

**БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**  
**БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ**  
**Кафедра физиологии человека и животных**

# **ОПЛОДОТВОРЕНИЕ**

**Методические указания  
по курсу  
«Биология индивидуального развития»  
для студентов  
биологического факультета  
специальности G 31.01.01 «Биология»**

**МИНСК  
2003**

УДК 611.06  
ББК 28.706  
О 61

**Авторы - составители:**  
**Г. Т. Маслова, А. В. Сидоров**

Рецензент  
кандидат биологических наук, доцент *С. В. Глушен*

Рекомендовано Ученым советом  
биологического факультета БГУ  
28 апреля 2003 г., протокол № 8

**Оплодотворение:** Метод. указания / Авт.-сост. Г. Т. Маслова,  
О 61 А. В. Сидоров. – Мн.: БГУ, 2003. – 17 с.

Изложены методические указания по курсу «Биология индивидуального развития». Предназначено для студентов биологического факультета.

**УДК 611.06**  
**ББК 28.706**

© БГУ, 2003

## ИСТОРИЯ ВОПРОСА

К. Бэр в “Комментарии” к сочинению “Об образовании яйца млекопитающих и человека” (1828), предвосхитил правильное понимание сущности процесса оплодотворения, правда, в форме натурфилософского обобщения. Бэр, в частности указывал, что сперматозоид, “победивший в неустанной борьбе”, стремится к “соединению с яйцом”. Это по сути верное утверждение не нашло в то время признания, так как еще не было известно происхождение сперматозоидов, также как и факт проникновения сперматозоида внутрь яйца и соединения с ним.

В 1841 г. К. Лаллеман в книге “Наблюдение над ролью сперматозоидов при зарождении” высказал мнение (основанное на данных по изучению образования и развития сперматозоидов), что зародыш может образоваться лишь в результате слияния яйца и сперматозоида. Материал классических работ А. Кёлликера (1841, 1847) послужили толчком к изучению роли сперматозоидов в процессе оплодотворения яйца. На основании обобщения результатов изучения оплодотворения у различных видов животных, проведенных многими учеными, а также собственных данных Ф. Пуше пришел к выводу, что сперматозоиды, проникнув в матку, а затем в яйцеводы, оплодотворяют яйца (1847).

Однако и после этих работ правильное представление о сущности процесса оплодотворения часто оспаривалось. Исследования Т. Бишофа (1847) показывали, что сперматозоиды, накапливаясь в большом количестве в наружной прозрачной оболочке яйца, приходят в контакт с его желточной оболочкой, не проникая внутрь. Это явилось основой для создания А. Кёлликером контактно-каталитической теории оплодотворения, получившей широкое распространение. Согласно ей, оплодотворяющим началом служит некое гипотетическое вещество, выделяемое сперматозоидами при контакте с желточной оболочкой яйца. Главным недостатком указанной теории было то, что она не объясняла, каким образом наследственные задатки самца могут передаваться образуемому из яйца зародышу.

Однако еще в 1843 г., а потом и по прошествии нескольких лет (в 1850 г.) М. Берри описал свои наблюдения за процессом внедрения сперматозоида в яйцо кролика, утверждая, что после объединения мужского и женского зарождающего начала происходит дробление яйца на две части. В монографии “О размножении аскарид” (1851–1852) Х. Нельсон также описывал, что сперматозоиды при встрече в

яйцеводе с яйцом прилипают к его оболочке по всей поверхности и постепенно внедряются в желток яйца. Ученые того времени единодушно отмечали, что после проникновения сперматозоидов в яйцо их едва можно обнаружить под микроскопом. Это привело к очередным сомнениям в правильности описанных наблюдений за процессом оплодотворения. Лишь в 1854 г. появились монографии Ф. Кебера и Р. Вагнера, а годом позже обстоятельное экспериментальное исследование Г. Мейснера. В них убедительно доказывалось проникновение сперматозоидов в яйца, описывались их последующие превращения и протекающие одновременно сложные изменения в структуре яиц, после которыми происходило дробление яйца.

Таким образом, в 50-х годах XIX в. факт проникновения сперматозоида в яйцо был окончательно доказан. Было также дано первоначальное описание картины превращений сперматозоидов и яиц при их соединении.

