толще фолликулярных клеток появляется щель, которая заполняется серозной 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.

Контрольные вопросы:

1. В чем заключаются отличия половых и соматических клеток?
2. Какие стадии характерны для оогенеза?
3. Какие изменения претерпевают клетки в ходе оогенеза?
4. Охарактеризуйте различные типы оогенеза и приведите примеры.
5. Перечислите функции вспомогательных клеток.
6. Что такое фолликул. Какие изменения он претерпевает в ходе развития?
7. Когда формируется желтое тело и какова его роль?
8. Перечислите основные отличия сперматогенеза и оогенеза.

Тема 4: ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Цель занятия: Получить представление об изменениях половых клеток в ходе процесса оплодотворения.

Задание:

1. Повторить теоретический материал, касающийся процесса оплодотворения и его механизмов.
2. Рассмотреть и зарисовать гистологические микропрепараты:
 - а) препарат 1: Оплодотворение у лошадиной аскариды (7Э);
 - б) препарат 2: Деление созревающих яйцеклеток лошадиной аскариды (6Э);
 - в) препарат 3: Синкарион в яйцеклетках лошадиной аскариды (8Э);
 - г) препарат 4: Дробление яйцеклеток лошадиной аскариды (9Э).

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; 2) активация яйцеклетки и

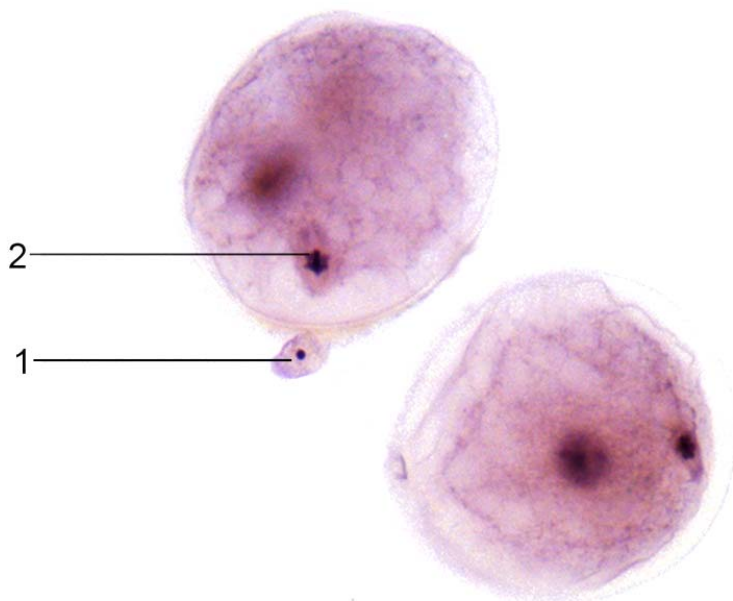
сперматозоида; 3) слияние генетического материала сперматозоида и яйцеклетки.

Контактному взаимодействию половых клеток предшествуют реакции, обеспечивающие их взаимное привлечение. Яйцеклетки и сперматозоиды выделяют химические вещества, участвующие в этом процессе. Такие вещества получили название *гамонов* (гормоны гамет). *Гиногамоны* - гормоны яйцеклеток, а *андрогамоны* - гормоны сперматозоидов. Известно два типа гамонов, воздействующих на поведение сперматозоидов, - гиногамон 1 (активирует движение сперматозоидов) и гиногамон 2 (активирует агглютинацию сперматозоидов на поверхности яйца). Сперматозоиды выделяют два типа гамонов - андрогамон 1 (угнетает подвижность сперматозоидов) и андрогамон 2 (способствует реакции агглютинации).

При контакте половых клеток происходит их взаимная активация, которая со стороны сперматозоида выражается в развитии *акросомной реакции*, а со стороны яйцеклетки в *кортикальной реакции* или «*реакции зоны*». После проникновения сперматозоида в яйцеклетку его ядро преобразуется в мужской пронуклеус, а ядро яйцеклетки в женский пронуклеус. При этом происходит набухание ядра и разрыхление хроматина. При сближении ядер формируется *синкарион*, а при их слиянии - *зигота*, которая в дальнейшем подвергается процессу дробления.

Ход работы

Препарат 1: **Оплодотворение у лошадиной аскариды**
(окраска железным гематоксилином)



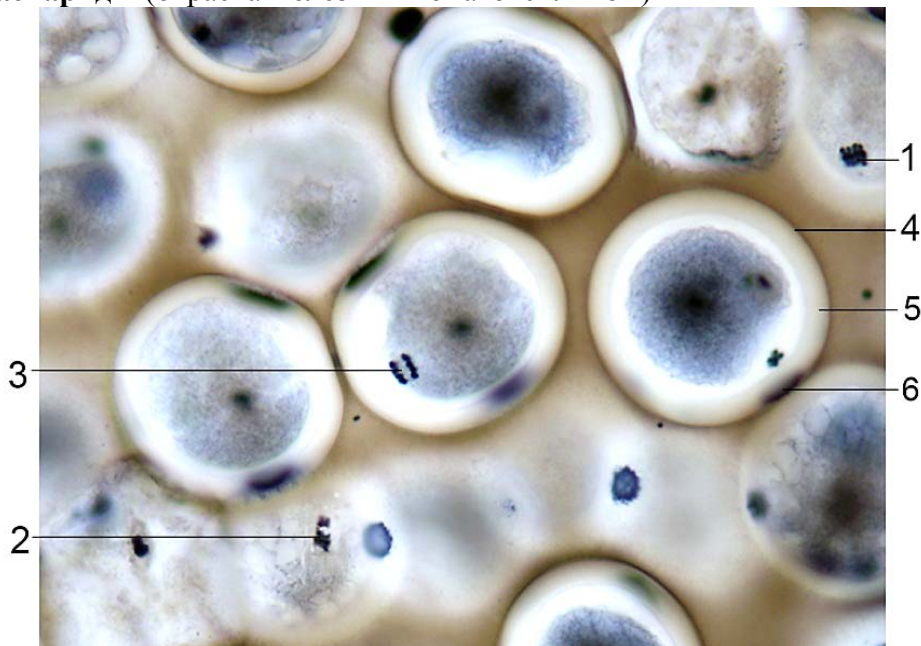
1 - сперматозоид на поверхности ооцита

2 – ядро ооцита

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: Деление созревания яйцеклетки лошадиной аскариды (окраска железным гематоксилином)

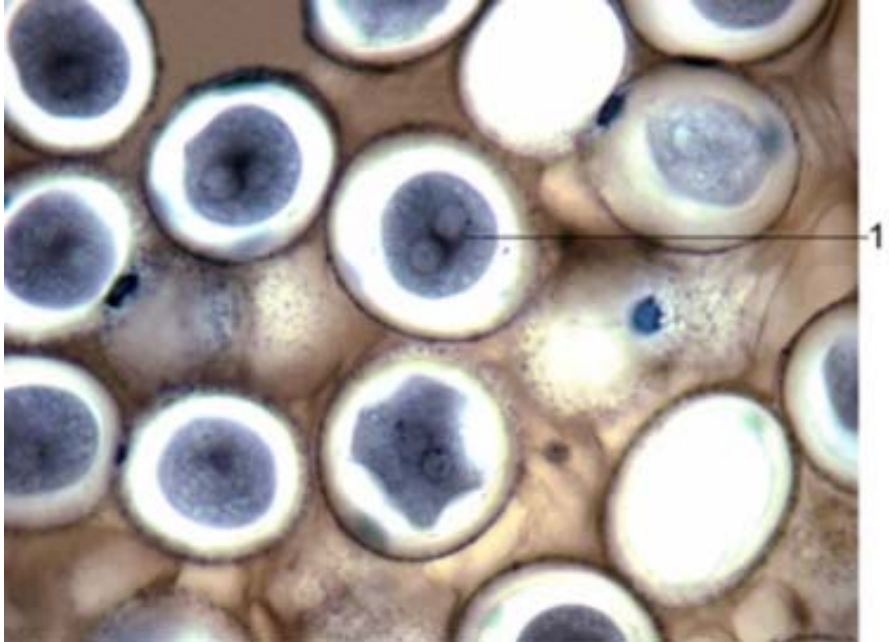


- 1 - профаза первого деления
- 2 - расхождение хромосом в анафазе первого деления
- 3 - расхождение хромосом в анафазе второго деления
- 4 - оболочка оплодотворения
- 5 - перивителлиновое пространство
- 6 - редукционное тельце

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.

При первом делении созревания в ооците первого порядка виден сперматозоид в виде тельца с неясными контурами, а в хромосомах женского ядра видны хроматиды. В метафазе первого деления хромосомная структура женского ядра представлена двумя тетрадами, образованными попарносближенными гомологичными хромосомами. В анафазе первого деления гомологичные хромосомы лежат на некотором расстоянии друг от друга: две хромосомы от двух тетрад, состоящие из двух половинок находятся под плазмалеммой, а две другие хромосомы (тоже двойные) лежат в периферической части цитоплазмы. В метафазе второго деления созревания в цитоплазме ооцита второго порядка наблюдается хромосомная структура, называемая диадой, а в перивителлиновом пространстве - первое редукционное тельце, отделившееся в результате первого деления. В анафазе второго деления мейоза видна хромосомная структура, в которой от каждой диады одна хроматида остается в зрелой клетке (яйцеклетке), а другая отщепится во второе редукционное тельце. При этом первое тельце сморщивается, разделяется на два и оказывается прижатым к оболочке яйца. Сперматозоид в это время начинает преобразовываться в мужской пронуклеус.

