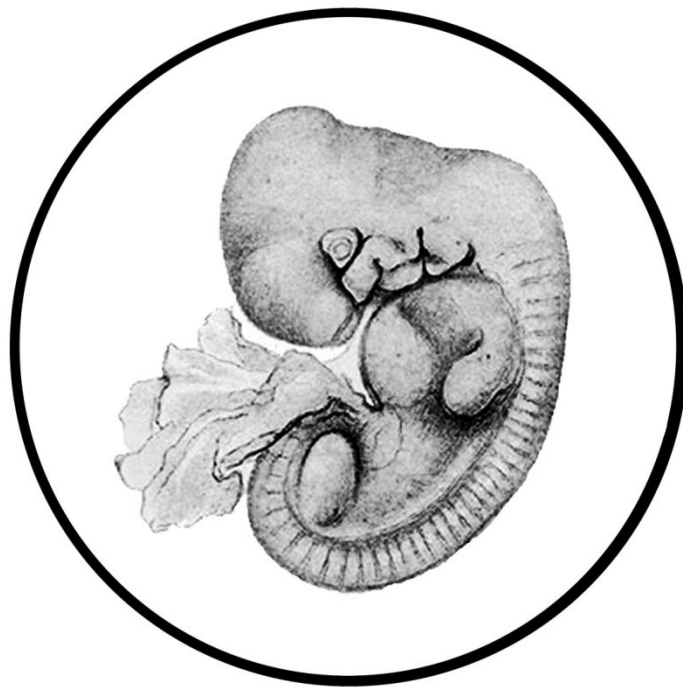


О. П. Зінченко, Я. В. Степанюк

Біологія індивідуального розвитку
Методичні рекомендації



УДК 591.3(075.8)

ББК 28.03я73

З 63

*Рекомендовано до друку науково-методичною радою
Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки
(протокол № 4 від 17 грудня 2014 р.)*

Рецензенти:

Волгін С. О. – завідувач кафедри ботаніки Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки, доктор біологічних наук, професор;

Мотузюк О. П. – кандидат біологічних наук, доцент кафедри фізіології людини і тварин Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки

Зінченко О. П., Степанюк Я. В.

З 63 Біологія індивідуального розвитку: Методичні рекомендації. – Луцьк, РВВ “Медіа”, 2015.– 36 с.

Видання містить понад тридцять фотографій мікропрепаратів, які вивчаються студентами-біологами на лабораторних заняттях курсу «Біологія індивідуального розвитку». Мікрофотографії охоплюють всі теми навчального курсу які передбачені навчальним планом ОКР «Бакалавр» напряму 6.040102 «Біологія». Кожному рисунку передують коментарі, наведена інформація щодо забарвлення, збільшення та позначень. Список рекомендованої літератури містить 17 джерел.

УДК 591.3(075.8)

ББК 28.03я73

© Зінченко О. П., Степанюк Я. В., 2015

© Степанюк Я. В. (обкладинка), 2015

Передмова

Метою даного посібника є допомога студентам біологічних факультетів у засвоєнні практичного матеріалу з курсу «Біологія індивідуального розвитку». Крім того, він може бути використаний при вивченні окремих тем з курсів «Загальна цитологія», «Гістологія», «Зоологія» і «Анатомія людини».

Атлас охоплює основні теми навчального курсу «Біологія індивідуального розвитку», які вивчаються під час лабораторного практикуму, і складений відповідно до програми дисципліни для біологічних спеціальностей вищих навчальних закладів IV рівня акредитації.

Основою атласу є зроблені авторами фотографії мікропрепаратів. Фотографування гістологічних препаратів здійснювали на мікроскопі Micros MC-100 та програмного забезпечення Microvisible. Окремі фотографії із змінами та доповненнями запозичені з атласу Г. Т. Маслової та А. В. Сидорова (2008).