## **ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОПЛОДОТВОРЕНИЯ**

**Оплодотворение** – слияние сперматозоида с яйцеклеткой, завершающееся объединением их ядер в единое ядро оплодотворенного яйца (**зиготу**). У подавляющего большинства животных при нормальном развитии именно оплодотворение служит толчком к выходу яйцеклетки из пассивного состояния, в котором она находится на последнем этапе стадии созревания (подробнее см. “Строение и развитие женских половых клеток”).

Оплодотворение осуществляет две разные функции:

- половую – включает передачу генов от родителей потомкам;
- репродуктивную – включает инициацию в цитоплазме яйца тех реакций, которые позволяют продолжать развитие и создание нового организма.

Важная роль в процессе оплодотворения принадлежит сперматозоиду, он необходим для:

- активации яйца, побуждения его к началу развития (данная функция не специфична, в качестве активирующего фактора сперматозоид может быть заменен рядом физических или механических агентов, например при партеногенезе;
- внесения в яйцеклетку генетического материала отца.

Существует несколько принципов классификации процесса оплодотворения:

*по месту проникновения сперматозоида в яйцеклетку:*

- наружное (оплодотворение происходит во внешней среде);
- внутреннее (оплодотворение происходит в половых путях самки).

*по количеству сперматозоидов участвующих в оплодотворении:*

- моноспермное (один сперматозоид);
- полиспермное (два и более сперматозоидов).

У ряда беспозвоночных, рыб, хвостатых амфибий и птиц возможна полиспермия, когда в яйцо проникает несколько сперматозоидов, однако с ядром яйцеклетки сливается ядро *одного* спермия.

Конкретные особенности оплодотворения очень сильно варьируют у различных видов. Взаимодействие половых клеток (гамет) канонически подразделяют на четыре стадии (фазы):

- дистантные взаимодействия;
- контактные взаимодействия;
- проникновение сперматозоида в яйцеклетку;
- слияние генетического материала.

## ДИСТАНТНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГАМЕТ

Они осуществляются на некотором расстоянии, до соприкосновения гамет друг с другом и направлены на повышение вероятности встречи сперматозоидов и яйцеклетки. Дистантные взаимодействия характерны для водных организмов, с наружным типом оплодотворения. При этом животные сталкиваются со следующими проблемами:

- осуществление встречи спермиев и яиц при их низкой концентрации в среде;
- предотвращение оплодотворения яиц спермиями другого вида.

В ходе эволюции выработалось соответственно и два механизма для решения поставленных задач: видоспецифичное привлечение спермиев и видоспецифичная их активация.

Видоспецифичное привлечение спермиев доказано для многих животных: кишечнополостных, моллюсков, иглокожих и первичнохордовых. Оно представляет собой род **хемотаксиса** – движения по градиенту концентрации вещества. В 80-х гг. XX в. удалось идентифицировать два видоспецифичных аттрактанта сперматозоидов морских ежей – **сперакт** и **резакт**. Оба вещества относятся к пептидам и содержат 10 и 14 аминокислотных остатков соответственно.

Яйцеклетка способна продуцировать т. н. гиногамоны или фертилизины, а сперматозоид - андрогомоны. Гиногамон I – низкомолекулярное вещество небелковой природы, которое активирует движение сперматозоидов, повышая вероятность их встречи с яйцом. Гиногамон II – вещество белковой природы (гликопротеин), которое вызывает связывание сперматозоидов при взаимодействии с комплементарным ему андрогомоном II, встроенным в поверхностную оболочку спермия. Андрогомон I подавляет подвижность спермия. Андрогомон II разжижает студенистое вещество и растворяет оболочку яйца, поэтому его зачастую отождествляют с гиалуронидазой.

## КОНТАКТНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГАМЕТ

Как следует из названия, данная стадия начинается с момента контакта сперматозоида с третичной оболочкой яйцеклетки.

Первым ее этапом является **акросомная реакция** (рис. 1).

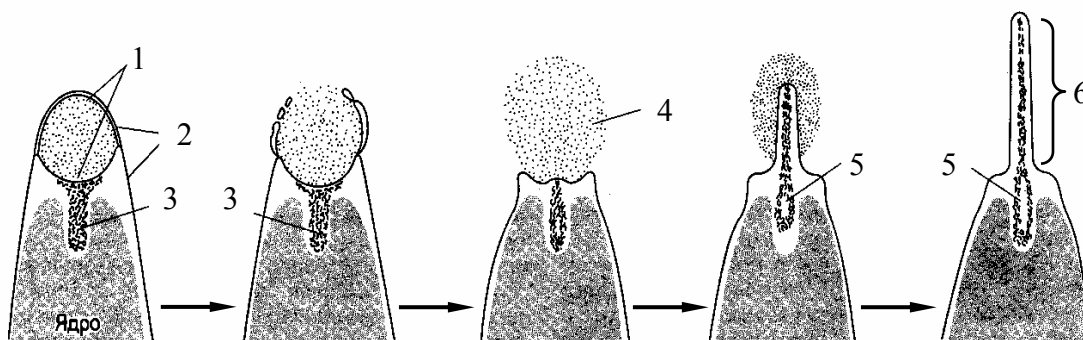


Рис. 1. Акросомная реакция спермия морского ежа (по Гилберту, 1993):