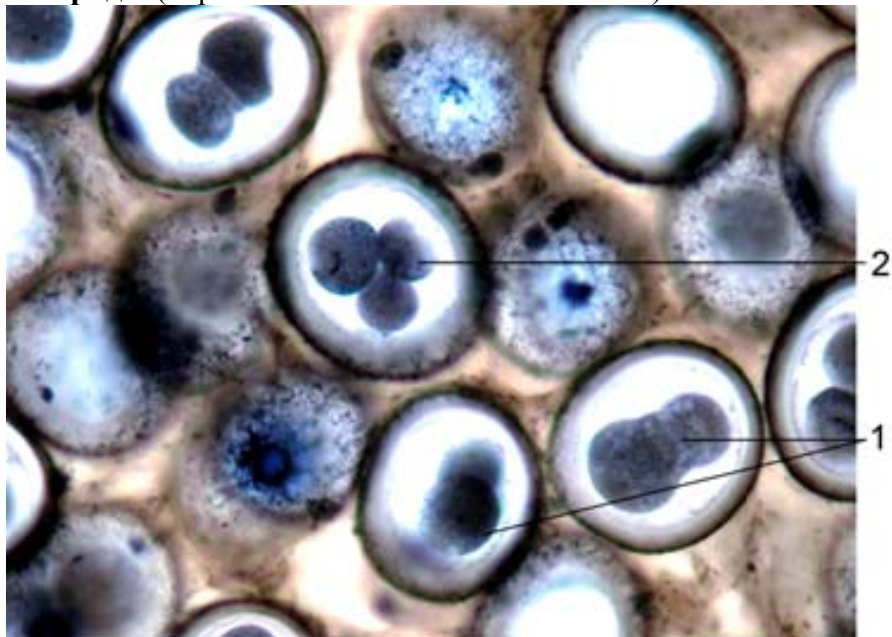
Препарат 3: Синкарион в яйцеклетках лошадиной аскариды (окраска железным гематоксилином)



1 - соприкасающиеся пронуклеусы

На малом увеличении в матке аскариды видно значительное количество яйцеклеток. Необходимо найти и зарисовать яйцеклетки, в которых завершился процесс делений созревания. Их цитоплазма содержит два пронуклеуса - ядра мужской и женской половых клеток с гаплоидным набором хромосом. В некоторых яйцеклетках происходит процесс митотического деления, который можно различить по наличию хромосомных структур характерных для различных стадии деления.

Препарат 4: Дробление яйцеклеток лошадиной аскариды (окраска железным гематоксилином)



1 - стадия 2 - х бластомеров
2 - стадия 4 - х бластомеров

Дробление у аскариды полное, почти равномерное, билатерально - симметричное и имеет детерминированный характер. На малом увеличении хорошо видны зародыши на стадии 2-х и 4-х бластомеров. Необходимо найти и зарисовать начальные этапы дробления.

Контрольные вопросы:

1. Что такое оплодотворение?
2. Из каких стадий складывается процесс оплодотворения?
3. Опишите механизмы дистантного взаимодействия гамет.
4. В чем заключается акросомная реакция сперматозоида?

5. Каким образом реагирует яйцеклетка на проникновение сперматозоида (особенности у различных животных)?
6. Что такое синкарион?
7. Дайте характеристику партеногенеза и приведите примеры.

Тема 5: РАЗВИТИЕ ЛАНЦЕТНИКА

Цель занятия: Изучить стадии эмбрионального развития на примере ланцетника.

Задание:

1. Повторить теоретический материал, касающийся стадий эмбрионального развития (дробление, гастрюляция, нейруляция, органогенез).
2. Ознакомиться с особенностями эмбриогенеза ланцетника по муляжам и таблицам.
3. Зарисовать стадии эмбрионального развития ланцетника.

Дробление - это процесс последовательных митотических делений зиготы, характеризующихся высокой скоростью и отсутствием стадии роста в жизненном цикле бластомеров. Характер дробления зависит от типа яйцеклетки. Олиго - и мезолецитальные яйцеклетки дробятся полностью - голобластическое дробление. Для полилецитальных яйцеклеток характерен меробластический тип дробления, при котором дробится только часть цитоплазмы свободной от желтка. В результате такого деления формируется бластула, строение которой в значительной степени определяется типом дробления.

Гастрюляция - это процесс образования зародышевых листков (экто -, мезо - и энтодерма). В случае двухслойных организмов образуется только экто - и энтодерма. В природе существует большое разнообразие типов гастрюляции. Это в значительной степени определяется типом бластулы.

Нейруляция - это начальный этап органогенеза, результатом которого является формирование осевых органов - нервной трубки, хорды и вторичной кишки. Зародыш на стадии нейруляции называется нейрула.

Органогенез - это процесс образования органов и тканей. Результатом органогенеза может быть формирование животного, обладающего всеми основными признаками взрослого организма - *прямое развитие*. Существуют организмы, эмбриональное развитие которых заканчивается формированием личинки, имеющей специальные личиночные органы, отсутствующие во взрослом состоянии - *непрямое развитие (метаморфоз)*.

Ланцетник - хордовое, вторичноротое, бесчерепное животное. Все стадии развития были детально изучены А.А Ковалевским.

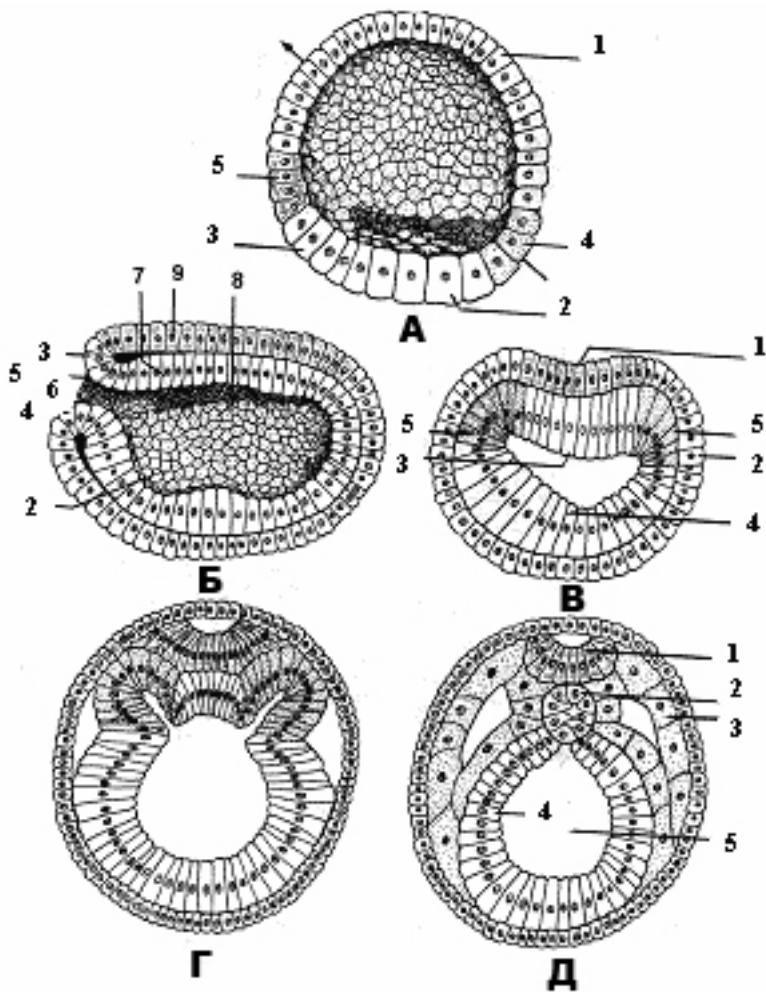
Яйцеклетка ланцетника изолецитального и олиголецитального типа. Такая яйцеклетка характеризуется малым количеством желтка, равномерно распределенным по цитоплазме. Дробление полное, равномерное и радиальное. Происходит последовательное удвоение числа бластомеров - 2, 4, 8, 16 и т.д. В результате дробления возникает целобластула, которая характеризуется большой полостью (*бластоцель*) и однослойной бластодермой.

Гастрюляция ланцетника осуществляется путем инвагинации. При этом происходит вворачивание вегетативной части бластодермы в бластоцель, которое заканчивается слиянием анимального и вегетативного пластов с образованием двухслойного зародыша - гастрюлы. Наружный пласт клеток - эктодерма, внутренний - энтодерма. Внутри гастрюлы имеется полость - *гастроцель*. Гастрюла поворачивается на бок и вытягивается в длину. Отверстие, ведущее в гастроцель - бластопор или первичный рот, в дальнейшем преобразуется в анальное отверстие, а на противоположном конце тела прорвется вторичный рот.

Далее гастрюла начинает претерпевать изменения, приводящие к образованию осевых органов. Все начинается с изменений клеток на спинной стороне тела. Они начинают прогибаться, формируя нервный желобок, края которого постепенно приближаются друг к другу и сливаются. Таким образом, формируется нервная трубка. Далее начинает преобразовываться внутренний пласт клеток, который содержит в себе материал хорды, мезодермы и вторичной кишки. Выделение этих зачатков происходит одновременно. Мезодерма обособляется по бокам от хорды в виде карманов, а затем врастает между экто - и энтодермой. Два мезодермальных листка срастаются под кишечной трубкой. После обособления происходит процесс дифференцировки мезодермы - выделяются сомиты и спланхнотомы. Между двумя листками спланхнотомов формируется вторичная полость тела - *целом*.

Ход работы

Стадии эмбрионального развития ланцетника (по: И.В. Алмазов, Л.С. Сутулов, 1978)



А - бластула; предполагаемые эмбриональные зачатки. 1 - кожная эктодерма; 2 - кишечная энтодерма; 3 - материал хорды; 4 - материал мезодермы; 5 - нейральная эктодерма.

Б - гастрюла; 2 - кишечная энтодерма; 3 - дорсальная губа бластопора; 4 - вентральная губа бластопора; 5 - боковая губа бластопора; 6 - бластопор; 7 - материал хорды; 8 - материал мезодеры; 9 - нейральная эктодерма.

В - обособление материала нервной трубки; 1 - нейральная эктодерма; 2 - кожная эктодерма; 3 - гастрюль; 4 - кишечная энтодерма; 5 - зачаток мезодермы.

Г - обособление материала хорды, мезодермы и вторичной кишки;

Д - формирование хорды и вторичной кишки; 1 - нервная трубка; 2 - хорда; 3 - мезодерма; 4 - кишечная энтодерма; 5 - полость вторичной кишки.

Контрольные вопросы:

1. Дайте характеристику процесса дробления и его механизмов.
2. Что такое гастрюляция? Каковы ее механизмы?
3. Сформулируйте положения теории о трех зародышевых листках.
4. Опишите процесс формирования осевых органов.
5. Охарактеризуйте процессы дробления, гастрюляции и нейруляции ланцетника.

Тема 6: РАЗВИТИЕ АМФИБИЙ

Цель занятия: Ознакомиться с ранними этапами эмбрионального развития амфибий.