Атлас містить матеріали з будови та розвитку статевих клітин, процесів запліднення, дроблення, гастрюляції, нейруляції, утворення сомітів, хорди та нервової трубки різних груп хордових. Окремо розглядається будова позазародкових структур: амніона, хоріона, плаценти та пуповини ссавців.

Всі структури та процеси на фотографіях підписані та описані, що значно спрощує вивчення, засвоєння та ідентифікацію матеріалу за мікроскопом під час виконання лабораторних робіт. Дані атласу можуть слугувати хорошим наочним матеріалом, який логічно доповнює лекційний курс. Для поглибленого вивчення матеріалів курсу посібник супроводжується списком літератури.

1. Статева залоза беззубки

Розвиток яйцеклітин беззубки відбувається у фолікулярних мішечках, кожен з яких, як правило, містить декілька статевих клітин. Фолікулярні мішечки розташовуються між пучками волокнистої сполучної тканини, які є складовою основи статевої залози молюска. Їх стінка утворена дрібними (в порівнянні з ооцитом) клітинами зі щільними ядрами, зміщеними до одного з полюсів.

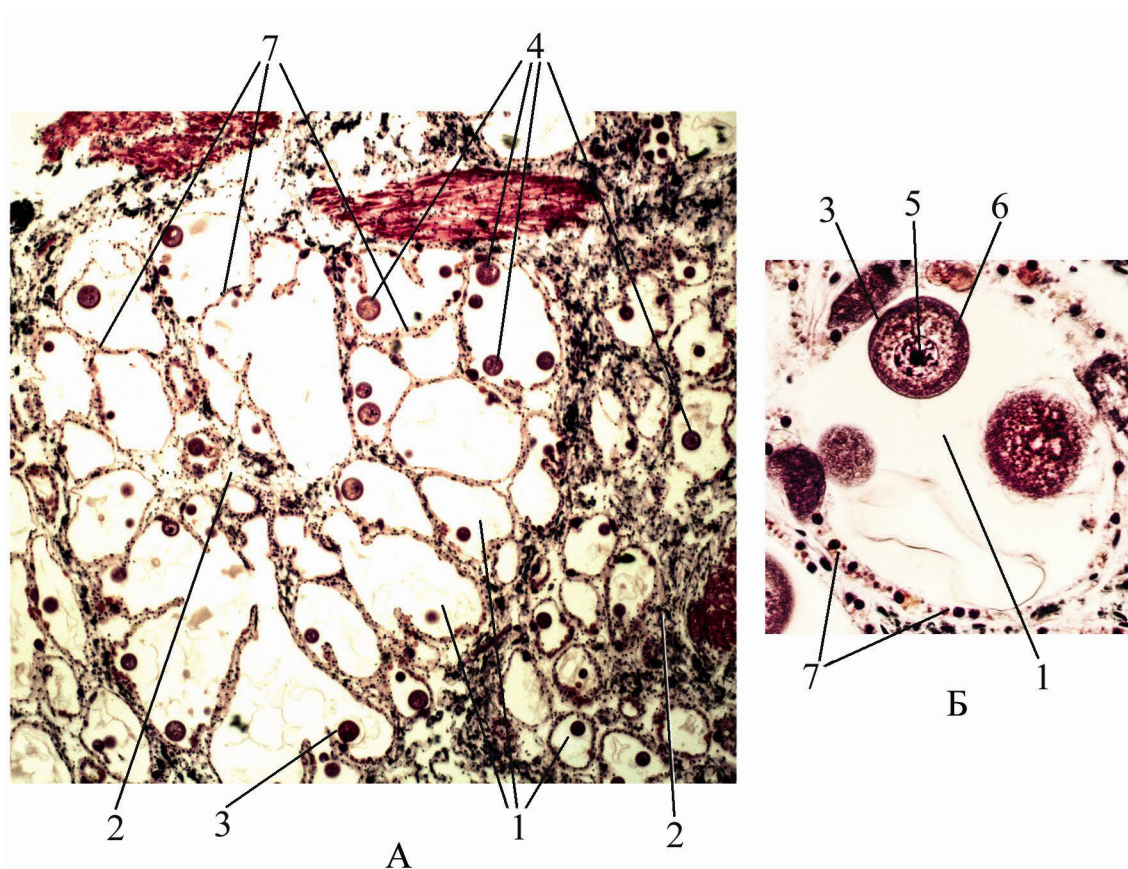


Рис. 1. Зріз статевої залози беззубки (*Anodonta cygnea*).