1 – акросомная мембрана; 2 – плазматическая мембрана спермия; 3 – глобулярный актин; 4 – акросомные ферменты; 5 – актиновые микрофиламенты; 6 – акросомный вырост

У морского ежа ее инициируют сульфатированные полисахариды студенистой оболочки, вызывая поступление  $Ca^{2+}$  в головку спермия. Это приводит к запуску процесса экзоцитоза, в результате которого акросомная мембрана сливается с цитоплазматической и содержимое акросомного пузырька (прежде всего литические ферменты) выделяется в окружающую среду. Помимо этого активируется  $Na^+/H^+$  антипортер, что приводит к снижению внутриклеточной концентрации протонов. Результатом повышения внутриклеточного pH является усиление полимеризации глобулярного актина и формирования актиновых филаментов, т. е. образование **акросомного выроста**. Помимо этого, вы-

сокий уровень рН активирует динеиновую АТФ-азу в шейке спермия, что приводит к увеличению подвижности спермия.

*Второй* этап контактного взаимодействия гамет связан с узнаванием спермия и яйца.

На поверхности формирующегося акросомного выроста располагается белок **биндин**, ответственный за видоспецифичное узнавание у морских ежей. На желточной оболочке яйца находится гликопротеиновый комплекс способный образовывать связи с биндином.

Контактные взаимодействия гамет у млекопитающих имеют ряд особенностей, связанных с наличием у них внутреннего оплодотворения. При этом половые пути самки принимают активное участие в процессе оплодотворения. Спермии млекопитающих сразу после эякуляции не способны к акросомной реакции, для этого они должны какое то время находится в половых путях самки. Так, лизин, содержащийся в сперматозоидах всех млекопитающих и разрушающий прозрачную оболочку (т. н. **акролизин**), активируется только под действием гликопротеина из половых путей самки. Условия, требующиеся для **капацитации** (приобретение спермием оплодотворяющей способности) варьируют в зависимости от вида.

Природа процесса капацитации заключается в:

- изменении структуры клеточной мембраны;
- удалении с поверхности спермия особых факторов (т. н. “coating factors”), которые, оставаясь на поверхности препятствуют оплодотворению.

Перестройки клеточной мембраны яйцеклетки связаны с изменением соотношения холестерин : фосфолипиды. Снижение этого соотношения в ходе капацитации обусловлено уменьшением содержания холестерина, т. к. молекулы альбумина, имеющиеся в половых путях самки, способны отнимать холестерин у спермия. Результатом будет дестабилизация мембраны акросомного пузырька и, как следствие, возможность осуществления акросомной реакции.

Поверхность спермия содержит фермент, гликозилтрансферазу, способную узнавать концевые остатки N-ацетилглюкозамина (рис. 2). В спермиях, не прошедших капацитации, активные центры этого фермента блокированы связанными с их поверхностью углеводами, включающими остатки N-ацетилглюкозамина (NAg) и галактозы (Гал). При капацитации эти углеводы отделяются от поверхности спермия, освобождая активные центры гликозилтрансфераз. Теперь