Задание:

1. Рассмотреть эмбриональное развитие амфибий, используя муляжи и таблицы
2. Рассмотреть микропрепараты:
 - а) препарат 1: Дробление яйца лягушки (10Э);
 - б) препарат 2: Бластула лягушки (11Э);
 - в) препарат 3: Гастрюла лягушки (12Э);
 - г) препарат 4: Нейрула лягушки (13Э)

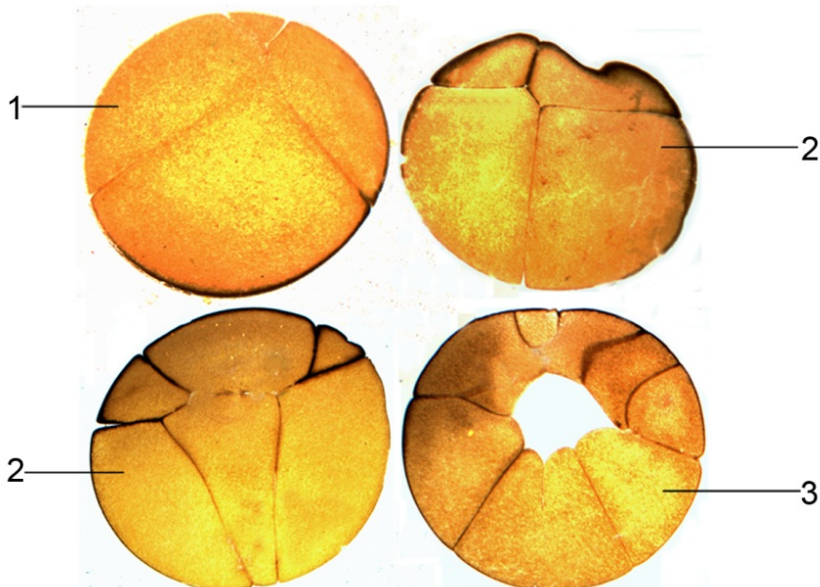
Амфибии, как и ланцетник относятся к группе *анамний*, эмбриональное развитие которых проходит во внешней водной среде. Яйцеклетка амфибий характеризуется наличием большого количества желтка сосредоточенного на вегетативном полюсе. Это мезолецитальный или *умеренно телолецитальный* тип

яйцеклетки. Дробление амфибий полное, но неравномерное в связи с большим количеством желтка. В ходе радиального дробления образуются бластомеры разных размеров (микромеры на анимальном полюсе, и макромеры на вегетативном полюсе). В результате дробления формируется неравномерная целобластула (амфибластула). Гастрюляция у амфибий протекает достаточно сложно, так как сочетаются несколько типов движения клеток - инвагинация, инволюция и эпиболия. Путем инвагинации и инволюции перемещаются энто- и мезодермальные клетки, а путем эпиболии - эктодермальные. В ходе гастрюляции образуется бластопор (первичный рот), имеющий вид кольца. Края бластопора называются губами: верхняя - дорсальная, нижняя - вентральная, а две боковые - латеральные. Процесс нейруляции у амфибий начинается с появления нервной пластинки, которая затем превращается в нервную трубку и первичный мозг. Под нервной трубкой происходит образование хорды из хордомезодермы и вторичного кишечника из энтодермы.

Для амфибий характерно не прямое развитие, поэтому результатом эмбрионального развития является формирование личинки, которая преобразуется во взрослое животное в ходе метаморфоза.

Ход работы

Препарат 1: Дробление яйца лягушки (окраска гематоксилин – пикрофуксином)



1 – стадия 4-х бластомеров

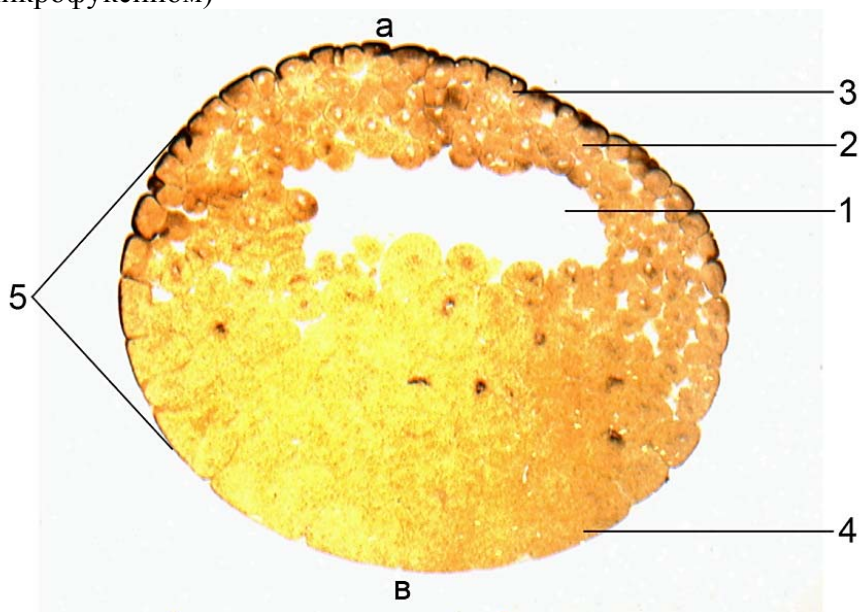
2 - стадия 8-ми бластомеров

3 – стадия 16-ти бластомеров

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 гематоксилин – пикрофуксином)

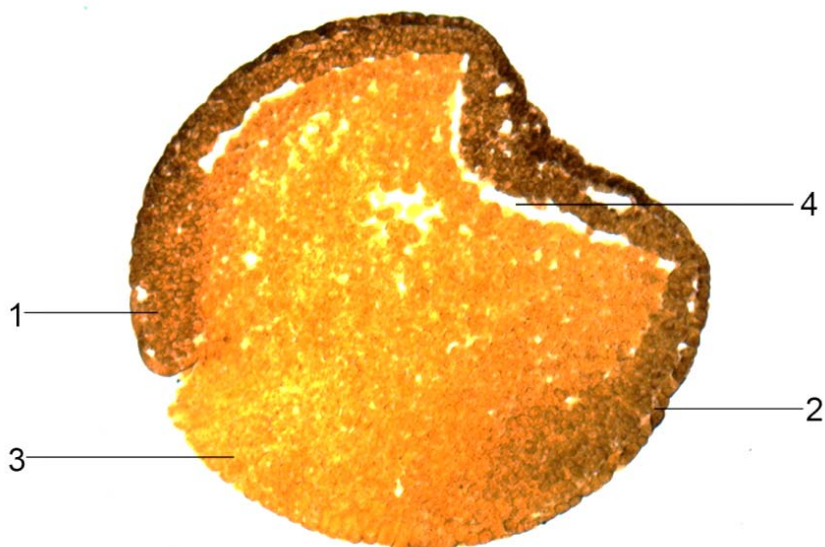


- а - анимальный полюс
- в - вегетативный полюс
- 1 - бластоцель
- 2 - бластомер
- 3 - крыша бластулы
- 4 - дно бластулы
- 5 - бластодерма

При малом увеличении в бластуле видна многослойная бластодерма и бластоцель, которая из-за неравномерности

дробления смещена к анимальному полюсу. На анимальном полюсе располагаются маленькие пигментированные клетки, которые утрачивают округлую форму и плотно прилежат друг к другу по типу эпителиальных – это крыша бластулы. Обычно она состоит из 1 - 3 слоев клеток. Вегетативная часть бластулы - дно - представлена крупными клетками с большим содержанием желтка. Между анимальными и вегетативными частями располагается экваториальная (краевая) зона. Здесь стенка бластулы образована blastomeres средней величины, содержащими небольшое количество пигментных зерен и желточных включений.

Препарат 3: **Гастроула амфибий** (сагиттальный срез)
(окраска гематоксилин – пикрофуксином)

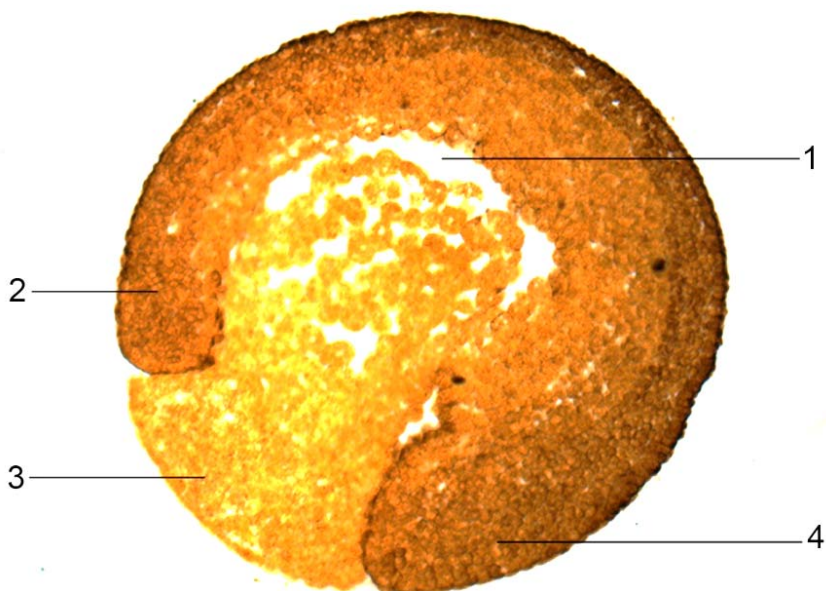


а) средняя гастрюла

1 – дорсальная губа бластопора; 2 – вентральная губа бластопора;
3 – желточная пробка; 4 – гастрюцель

На данном препарате представлен срез зародыша в стадии средней или поздней гастрюлы. На срезе средней гастрюлы

отчетливо видна дорсальная губа бластопора, возникшая вследствие удлинения и углубления серповидной бороздки. Дорсальная губа ведет в полость первичной кишки (архентерон) - гастроцель, которая на этой стадии еще слабо выражена. Крыша гастроцеля образована подвернувшимся через дорсальную губу бластопора материалом серого серпа, представляющим зачаток хорды. Дно первичной кишки образовано клетками вегетативного полюса бывшей бластулы. В этой области формируется вентральная губа бластопора. На данном препарате может быть видна бластоцель, которая постепенно будет вытесняться формирующейся гастроцелью.