Гематоксилін-еозин. Об'єктив: А — $\times 4$; Б — $\times 40$:

1 — фолікулярні мішечки; 2 — сполучна тканина; 3 — жовткова оболонка; 4 — ооцити; 5 — ядро ооцита з ядерцем; 6 — цитоплазма ооцита із жовтковими включеннями і вакуолями; 7 — фолікулярні клітини мішечка

2. Яєчник жаби

Статеві клітини жаби оточені одним або декількома шарами дрібних фолікулярних клітин. Ооцити перебувають на різних стадіях росту, мають різні розміри і забарвлення (дрібні клітини забарвлені у фіолетовий, а більші — в червоний колір). Сполучна тканина гонад на препараті майже не помітна — через щільне розташування ооцитів в стромі яєчника.

Для жіночих статевих клітин жаби характерне велике ядро, яке містить численні ядерця, що локалізовані переважно по його краях. Цитоплазма зрілих клітин сильно вакуолізована і містить численні жовткові гранули, які рівномірно розподілені по всій цитоплазмі клітини. На периферії ооцита добре помітна первинна оболонка.

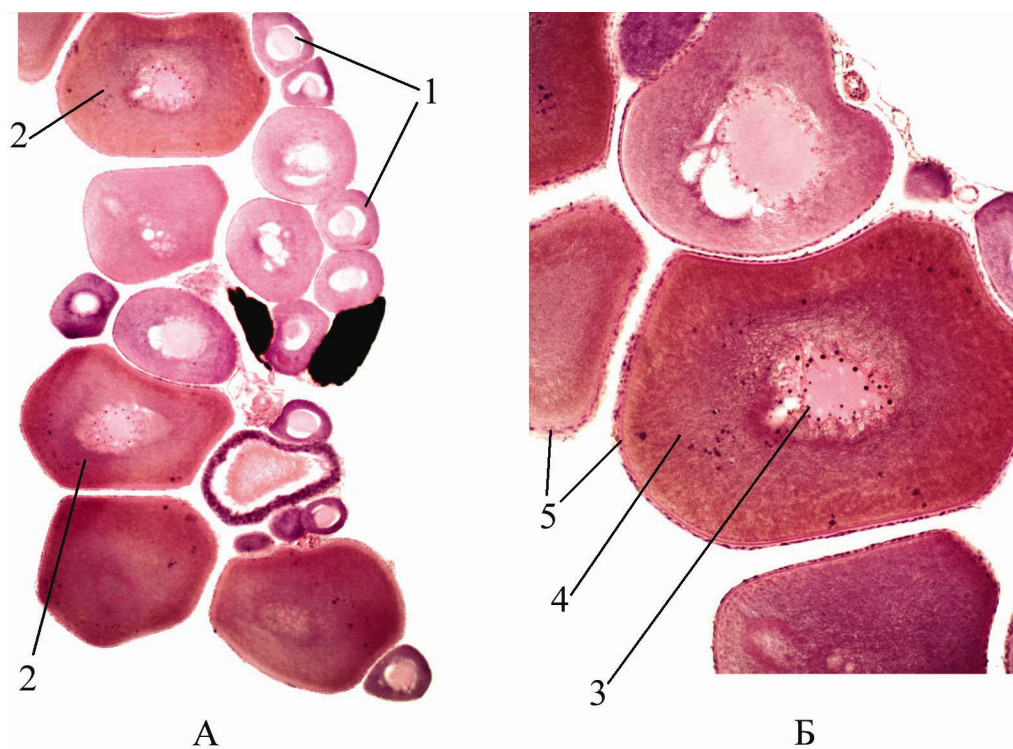


Рис. 2. Поперечний зріз яєчника жаби (*Rana temporaria*).