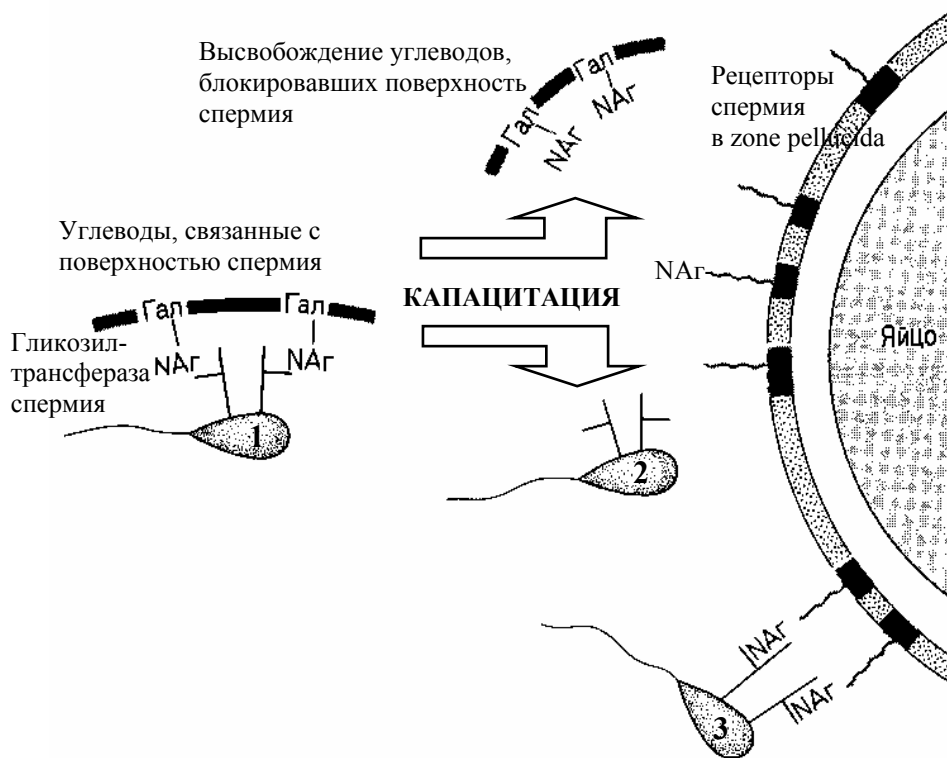


Рис. 2. Модель узнавания спермием и яйцом друг друга у млекопитающих (модель капацитации) (по Гилберту, 1993):

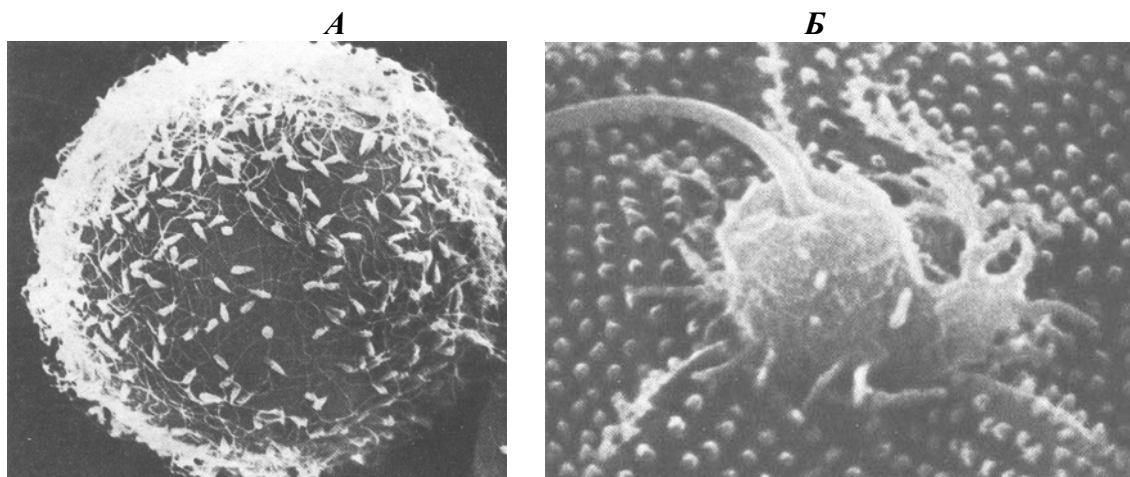
1 – спермий, не прошедший капацитации; 2 – капацитированный спермий со свободной гликозилтрансферазой; 3 – капацитированный спермий, прикрепляющийся к NAg-остаткам гликопротеина zona pellucida

гликозилтрансферазы могут узнавать N-ацетилглюкозаминовые остатки в молекуле гликопротеина, расположенного на поверхности прозрачной оболочки и представляющего, по сути, рецептор спермия.