б) поздняя гастрюла
поздняя гастрюла

1 – гастроцель; 2 - дорсальная губа бластопора; 3 - желточная пробка ;
4 - вентральная губа бластопора

На срезе поздней гастрюлы лягушки видно, что по мере гастрюляции гастрюцель все увеличивается в размерах, а бластоцель наоборот, уплощается и в виде узкой щели смещается к периферии. Дорсальная губа бластопора хорошо различима и ведет в обширную гастрюцель.

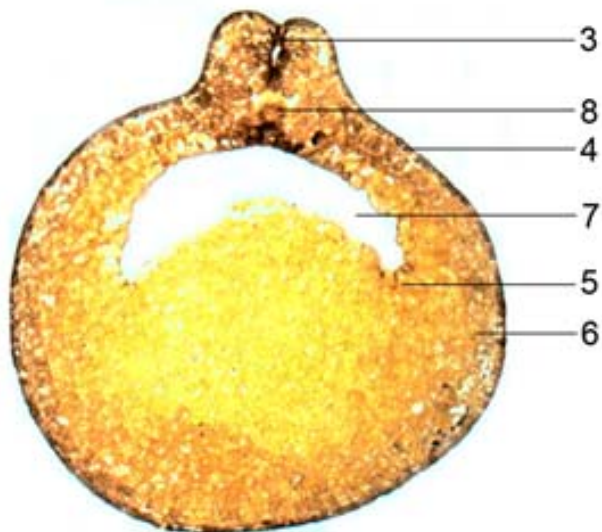
На дорсальной стороне гастрюлы располагается материал будущей нервной пластинки, а подвернувшийся через дорсальную губу бластопора - материал хорды.

В отличие от ланцетника, у амфибий одновременно с образованием экто-, энтодермы происходит и обособление мезодермы перемещением материала боковых частей серого серпа через латеральные губы бластопора (на срезе не попадают). Мезодермальный зачаток сразу распределяется между экто- и энтодермой. На данном этапе вентральная губа бластопора хорошо выражена. Между дорсальной и вентральной губами на срезе видна желточная пробка - клеточный материал, заканчивающий процесс перемещения в ходе гастрюляции.

Препарат 4: **Нейрула лягушки (поперечный срез)**
(окраска гематоксилин – эозином)



а) ранняя нейрула



б) поздняя нейрула
1 - нервный желобок

- 2 - гастроцель
- 3 - нервная трубка
- 4 - эктодерма
- 5 - энтодерма
- 6 - мезодерма
- 7 - полость вторичного кишечника
- 8 – хорда

При просмотре необходимо ориентировать срез спинной стороной кверху и изучить при малом увеличении. В ранней нейруле эктодерма на спинной стороне несколько утолщена, образует нервную пластинку, края которой приподнимаются в виде складок - нервных валиков. Нервная пластинка прогибается, принимая вид желобка, а нервные валики сближаются друг с другом. В цитоплазме клеток нервной пластинки и нервных валиков обнаруживаются пигментные зерна и небольшое количество желточных включений. Остальная часть эктодермы является кожей. Она в основном однослойна, образована мелкими темноокрашенными клетками кубической формы, цитоплазма содержит пигментные зерна. Под нервным желобком находится хорда, состоящая из плотно расположенных 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 клеток, относящихся к кишечной энтодерме. 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.

Контрольные вопросы:

1. Дайте характеристику процесса дробления амфибий. Объясните, каким образом строение яйцеклетки определяет тип дробления.

2. Охарактеризуйте процесс гастрюляции амфибий.

3. Какие особенности характерны для нейрулы амфибий?

4. Охарактеризуйте процессы метаморфоза амфибий и его механизмы.

Тема 7: РАЗВИТИЕ ПТИЦ

Цель занятия: Ознакомиться с ранними этапами эмбрионального развития амниот на примере куриного зародыша.

Задание:

1. Рассмотреть развитие куриного эмбриона, используя муляжи и таблицы.

2. Рассмотреть и зарисовать микропрепараты:

а) препарат 1: Первичная полоска. Зародыш цыпленка.(14Э);

б) препарат 2: Зародыш с хордальным выростом.(17Э);

в) препарат 3: Тотальный препарат зародыша курицы на стадии поздней нейрулы.(18Э);

г) препарат 4: Сомиты, хорда и нервная трубка.(15Э);

д) препарат 5: Туловищная и амниотическая складки.(16Э).

е) препарат 6: Поперечный разрез зародыша курицы 96 часов инкубации.(20Э)

3. Сформулировать основные особенности эмбрионального развития амниот на примере куриного зародыша.

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, сероза, желточный мешок и аллантаис.

Яйцеклетка птиц относится к телолецитальному и телолецитальному типу, поэтому дробление у них

меробластическое (частичное). Этот этап эмбрионального развития проходит во время движения зародыша по яйцеводу. В результате дробления формируется дискобластула, клетки которой не содержат желтка. В центральной части зародышевого диска клетки располагаются плотнее - это область зародышевого щитка. Часть клеток из этой области мигрирует в подзародышевую полость, в результате чего клеточный пласт делится на эпибласт и гипобласт. Гипобласт остается в составе желточного мешка, а в эпибласте происходит процесс гаструляции. Гаструляция начинается с перемещения клеток двумя потоками сначала к заднему полюсу, затем к переднему. Таким образом, формируется первичная полоска, в центре которой - первичная бороздка (бластопор)-12-14 часов инкубации. На переднем конце первичной полоски есть расширение - гензеновский узелок. Клетки перемещаются через первичную бороздку и гензеновский узелок путем иммиграции. К 16 часам инкубации спереди от гензеновского узелка отчетливо видна структура, называемая хордальный отросток (зачаток будущей хорды). Клетки хордомезодермы вместе с гензеновским узелком перемещаются к заднему полюсу, распределяясь по всей длине зародыша. Над хордомезодермой располагается материал нервной пластинки, который в результате индукционных влияний хордомезодермы формирует нервную трубку. Процесс образования хорды, нервной трубки и вторичной кишки называется нейруляция. В ходе нейруляции происходит дифференцировка мезодермы на следующие части: а) сомиты, располагающиеся справа и слева от нервной трубки; б) нефротомы (сегментные ножки); в) спланхнотомы (латеральные пластинки). Сомиты и нефротомы представляют собой сегментированную часть мезодермы. В сомитах различают дерматом, миотом, склератом. Из нефротомов развиваются эпителиальные зачатки почек и гонад. Спланхнотомы не сегментируются, а расслаиваются на два листка - париетальный и висцеральный, между которыми формируется целомическая полость. Из спланхномезодермы происходит образование эпителия серозных оболочек -

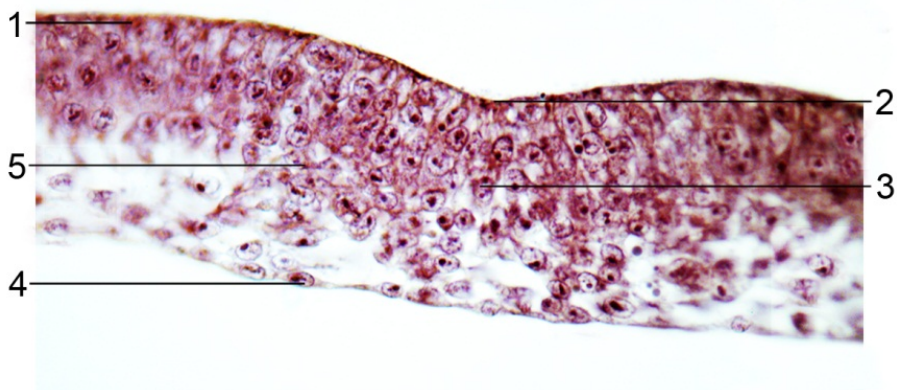
брюшины, плевры, перикарда. Из мезенхимы развивается кровь и лимфа, кроветворные органы, сосуды, соединительная ткань, гладкая мышечная ткань. Из энтодермы образуется эпителий кишечной трубки, дыхательных путей и легких. Из внезародышевой экто-, энто-, мезодермы формируются провизорные органы.

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. Первой формируется передняя кишка в связи с развитием головной складки, которая направляется под зародыш, отделяя его от желтка. Аналогичным образом происходит закладка задней кишки в результате образования подхвостовой складки. Средняя 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.

Ход работы

Препарат 1: Первичная полоска. Зародыш цыпленка (поперечный срез) (окраска гематоксилин – эозином)

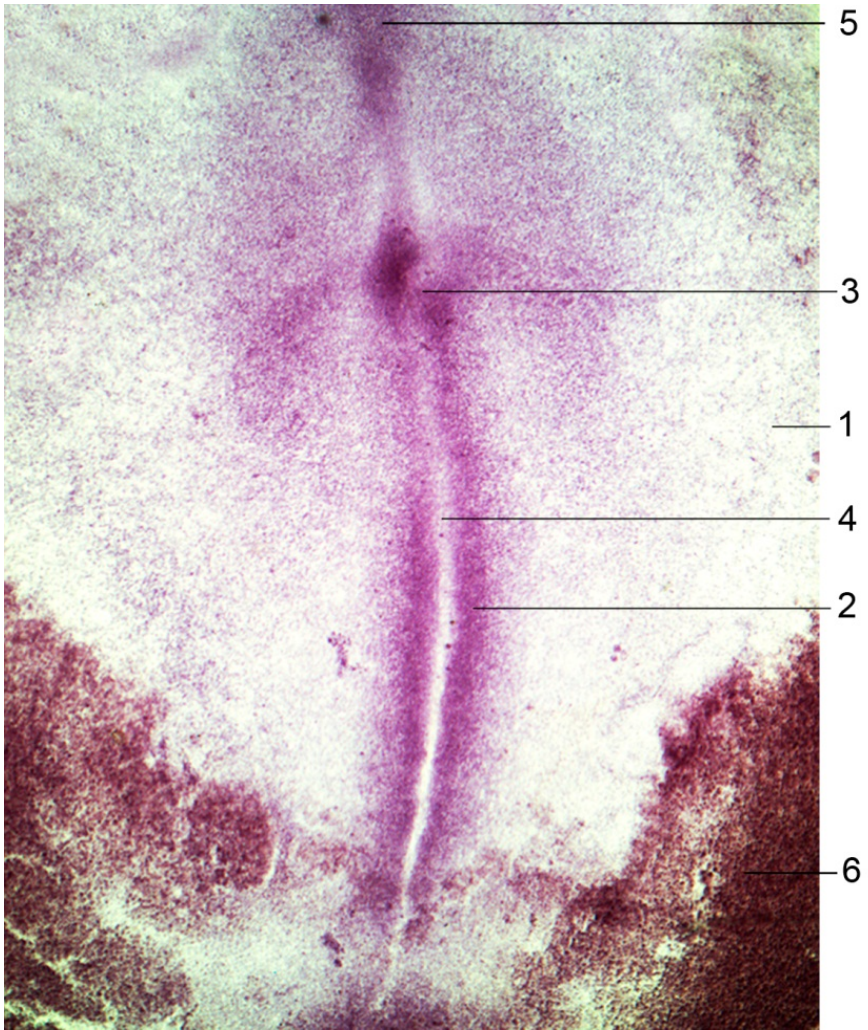


1 – эктодерма; 2 - первичная бороздка ; 3 – хордомезодерма; 4 – энтодерма; 5 – мезодерма

При малом увеличении срез представляет собой тонкую полоску с утолщением в ее средней части - это и есть область первичной полоски. Надо ориентировать объект так, чтобы широкий клеточный слой с небольшим углублением располагался сверху.