Гематоксилін-еозин. Об'єктив: А — $\times 4$; Б — $\times 10$:

1 — ооцити на ранній стадії оогенезу; 2 — ооцити на пізній стадії оогенезу; 3 — ядро з ядерцями; 4 — вакуолізована цитоплазма; 5 — фолікулярні клітини

3. Яєчник ссавця

Яєчник у ссавців — парний орган, покритий гермінативним, або зародковим епітелієм, який постачає молоді недиференційовані статеві клітини. Примордіальні фолікули з ооцитами I порядку покриті шаром плоских фолікулярних клітин, які утворюються з кіркового шару яєчника.

В процесі розвитку фолікулярні клітини з плоских перетворюються на кубічні, а потім в призматичні, вкриваючи ооцит I порядку спочатку одним, а згодом двома і більше шарами. Внаслідок цього формується первинний фолікул. Ооцит I порядку, оточений шарами фолікулярних клітин, занурюється в сполучнотканинну строму яєчника. У процесі його росту виникає прозора (блискуча) оболонка. Зовнішня частина цієї оболонки продукується фолікулярними клітинами, які є, по суті, вторинною оболонкою. Фолікулярна оболонка багатшарового фолікула називається зернистою, ззовні від неї формується зовнішня сполучнотканинна оболонка.

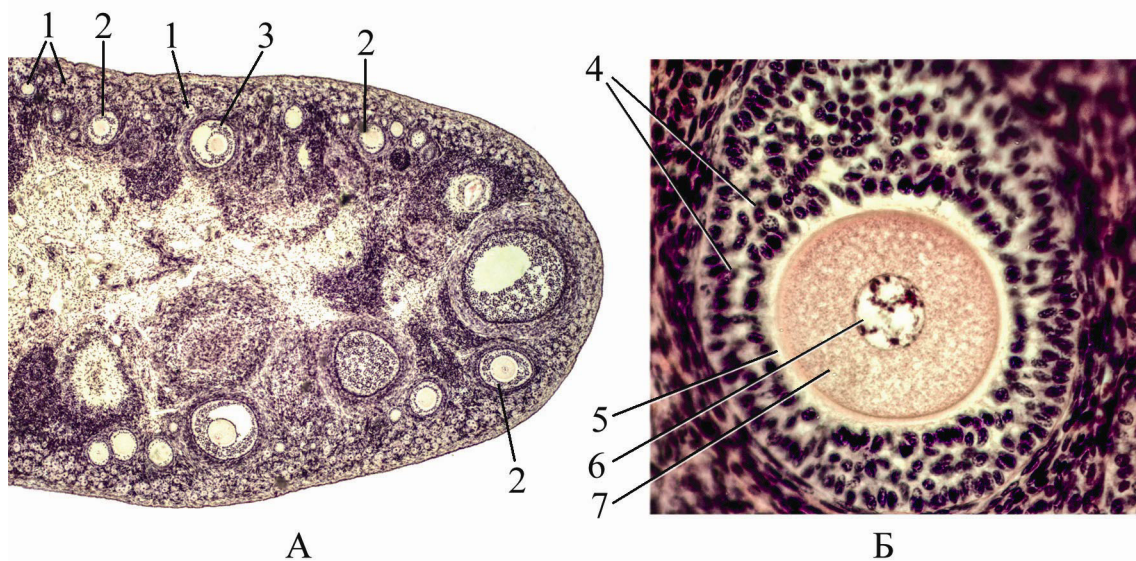


Рис. 3. Зріз яєчника свійської кішки (*Felis silvestris*).

Гематоксилін-еозин. Об'єктив: А — $\times 4$; Б — $\times 40$.