## ПРОНИКНОВЕНИЕ СПЕРМАТОЗОИДА В ЯЙЦЕКЛЕТКУ

Вслед за узнаванием спермия желточной (прозрачной) оболочкой яйца происходит лизис части этой оболочки в области головки спермия, в результате чего плазматические мембраны спермия и яйца сливаются. Поверхность яйца покрыта микроворсинками, контакт между сперматозоидом и яйцом вызывает полимеризацию актина и увеличение размеров микроворсинок которые формируют **воспринимающий бугорок**. Временно существующий воспринимающий бугорок, в значительной степени, гомологичен акросомному выросту. У морских





*Рис. 3. Оплодотворение у морского ежа (по Гилберту, 1993):  
 А – спермии, прикрепленные к желточной оболочке яйца; Б – спермий вовлекается в яйцо*

ежей, воспринимающий бугорок может возникать в любой области яйца (рис. 3).

У некоторых амфибий и многих беспозвоночных узнавание спермия и слияние с ним происходит в специализированных областях. Слияние представляет собой активный процесс, часто опосредуемый специфическими “фузогенными” белками. Известно, что такие белки, как НА-белок вируса гриппа и F-белок вируса Сендай, способствуют слиянию клеток. Не исключено, что биндин относится к белкам именно такого типа.

*Предотвращение полиспермии.*

При нормальном моноспермном оплодотворении гаплоидные ядра спермия и яйца соединяются, образуя диплоидное ядро зиготы. При этом восстанавливается присущее виду число хромосом. Полиспермия (проникновение множества спермиев) приводит, у большинства животных, к губительным последствиям. Например, у морских ежей, при оплодотворении двумя спермиями, возникает триплоидное ядро, в котором каждая хромосома представлена *тремя*, а не двумя копиями. Вместо нормального процесса деления хромосом с помощью bipolarного веретена между двумя дочерними клетками происходит распределение триплоидного набора между четырьмя клетками. В результате одни клетки получают лишние копии некоторых хромосом, тогда как у других эти хромосомы отсутствуют. Такие клетки либо погибают, либо развиваются атипично.

Существуют механизмы защиты яйцеклетки от полиспермии:

- *Быстрый блок полиспермии.* Сразу после контакта первого спермия с плазматической мембраной яйца, она (мембрана) должна утрачивать способность сливаться с плазматической мембраной спермия. Быстрый блок полиспермии достигает этой цели путем изменения электрического потенциала плазматической мембраны яйца (рис. 4).



Рис. 4. Мембранный потенциал в яйце морского ежа до и после оплодотворения (по Гилберту, 1993)

В нормальном состоянии на мембране ооцита поддерживается потенциал  $-70$  мВ. В течение  $0,1$  с после прикрепления первого спермия мембрана яйца деполяризуется, при этом мембранный потенциал достигает положительных величин ( $+20$  мВ). Это является следствием резкого изменения  $\text{Na}^+$ -проницаемости мембраны, в результате чего положительно заряженные ионы натрия поступают внутрь яйцеклетки по градиенту концентрации, и снижают отрицательный заряд внутренней стороны цитоплазматической мембраны, тем самым, уменьшая исходную ( $-70$  мВ) разность потенциалов. Открывание натриевых каналов в яйце индуцируется, по видимости, прикреплением к нему спермия. В настоящее время из спермием морского ежа выделен акросомный белок, способный открывать натриевые каналы в неоплодотворенном яйце.

- *Медленный блок полиспермии.* Быстрый блок полиспермии действует недолго. Мембранный потенциал яйца морского ежа остается положительным только около 1 мин. Это кратковременное смещение потенциала может быть недостаточно для предотвращения полиспермии. Удаление избыточных спермиев, прикрепленных к желточной оболочке, может осуществляться также посредством **кортикальной реакции**. Этот более медленный блок полиспермии начинает действовать примерно через 1 мин после прикрепления спермия к яйцу.

В яйце морского ежа непосредственно под плазматической мембраной располагаются около 15000 кортикальных гранул. После контакта спермия с яйцом, в присутствии  $\text{Ca}^{2+}$  эти кортикальные гранулы сливаются с плазматической мембраной и выделяют свое содержимое

в область между плазматической мембраной и желточной оболочкой (рис. 5).



Рис. 5. Формирование оболочки оплодотворения (по Гилберту, 1993):  
1 – оболочка оплодотворения; 2 – гиалиновый слой

Белки, связывающие желточную оболочку и поверхность яйца, разрушаются высвобождающимися пептидазами. Выделяемые мукополисахариды создают осмотический градиент, обуславливающий поступление воды в пространство между желточной оболочкой и плазматической мембраной (**перивителлиновое пространство**). В результате желточная оболочка отделяется от поверхности яйца и с этого момента называется **оболочкой оплодотворения**. В процессе кортикальной реакции претерпевает ряд изменений:

- воздействие протеаз приводит к изменению свойств рецепторов или к их отделению вместе с прикрепленными к ним спермиями;
- пероксидаза, содержащаяся в кортикальных гранулах, вызывает затвердевание оболочки путем образования поперечных связей между остатками тирозина соседствующих белков.