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 полоски. Скопление клеток вверху - это первичная полоска, а углубление в ней - первичная бороздка. Клетки в области первичной бороздки располагаются рыхло и имеют булавовидную форму. По обе стороны от первичной полоски 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: Зародыш с хордальным выростом (тотальный препарат) (окраска гематоксилином)



- 1 - светлое поле (area pellucida)
- 2 - первичная полоска
- 3 - гензеновский узелок
- 4 - первичная бороздка
- 5 - головной (хордальный) отросток
- 6 - темное поле (area opaca)

При малом увеличении нужно ориентировать препарат широкой светлой частью зародышевого бластодиска кверху. Эта часть соответствует переднему концу зародыша. Внутренняя

часть бластодиска отделена от желтка подзародышевой полостью – это светлое поле (area pellucida). Наружная часть бластодиска более темная налегает на желток - это темное поле (area opaca). По средней линии светлого поля от заднего суженного конца к переднему широкому тянется первичная полоска, образующая на переднем конце расширение - гензеновский узелок (12 часов инкубации). Через 16 часов инкубации в центральной части первичной полоски появляется светлый желобок - первичная бороздка, переходящая в области гензеновского узелка в первичную ямку. Эти два углубления образовались вследствие миграции клеток. Через боковые края первичной бороздки происходила миграция клеток в латеральном направлении под эктодерму. Так образовался средний зародышевый листок - мезодерма. На данных препаратах закладка мезодермы просвечивает в виде боковых теней около первичной полоски и гензеновского узелка. Через передний край первичной ямки вперед и также под эктодерму мигрировали клетки хордомезодермы (головной отросток), которые видны в виде продольной тени впереди от гензеновского узелка.

Препарат 3: Тотальный препарат зародыша курицы на стадии поздней нейрулы (окраска гематоксилином)



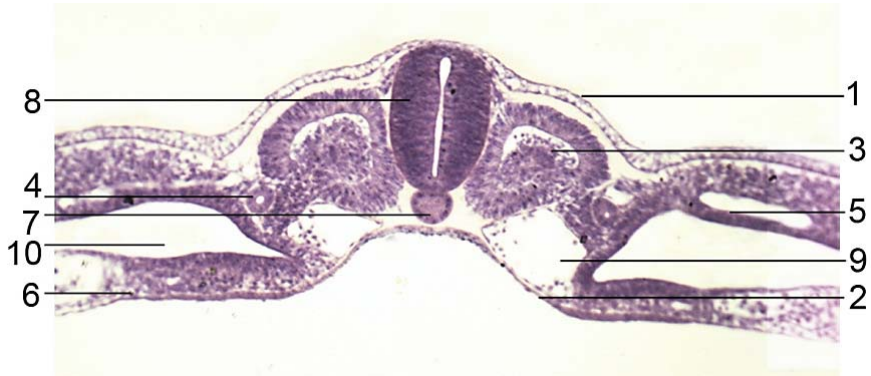
1 - мозговой пузырь; 2 - глазной пузырь; 3 - зачаток сердца; 4 - головная складка; 5 - спинной мозг; 6 - сомиты

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 агеа ораса. 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.

Препарат 4: Сомиты, хорда и нервная трубка (поперечный разрез) (окраска гематоксилином)



1 – эктодерма; 2 – энтодерма; 3 – сомиты; 4 – нефротом (вольфов канал);
5 – париетальный листок спланхнотома; 6 – висцеральный листок спланхнотома; 7 – хорда; 8 – нервная трубка; 9 – кровеносный сосуд (дорсальная аорта);
10 – целом .

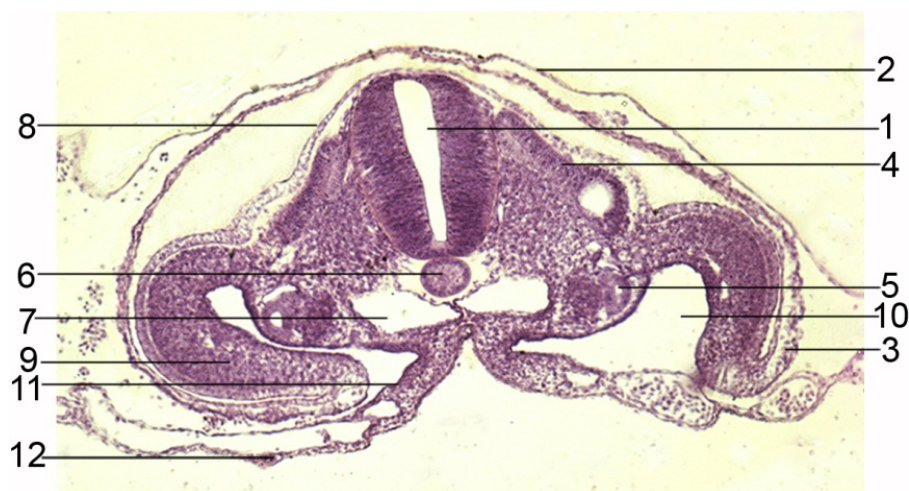
На малом увеличении необходимо ориентировать объект так, чтобы нервная трубка, имеющая форму овала с щелевидной полостью, оказалась сверху. Под нервной трубкой располагается хорда. По бокам от нервной трубки и хорды отчетливо видны сомиты, нефротомы и спланхнотомы. Париетальный листок спланхнотома обращен к эктодерме, а висцеральный - к энтодерме. Между листками спланхнотома находится вторичная полость тела - целом. Сомиты к этому времени дифференцируются на дерматом, миотом и склератом. В области нефротома проходит вольфов канал - выводной проток выделительной системы. Средняя кишка зародыша еще не замкнута, поэтому кишечная энтодерма постепенно переходит в желточную энтодерму (внезародышевая часть энтодермы). Периферический внезародышевый материал эктодермы, энтодермы и спланхнотов в дальнейшем будет формировать

туловищные и амниотические складки, а так же стенку желточного мешка.

Препарат 5: Туловищная и амниотическая складки (поперечный срез) (окраска гематоксилином)



а) начало образования амниотических складок



б) слияние амниотических складок

1 – нервная трубка; 2 – амниотическая складка; 3 – туловищная складка;
4 – сомит; 5 – вольфов канал; 6 – хорда; 7 – дорсальная аорта; 8 – эктодерма;

9 – париентальный спланхнотом; 10 – целом; 11 – висцеральный спланхнотом; 12 - энтодерма

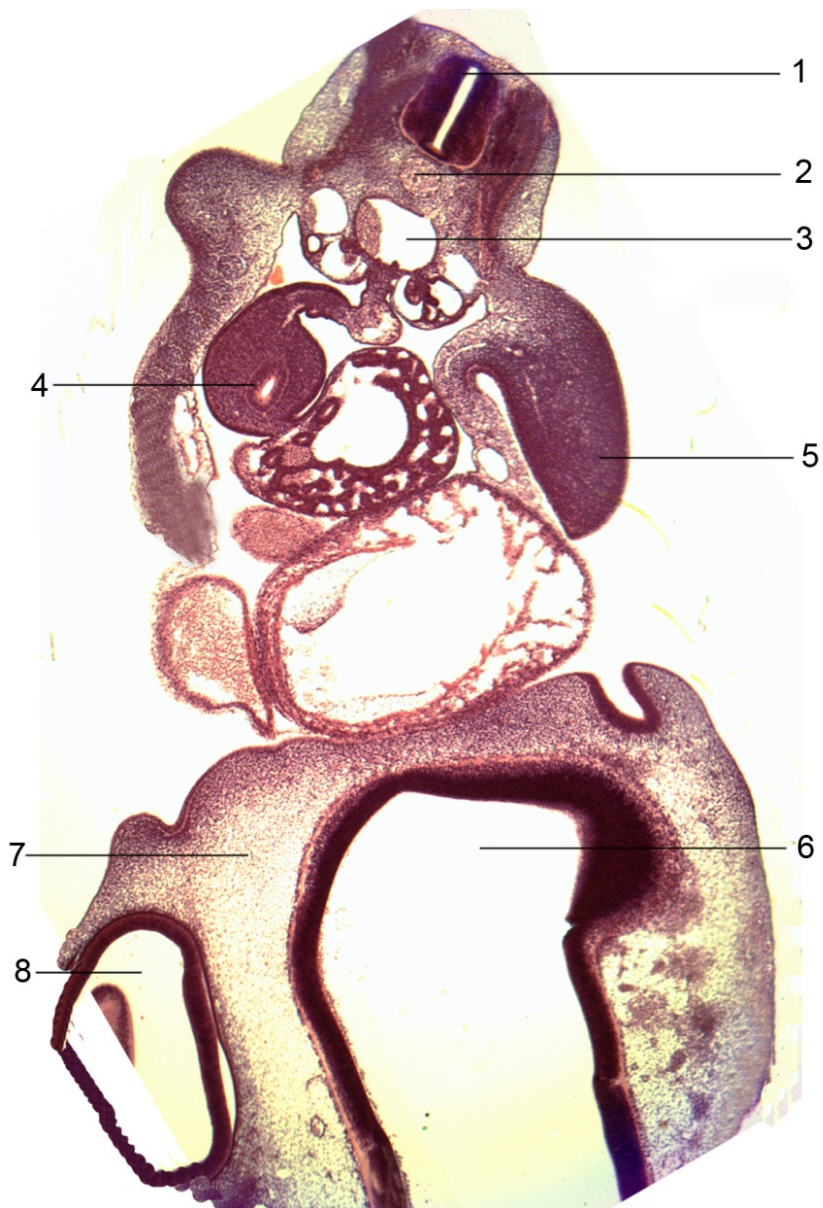
На данном препарате видны те же самые структуры, что и на предыдущем. Кроме того, здесь присутствуют туловищные и амниотические складки. Благодаря образованию туловищных складок зародыш приподнимается над желтком. Эти складки как бы вырастают под зародыш. Амнион образуется в виде складок (амниотические) внезародышевой эктодермы и париетального листка мезодермы. Первой появляется головная складка амниона, которая растет назад над головой зародыша, одевая его в виде капюшона (стадия 12 - 15 пар сомитов). 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 и амнион, и между ними располагается внезародышевая целомическая полость - экзоцелом.