А — фрагмент яєчника; Б — первинний фолікул:

1 — примордіальний фолікул; 2 — первинний фолікул; 3 — вторинний фолікул; 4 — фолікулярні клітини; 5 — блискуча оболонка; 6 — ядро ооцита I порядку; 7 — цитоплазма ооцита I порядку

Під час подальшого розвитку між фолікулярними клітинами починають утворюватися заповнені фолікулярною рідиною порожнини, які зливаються (утворюється вторинний фолікул).

При злитті порожнин в спільну центральну порожнину утворюється третинний (зрілий) фолікул, або граафів міхурець. Він зовні покритий базальною мембраною і сполучнотканинною оболонкою. Порожнина фолікула обмежена зернистою оболонкою, що складається з декількох клітинних шарів. Клітини, що підтримують ооцит, утворюють випинання всередину порожнини фолікула — яйценосний горбик. Ооцит оточений блискучою оболонкою і шаром фолікулярних клітин — променистим вінцем. На препараті також добре помітні численні атретичні тіла, що утворюються внаслідок деградації фолікулів.

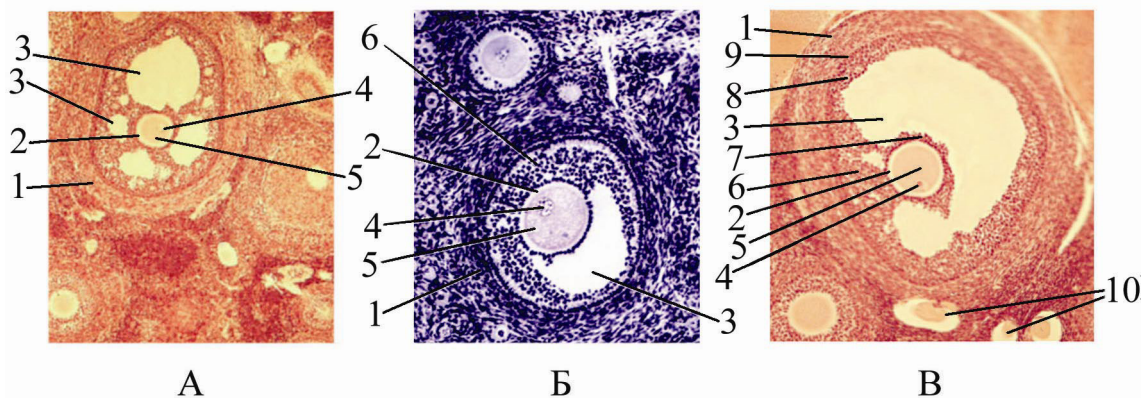


Рис. 4. Поперечний зріз яєчника свійської кішки (*Felis silvestris*).

Гематоксилін-еозин. Об'єктив: $\times 10$. (А, В — за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

А — вторинний фолікул; Б, В — третинний фолікул (граафів міхурець):
 1 — сполучнотканинна оболонка; 2 — блискуча оболонка; 3 — фолікулярні порожнини; 4 — ядро ооцита I порядку; 5 — цитоплазма ооцита I порядку; 6 — яйценосний горбик; 7 — променистий вінець; 8 — зерниста оболонка; 9 — базальна мембрана; 10 — атретичні тіла

4. Сперматозоїди півня

На малому і великому збільшенні сперматозоїди півня нагадують хаотично переплетені тонкі ниткоподібні структури.

Сперматозоїди півня відносяться до джгутикових гамет. Їх головка витягнута і трохи загострена. В апікальному відділі сперматозоїда добре помітне щільне темне утворення — акросома, під якою знаходиться ядро. Шийка і проміжний відділ не розмежовані, сильно витягнуті і плавно переходять у хвіст.