Образование оболочки оплодотворения начинается в месте проникновения спермия (примерно через 20 с после прикрепления) и отсюда распространяется по всей поверхности яйца, завершаясь к концу первой минуты после прикрепления оплодотворяющего спермия. Одновременно происходит выделение **гиалина** – белка, запасенного в кортикальных гранулах, который образует сплошной слой вокруг яйца. Плазматическая мембрана слипается с этим белком, и образовавшийся гиалиновый слой поддерживает бластомеры в период дробления.

У млекопитающих кортикальная реакция не вызывает образования оболочки оплодотворения, но результат ее оказывается тем же,

что и морских ежей: рецепторы спермиев изменяются и они больше не удерживают сперматозоиды на поверхности яйца. Этот процесс изменения свойств рецепторов спермиев носит название **реакции прозрачной оболочки** или **реакции zona pellucida**. У млекопитающих частота полиспермии бывает минимальной благодаря малому числу спермиев, достигающих места, где происходит оплодотворение.

Механизмы защиты от полиспермии, наблюдаемой при оплодотворении богатых желтком яиц (некоторые птицы, рептилии, амфибии), когда в цитоплазму проникает несколько сперматозоидов – неясны. При этом все спермии за исключением одного разрушаются после того как женский пронуклеус сольется с мужским.

*Механизм кортикальной реакции* сходен с механизмом акросомной реакции. Прикрепление спермия к плазматической мембране яйца через активацию находящегося в мембране G-белка стимулирует активность другого мембраносвязанного фермента – фосфолипазы С. Она в свою очередь расщепляет находящийся здесь же, фосфатидилинозитол-4,5-бисфосфат на диацилглицерол (ДАГ, остается связанным с мембраной) и инозитолтрифосфат (ИТФ, диффундирует в цитоплазму). ДАГ посредством протеинкиназы С активирует  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  антипортер, что приводит к увеличению внутриклеточного рН (натрий входит в клетку, а протон ее покидает) и, как следствие, активации белкового синтеза, репликации ДНК и перемещения морфогенетических детерминант в цитоплазме при участии  $\text{Ca}^{2+}$ . ИТФ вызывает высвобождение  $\text{Ca}^{2+}$  из внутриклеточных депо (эндоплазматического ретикулума), что приводит к экзоцитозу кортикальных гранул и включению медленного блока полиспермии, а также образованию гиалинового слоя вокруг яйца.

## СЛИЯНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА

У морских ежей головка спермия проникает в яйцо перпендикулярно его поверхности. После слияния мембран сперматическое ядро и центриоль отделяются от митохондрий и жгутика, которые разрушаются и в цитоплазме развивающихся взрослых организмов не обнаруживаются. Таким образом, митохондрии зародышу передаются только от материнского организма. Ядро яйца после завершения второго деления созревания и приобретения пузыревидной формы называется **женским пронуклеусом**. Сперматическое ядро в цитоплазме яйца деконденсируется и преобразуется в **мужской пронуклеус**.

Ядерная оболочка сперматического ядра распадается на мелкие пузырьки, что делает возможным воздействие цитоплазмы яйца на компактный хроматин спермия. После проникновения спермия в цитоплазму яйца мужской пронуклеус совершает поворот на  $180^\circ$  так, что центриоль спермия оказывается расположенной между мужским и женским пронуклеусом. Ее микротрубочки удлиняются, вступая в контакт с женским пронуклеусом, после чего пронуклеусы перемещаются навстречу друг другу. У морского ежа в результате слияния пронуклеусов возникает диплоидное ядро **зиготы**. Синтез ДНК инициируется на стадии пронуклеусов (в период их миграции), либо после образования ядра зиготы.

У млекопитающих процесс сближения пронуклеусов (рис. 6) продолжается около 12 часов, тогда как у морского ежа – всего 1 час.