По мере развития серозная оболочка срастается еще с одной внезародышевой оболочкой - аллантаисом и образуется хориоаллантаис. Аллантаис образуется как вырост задней кишки зародыша. Снаружи он покрыт мезодермой, под которой лежит энтодерма

Препарат 6: Поперечный разрез зародыша курицы 96 часов инкубации. (окраска гематоксилином)

На данном препарате можно увидеть различные органы куриного эмбриона в зависимости от направления среза. В случае попадания в срез головной части эмбриона, хорошо просматриваются мозговые и глазные пузыри, а так же нервная трубка, спинная аорта, сердце. В случае более каудально направленного среза, различимы органы мочеполовой системы (закладки половых желез, почек) и кишечная трубка.



1 – нервная трубка (уровень спинного мозга); 2 – хорда; 3 – аорта; 4 – сердце; 5 – туловищная складка; 6 – полость мозгового пузыря; 7 – мезенхима; 8 – зачаток глаза

Контрольные вопросы:

1. Какие животные относятся к группе амниот?
2. Какой тип дробления характерен для птиц. Каковы его особенности?
3. Каким образом осуществляется у птиц гастрюляция и нейруляция?
4. Какие мезодермальные зачатки обособляются в ходе нейруляции?

Тема 8: РАЗВИТИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Цель занятия: Изучить особенности эмбрионального развития млекопитающих и человека.

Задание:

1. Рассмотреть стадии эмбрионального развития млекопитающих, используя натуральные препараты, муляжи и таблицы.
2. Рассмотреть и зарисовать микропрепараты:
 - а) пуповина свињи (25Э);
 - б) сагиттальный срез зародыша крысы (21Э);
3. На основании пройденного материала сформулировать основные особенности эмбрионального развития млекопитающих.

Низшие млекопитающие имеют яйцеклетки телolecитального типа. Их эмбриональное развитие сходно с развитием рептилий и птиц. Высшие млекопитающие характеризуются наличием яйцеклетки изолецитального типа. Развитие происходит внутри материнского организма. Дробление зиготы млекопитающих является одним из самых медленных (каждое от 12 до 24 ч.). Первое дробление приводит к образованию 2-х бластомеров, один из которых делится меридианально, другой экваториально. Такой тип дробления называется чередующимся. На стадии 16 бластомеров происходит компактизация, что приводит к образованию клеток

трофобласта (наружный пласт клеток) и эмбриобласта (внутренняя клеточная масса). По мере дробления зародыш перемещается по маточной трубе. В результате асинхронного дробления образуется бластоциста, которая к моменту своего образования достигает матки. По окончании дробления зародыш начинает имплантироваться в стенку матки. При этом наблюдается разрастание трофобласта, причем часть клеток нормально делятся, образуя клеточный трофобласт, а часть образует синцитиальный трофобласт. Параллельно происходят изменения в эмбриобласте. Клетки эмбриобласта расслаиваются с образованием эпибласта и гипобласта. Гипобласт формирует энтодерму желточного мешка, а эпибласт дает начало зародышевому эпибласту и амниотической эктодерме. Затем в области зародышевого эпибласта начинается процесс гаструляции с образования первичной полоски. В целом процесс гаструляции происходит сходно с рептилиями и птицами. В результате миграции происходит образование 3-х зародышевых листков. Часть мезодермальных клеток устремляется в область провизорных органов, образуя сосудистую сеть. Вростание сосудов в трофобласт приводит к образованию *хориона*, который в совокупности со стенкой матки составляет *плаценту*.

Существует несколько типов плацент:

эпителиохориальная - ворсинки хориона соприкасаются со слизистой матки,

десмохориальная - ворсинки хориона внедряются в стенку матки и соприкасаются с соединительной тканью,

эндотелиохориальная - ворсинки хориона контактируют со стенкой сосуда,

гемохориальная - ворсинки хориона омываются кровью матери.

Помимо плаценты у млекопитающих формируются и другие провизорные органы - амнион, желточный мешок, аллантаоис.

Ход работы

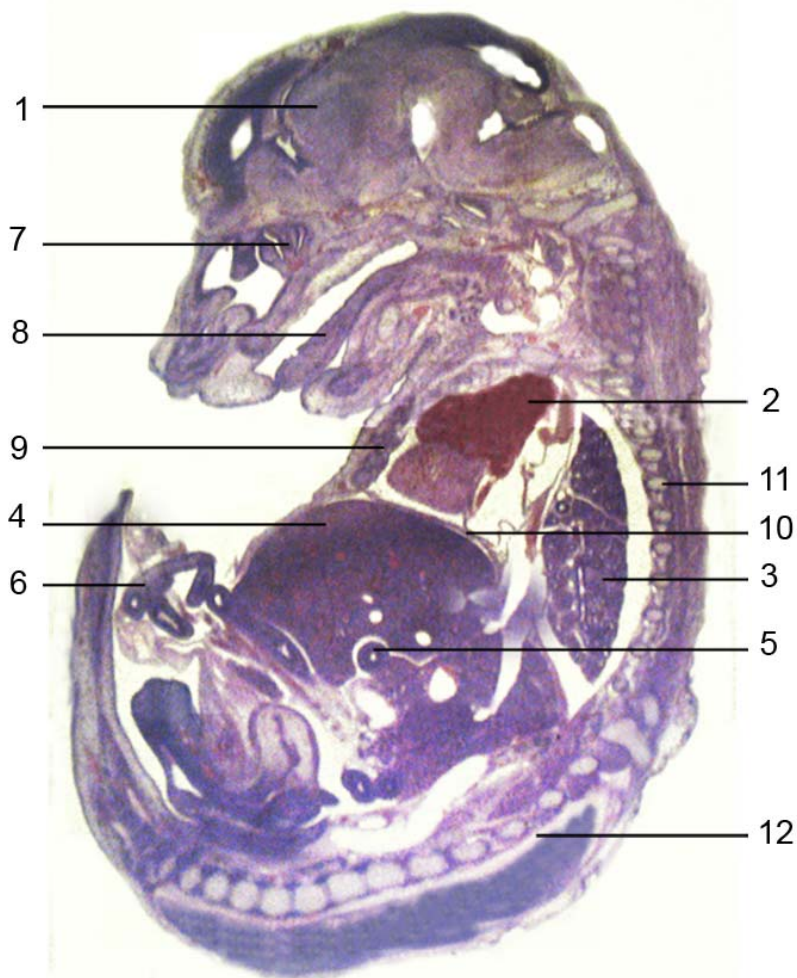
Препарат 1: **Пуповина свиньи.** (окраска гематоксилин – эозином)



1 – пупочные артерии; 2 – пупочная вена; 3 – желточный мешок; 4 – аллантаоис

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, несущие кровь от тела зародыша, и одна вена, несущая кровь к телу зародыша. Кроме того, в составе пуповины встречается желточный мешок в виде узкой щели, выстланный плоским эпителием, и аллантаоис, также в виде небольшой полости, выстланный кубическими клетками.

Препарат 2: **Зародыш крысы** (сагиттальный срез) (окраска гематоксилин – эозином)



1 – мозговой пузырь; 2 – сердце; 3 – легкие; 4 – печень; 5 – кишечная трубка; 6 – пупочный канатик; 7 – глаз; 8 – язык; 9 – ребра; 10 – диафрагма; 11 – тела позвонков; 12 – спинной мозг

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, могут быть различимы верхние и нижние конечности. Снаружи зародыш окружен тонкой амниотической оболочкой и хорионом, которого отличает характерная ворсинчатая структура.

Контрольные вопросы:

1. Каковы особенности дробления у млекопитающих?
2. Какова роль явления компактизации (объясните, используя экспериментальные данные)?
3. Какова роль прозрачной оболочки?
4. Как проходит гастрюляция у млекопитающих?
5. Сформулируйте основные особенности эмбрионального развития млекопитающих.