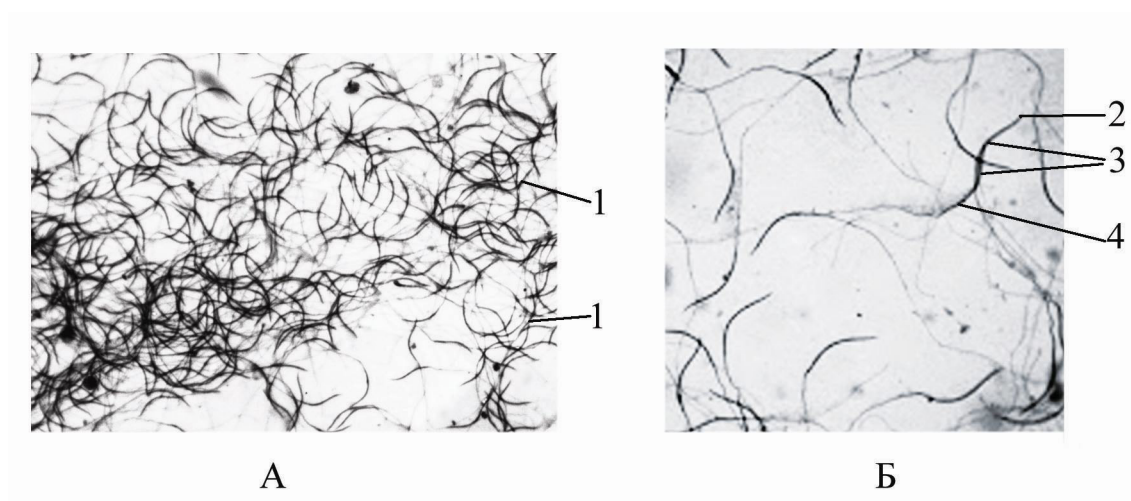


Рис. 5. Сперматозоїди півня (*Gallus gallus*).

Залізний гематоксилін. Об'єктив: А — $\times 40$; Б — $\times 100$ (імерсійна олія):

1 — сперматозоїди; 2 — акросома; 3 — шийка і проміжний відділ;
4 — хвіст

5. Сперматозоїди морської свинки

Сперматозоїди морської свинки досягають у довжину близько 100 мкм. Передню третину головки сперматозоїда займає акросома, яка має форму ковпачка, а більшу частину — ядро, яке сформоване із конденсованого хроматину. Нижче знаходиться шийка, що переходить у проміжний відділ, який дещо потовщений і має темніше забарвлення в порівнянні з головним відділом хвоста.

На препараті помітні численні «багатохвості» сперматозоїди, які утворилися в результаті склеювання головок кількох чоловічих гамет.