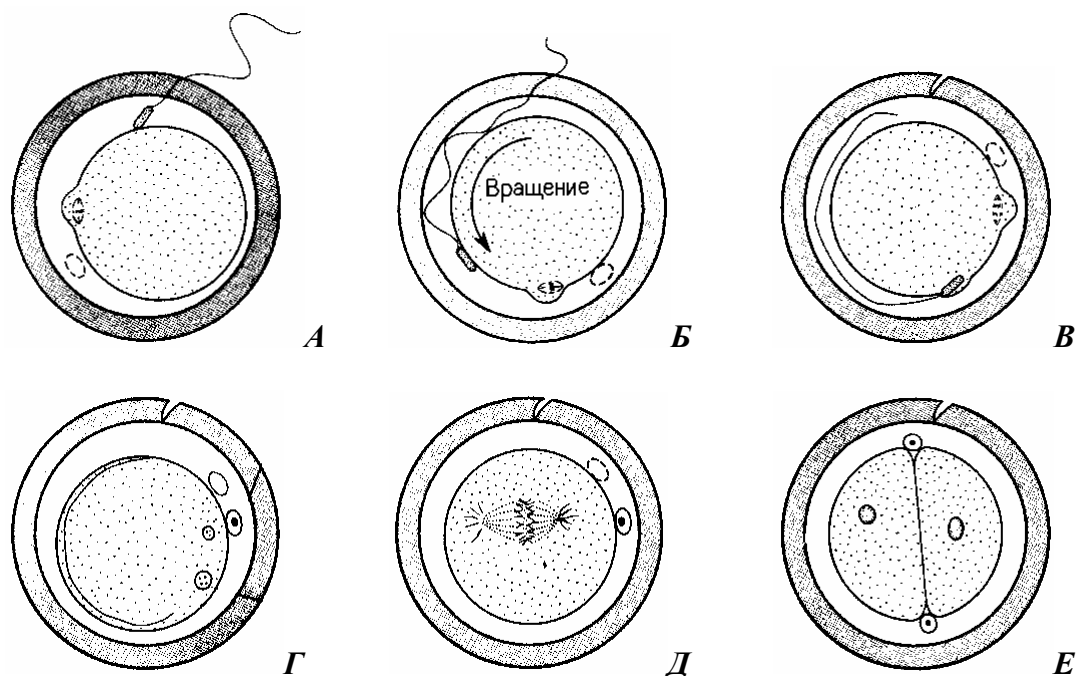


Рис. 6. Схема процесса оплодотворения у хомячка (по Гилберту, 1993):  
 А – спермий прикрепляется к яйцу; Б – прикрепление спермия к яйцу и взмахи его хвоста вызывают вращение яйца; В – плазматические мембраны спермия и яйца сливаются; Г – формируются пронуклеусы; Д – начинается первое деление дробления; Е – 2-х клеточный зародыш

Головка спермия у млекопитающих проникает не перпендикулярно поверхности яйца, а почти по касательной к ней, сливаясь с многочисленными микроворсинками. Пока ядро ооцита млекопитающего завершает второе мейотическое деление, мужской пронуклеус увеличивается в размерах. Затем оба пронуклеуса перемещаются навстречу

друг другу, реплицируя ДНК в процессе миграции. Когда пронуклеусы приходят в контакт их ядерные оболочки разрушаются (рис. 7). Происходит конденсация хроматина в хромосомы, которые у большинства животных располагаются на общем митотическом веретене первого деления дробления.

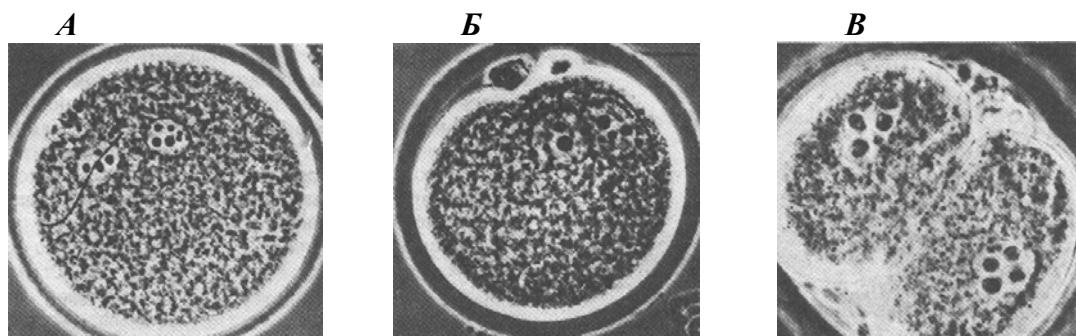


Рис. 7. Оплодотворение у хомячка (по Гилберту, 1993):  
 А – проникновение спермия в яйцо и набухание мужского пронуклеуса; Б – установление контакта между мужским и женским пронуклеусами; В – 2-х клеточная стадия

Таким образом, у млекопитающих истинно диплоидное ядро впервые появляется не у зиготы, а у двухклеточного зародыша.