Тема 9: ПРОВИЗОРНЫЕ ОРГАНЫ

Цель занятия: Изучить строение провизорных органов

Задание:

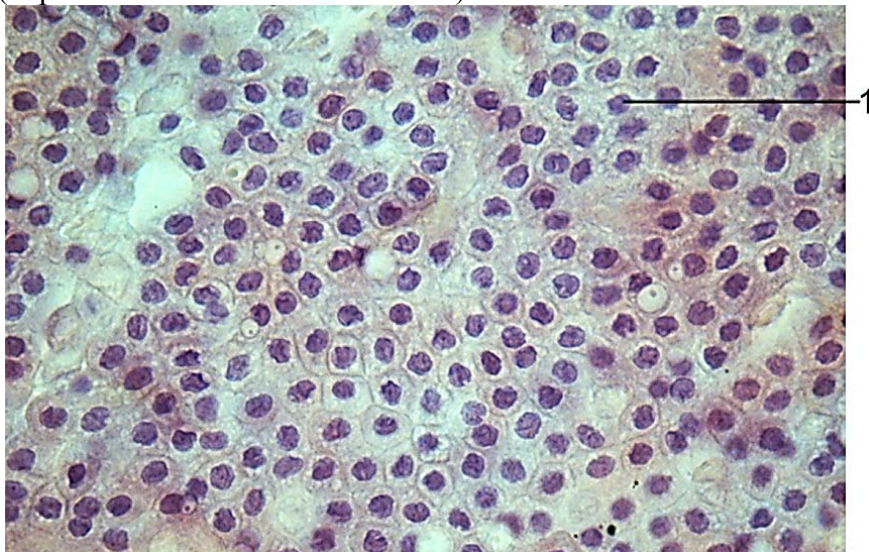
1. Рассмотреть строение и функции провизорных органов, используя имеющийся наглядный материал.
2. Рассмотреть и зарисовать микропрепараты:
 - а) амнион человека (тотальный препарат) (23Э);
 - б) аллантоис курицы (тотальный препарат) (22Э);
 - в) ворсинка хориона человека (тотальный препарат) (24Э);
 - г) плодная часть плаценты (-);
 - д) материнская часть плаценты (-).
 - е) зародыш форели (19Э)
3. На основании пройденного материала сформулировать основные особенности эмбрионального развития млекопитающих.

Провизорные органы – это временные (вспомогательные) органы, образующиеся из внезародышевой экто-, энто- и мезодермы и участвующие в процессах роста и развития эмбрионов. К провизорным органам относятся: желточный

мешок, амнион, аллантоис, сероза яйцекладущих, хорион живородящих млекопитающих.

Желточный мешок впервые в филогенезе появляется у рыб и обеспечивает сохранение и использование желтка эмбрионом в процессе развития. Желточный мешок развивается у всех амниот. В связи с выходом на сушу возникла потребность в создании водной среды вокруг зародыша, поскольку она более термостабильна, предохраняет наружные покровы от высыхания и механических повреждений. По этой причине возникает *амниотическая оболочка*. *Аллантоис* обеспечивает накопление продуктов обмена, поэтому особенно важное значение имеет для яйцекладущих амниот. *Сероза* – дыхательная оболочка, формирующаяся только у яйцекладущих амниот. Серозная оболочка обеспечивает процесс газообмена между развивающимся организмом и окружающей средой. У живородящих млекопитающих развивается плацента, обеспечивающая связь плода с материнским организмом. Со стороны плода в образовании плаценты участвует *хорион* (см. выше).

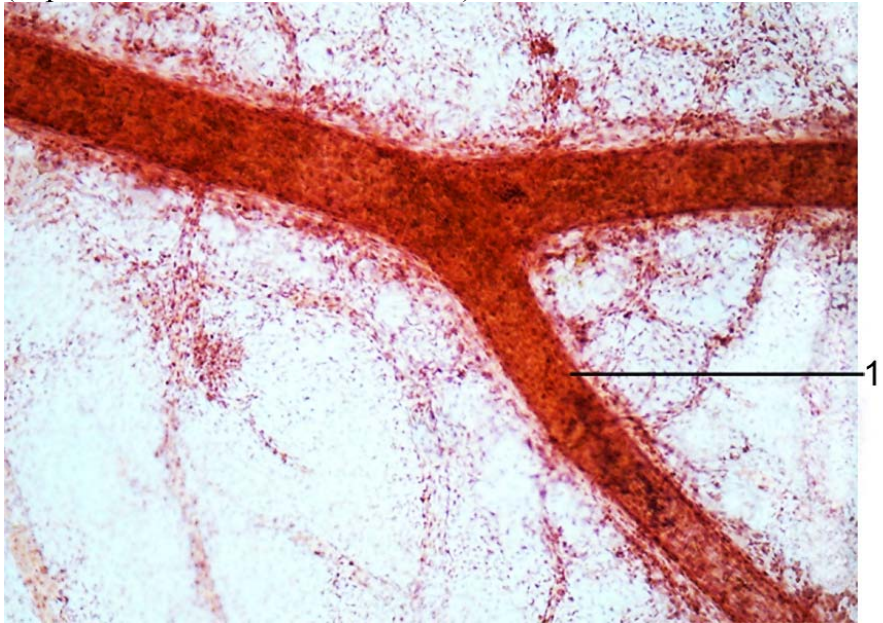
Препарат 1: Амнион человека (тотальный препарат)
(окраска гематоксилин – эозином)



1 - эпителиальные клетки

Амнион имеет двухслойное строение. В этом можно легко убедиться при внимательном рассмотрении стенки амниона при большом увеличении. Манипулируя микровинтом и меняя фокусное расстояние можно видеть поочередно эпителиальный пласт и соединительнотканную строму.

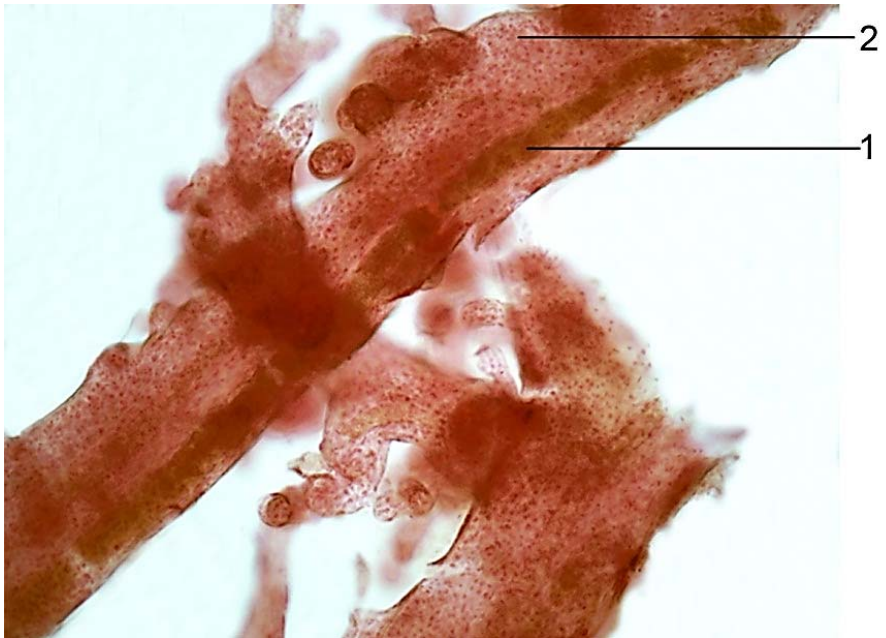
Препарат 2: Аллантаис курицы (тотальный препарат)
(окраска гематоксилин – эозином)



1 – кровеносный сосуд

При рассмотрении препарата на малом увеличении хорошо видна соединительнотканная строма аллантаиса с проходящими в ней крупными сосудами.

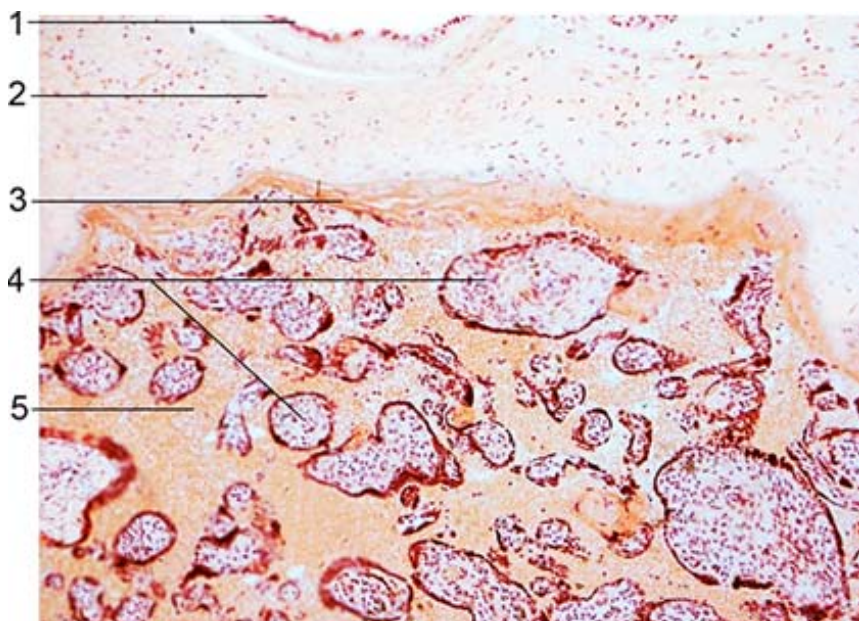
Препарат 3: **Ворсинка хориона (тотальный препарат)**
(окраска кармином)



1 – кровеносный сосуд
2 – хорионический симпласт

При рассмотрении ворсинки на малом увеличении можно увидеть большое количество ответвлений, напоминающих пальцеобразные выросты. При большом увеличении хорошо просматривается эпителий, покрывающий ворсинку (хориальный синцитий), и соединительная ткань с сосудами, располагающаяся внутри ворсинки.

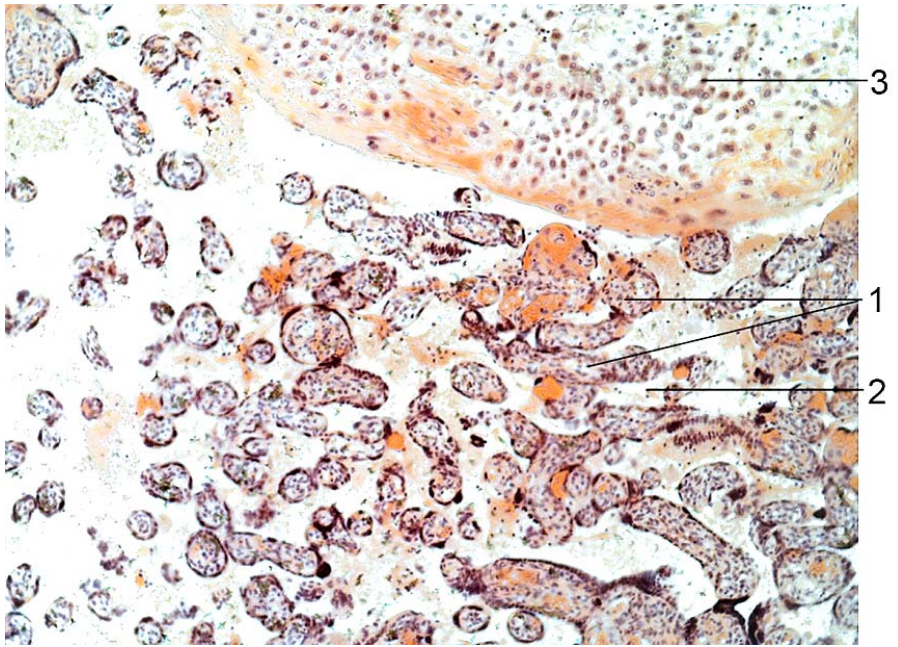
Препарат 4: **Плацента человека (плодная часть)** (окраска гематоксилин – эозином)



- 1 – амниотический эпителий
- 2 – хориальная пластинка
- 3 – субхорионический фибриноид
- 4 – ворсины хориона
- 5 - кровь матери

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 удается найти срезы ворсинок хориона разной формы и величины. Передвигая препарат, можно видеть соединительнотканые перегородки с крупными децидуальными клетками, относящиеся к материнской части плаценты.

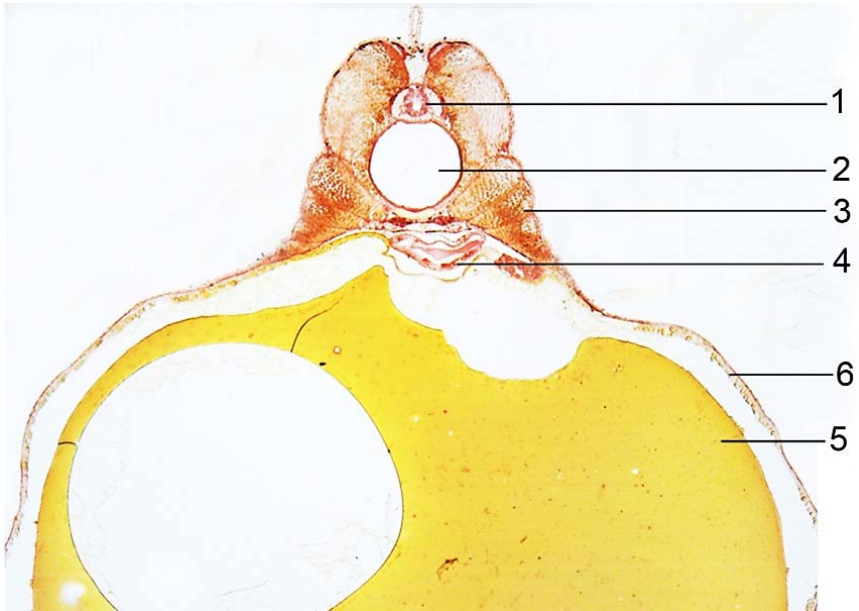
Препарат 5: **Плацента человека (материнская часть)**
(окраска гематоксилин – эозином)



- 1 – ворсины хориона
- 2 – лакуны
- 3 – децидуальные клетки

На срезе материнской части плаценты при малом увеличении видна соединительнотканная базальная пластинка - глубокий слой слизистой матки. От нее вглубь среза отходят перегородки, не всегда попадающие в срез. Всюду встречаются ворсинки хориона, между которыми просматриваются клетки крови матери. При большом увеличении в базальной пластинке и в перегородках хорошо видны децидуальные клетки, часть из которых - многоядерные.

Препарат 6: **Зародыш форели** (окраска гематоксилин - пикрофуксином)



- 1 – нервная трубка
- 2 – хорда
- 3 – миомеры
- 4 – кишечная трубка
- 5 – желток
- 6 – стенка желточного мешка

Изучая препарат на малом увеличении, можно увидеть зародыш форели, с которым связан желточный мешок, наполненный желтком. При большом увеличении видно, что стенка желточного мешка неоднородна и состоит из эпителиального пласта и соединительнотканной стромы с сосудами. Так же на большом увеличении хорошо видны органы самого зародыша (нервная трубка, хорда, кишечная трубка).

Контрольные вопросы:

1. Что такое провизорные органы? Дайте их морфофункциональную характеристику.

2. У каких животных впервые появляются временные органы и с чем это связано?
3. Опишите процесс формирования провизорных органов у птиц.
4. Какие особенности формирования провизорных органов характерны для млекопитающих?
5. Какое строение имеет плацента?
6. Какие типы плацент Вы знаете?

Тема 10: ИЗУЧЕНИЕ СТАДИЙ РАЗВИТИЯ КУРИНОГО ЭМБРИОНА НА ЖИВОМ ОБЪЕКТЕ

Цель занятия: Изучить постадийно процесс эмбриогенеза птиц

Задание:

1. Ознакомиться с правилами проведения эксперимента с живым объектом, используя материалы практикума
2. Произвести вскрытие куриного яйца и определить стадию эмбрионального развития объекта. Для этого необходимо использовать материалы монографии «Объекты биологии развития» под редакцией Т.А. Детлаф (с. 463-503)
3. Заполнить таблицу с описанием стадии развития и особенностей строения эмбриона на данной стадии

Вскрытие яиц с живыми зародышами на разных стадиях развития позволяет непосредственно проследить развитие эмбриона. Для этого в области вскрытия на скорлупе простым карандашом рисуется прямоугольное поле размером 2 x 1,8 см. (для эмбрионов 1-5 дней инкубации) и 2,5-3 см. (для эмбрионов 6-18 дней инкубации). Далее по начерченным границам в скорлупе скальпелем выпиливается окно, снимается скорлупа и подскорлуповая оболочка. В результате внутри окна оказывается эмбрион, дальнейшие манипуляции с которым зависят от его возраста.

В первую очередь можно определить положение эмбриона внутри яйца. Если положить яйцо налево тупым, а направо

острым концом (по отношению к наблюдателю), то зародыш будет расположен поперек длинной оси яйца хвостовой частью в сторону наблюдателя. С 13—14-го дня инкубации он располагается вдоль яйца головой к тупому концу. К моменту вылупления положение цыпленка в норме выглядит следующим образом: голова в тупом конце и подогнута под правое крыло так, что клюв обращен к воздушной камере, ноги прижаты к животу, тело ориентировано вдоль большой оси яйца.

После определения положения зародыша рассматривается сосудистое поле и состояние зародышевых оболочек (провизорные органы). На самых ранних стадиях развития (первые 2—3 суток) для рассмотрения зародыша необходимо приготовить тотальные препараты. Для этого из фильтровальной бумаги вырезается кольцо (диаметр: 20—25 мм внешний и 15 мм внутренний), которое накладывается на бластодиск. Бумага прилипает к вителлиновой мембране, зародыш при этом оказывается в центре кольца. Ножницами обрезают мембрану по периметру кольца, пинцетом снимают зародыш с бумагой и помещают на предметное стекло для рассмотрения, предварительно промыв в физиологическом растворе. На более поздних стадиях развития содержимое яйца выливают в чашку Петри, где удобно рассмотреть зародышевые оболочки (амнион, желточный мешок и аллантаоис) и установить количество неиспользованных желтка и белка. Сероза хорошо видна изнутри яйца, поскольку она плотно примыкает к подскорлуповой оболочке. Для исследования зародыша его следует отделить от содержимого яйца и перенести в другую чашку Петри. Для лучшей контрастности при рассмотрении зародыша, имеющего прозрачное тело, в чашку Петри можно налить немного дистиллированной воды и добавить несколько капель метиленового синего.

В ходе внимательного рассмотрения эмбрионов необходимо сравнить признаки морфологического развития с

приведенными в описании, данном в монографии «Объекты биологии развития» под редакцией Т.А. Детлаф (с. 463-503) и определить стадию эмбрионального развития. В завершении работы полученные данные запротоколировать в виде таблицы, приведенной ниже.

Материалы и оборудование: лупа с подсветкой, биноклюры, микроскопы, чашки Петри, глазные ножницы, глазные пинцеты, препаровальные иглы, фильтровальная бумага, шприцы, физиологический раствор, дистиллированная вода, метиленовый синий.

Результаты:

Таблица 1. Морфологические изменения куриного эмбриона в процессе развития

Стадия эмбрионального развития. Количество часов, дней инкубации.	Признаки, характерные для данной стадии

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основная:

1. Дондуа А.К. Биология развития. М: СПбГУ, 2005., Т 1. – 295с.
2. Дондуа А.К. Биология развития. М: СПбГУ, 2005., Т 2. – 239с.
3. Корочкин Л.И. Биология индивидуального развития. М: МГУ, 2002. – 264 с.
4. Бойчук Н.В., Исламов Р.Р., Кузнецов С.Л. [и др.] Гистология, эмбриология, цитология. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2012. - 405 с.
5. Афанасьев Ю.И., Юрина Н.А., Котовский Е.Ф. [и др.] Гистология, эмбриология, цитология. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2012. - 800 с.
6. Быков В.Л. Гистология, цитология и эмбриология: атлас. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2012. -296 с.

Дополнительная:

1. Гилберт С. Биология развития (в 3-х томах). М: Мир, 1993.
2. Лабораторные занятия по курсу гистологии, цитологии и эмбриологии. Под ред. Афанасьева Ю.И. Изд-во Высшая школа, 1990.
3. Рябов К.П. Гистология с основами эмбриологии. Учебное пособие, 1990.
4. Практикум по эмбриологии. Под ред. Ивановой-Казас О.М., Изд-во Ленингр. Ун-та, 1986 г.
5. Объекты биологии развития / под ред. Детлаф Т.А. М.: Наука, 1975.
6. Атлас. Цитология, гистология эмбриология / под ред. Волкова О.В., Елецкий Ю.К. М.: Медицина, 1996.
7. Алмазов И.В., Сутулов Л.С. Атлас по гистологии и эмбриологии. М.: Медицина, 1978

Учебное издание

Сергеева Татьяна Николаевна,
Сергеев Валерий Георгиевич

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ

Учебно-методическое пособие

Авторская редакция

Подписано в печать 00.00.00. Формат 60x84¹/16.

Усл. печ. л. 0,00 Уч-изд. л. 0,00.

Тираж 50 экз. Заказ № 0000

Издательство «Удмуртский Университет»
426034, Ижевск, Университетская, д. 1, корп. 4, каб.207
Тел./факс: +7 (3412) 500-295 E-mail: editorial@udsu.ru