## РЕКОМЕНДАЦИИ К ПРАКТИЧЕСКИМ ЗАДАНИЯМ

При выполнении практического задания предполагается рассмотреть и зарисовать ряд микропрепаратов.

Препарат **Оплодотворение**. Окраска гематоксилином. Процесс оплодотворения рассматривается на примере лошадиной аскариды. Изучать данный препарат рекомендуется на большом увеличении микроскопа – объектив х40, окуляр х10. Ближе к поверхности яйца расположен хорошо выраженный ядерный материал (хромосомы). На противоположном полюсе можно различить плотный, овальной формы участок цитоплазмы. Это – головка сперматозоида, проникшая в яйцо.

Препарат **Синкарион**. Окраска железным гематоксилином. На препарате представлены различные стадии сближения и слияния мужского и женского пронуклеусов у лошадиной аскариды. Изучать данный препарат рекомендуется на большом увеличении микроскопа – объектив х40, окуляр х10. На фоне зернистой цитоплазмы отчетливо видны два пронуклеуса в виде более плотных, окруженных мембраной структур. Женский пронуклеус располагается ближе, а мужской

несколько дальше по отношению ко второму направительному тельцу (плотное темное пятнышко на краю цитоплазмы яйца). Хорошо видны также стадии непосредственного слияния пронуклеусов (при этом образуется гантелевидная структура) и образования собственно синкариона (от мужского или женского пронуклеусов отличается, прежде всего, крупными размерами).

### **КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ**

1. Развитие представлений о процессе оплодотворения.
2. Общая характеристика процесса оплодотворения.
3. Классификация процессов оплодотворения. Стадии оплодотворения.
4. Дистантные взаимодействия гамет. Хемотаксис.
5. Контактные взаимодействия гамет. Акросомная реакция.
6. Контактные взаимодействия гамет. Капацитация.
7. Быстрый блок полиспермии.
8. Медленный блок полиспермии (кортикальная реакция).
9. Молекулярные механизмы защиты яйцеклетки от полиспермии.
10. Слияние генетического материала у беспозвоночных (иглокожие).
11. Слияние генетического материала у позвоночных (млекопитающие).

## ЛИТЕРАТУРА:

### *Основная:*

1. *Белоусов Л. В.* Основы общей эмбриологии. М.: Изд-во МГУ, 1993. С. 53–68.
2. *Токин Б. П.* Общая эмбриология. М.: Высш. школа, 1987. С. 56–74.

### *Дополнительная:*

3. *Афанасьев Ю. И., Юрина Н. А.* Гистология, цитология, эмбриология. М.: Медицина, 2001.
4. *Гилберт С.* Биология развития. Т. 1. М.: Мир, 1993.
5. *Карлсон Б. М.* Основы эмбриологии по Пэттену. Т. 1. М.: Мир, 1983.
6. *Кноррэ А. Г.* Краткий очерк эмбриологии человека. М.: Медицина, 1967.



## СОДЕРЖАНИЕ

История вопроса.....	3
Общая характеристика оплодотворения.....	4
Дистантные взаимодействия гамет.....	5
Контактные взаимодействия гамет.....	6
Проникновение сперматозоида в яйцеклетку.....	8
Слияние генетического материала.....	12
Рекомендации к практическим заданиям.....	14
Контрольные вопросы.....	15
Литература.....	16

Учебное издание

## **ОПЛОДОТВОРЕНИЕ**

**Методические указания  
по курсу «Биология индивидуального развития»  
для студентов биологического факультета  
специальности G.31.01.01 «Биология»**

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

В авторской редакции

Технический редактор *Г. М. Романчук*  
Корректор *Т. М. Турчиняк*

Ответственный за выпуск *Г. Т. Маслова*

Подписано в печать 23.09.2003. Формат 60x84/16. Бумага офсетная. Гарнитура Таймс  
Усл. печ. л. 0,93. Уч.-изд. л. 0,74. Тираж 50 экз. Зак.

Белорусский государственный университет.  
Лицензия ЛВ № 315 от 14.07.2003.  
220050, Минск, проспект Франциска Скорины, 4.

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