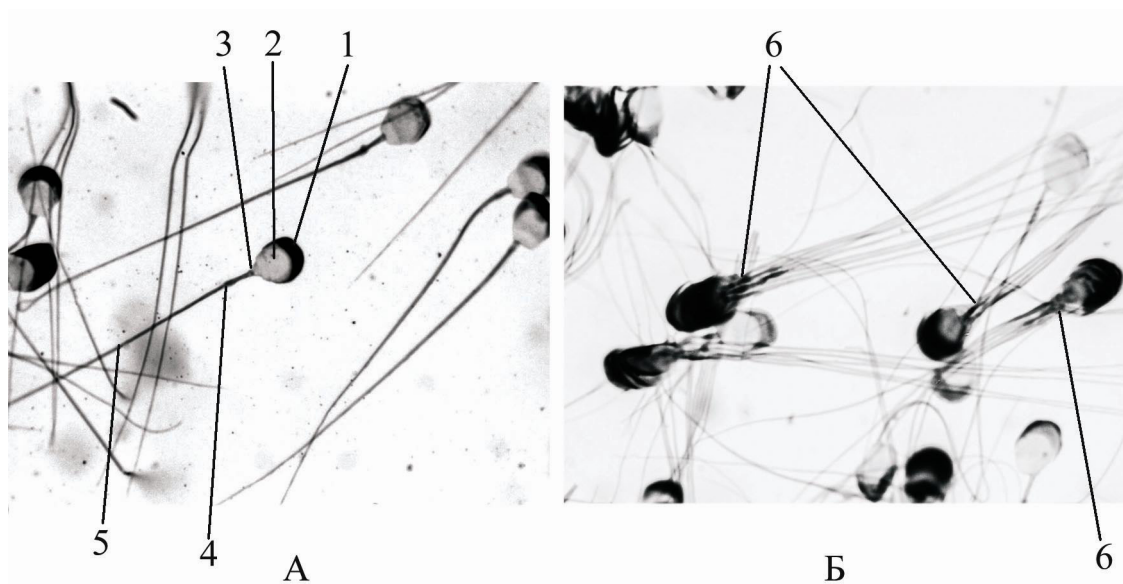


Рис. 6. Сперматозоїди морської свинки (*Cavia porcellus*).

Залізний гематоксилін. Об'єктив $\times 100$ (імерсійна олія).

А — окремі сперматозоїди; Б — склеєні сперматозоїди:

1 — акросома; 2 — ядро; 3 — шийка; 4 — проміжний відділ; 5 — хвіст;
6 — «багатохвості» сперматозоїди (групи склеєних головками сперматозоїдів)

6. Сім'яник пацюка

На поперечних зрізах звиті сім'яні канальці мають округлу або овальну форму. У центрі кожного канальця є просвіт. Між канальцями розташовується сполучна тканина (інтерстицій яєчка), яка пронизана кровоносними і лімфатичними судинами, містить клітини Лейдіга (інтерстиціальні клітини), які продукують тестостерон. Стінка канальця складається з сполучнотканинної основи, декількох шарів статевих клітин і пов'язаних з ними клітин Сертолі (суспендоцитів).

Статеві клітини (сперматогенний епітелій) диференціюються і знаходяться на різних стадіях розвитку. Розвиток чоловічих статевих клітин відбувається від базальної мембрани канальця (найближче до неї розташовуються сперматогонії) до його просвіту (саме сюди обернені кінці джгутиків сперматид старшого віку і хвости сперматозоїдів).

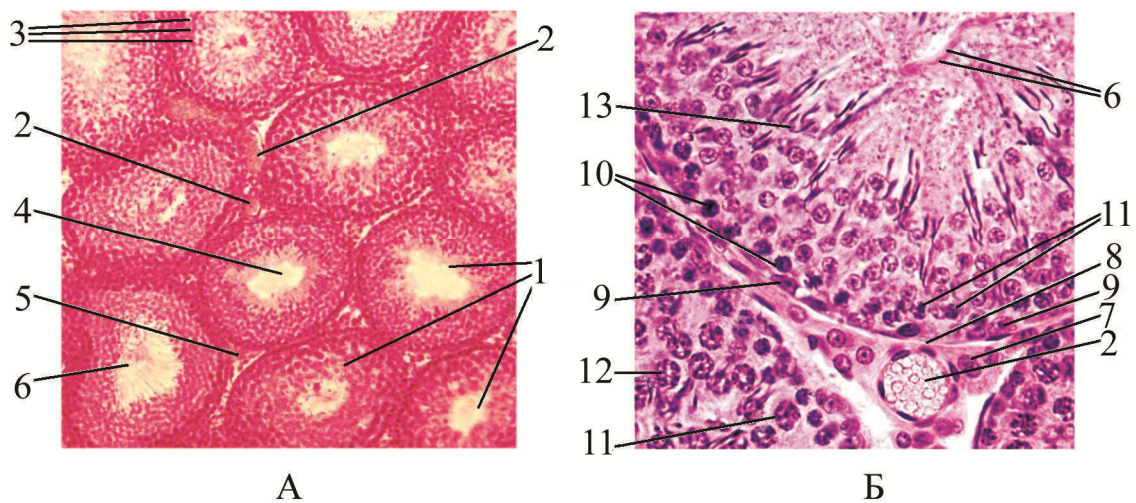


Рис. 7. Зріз сім'яника пацюка (*Rattus norvegicus*).

(за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Гематоксилін-еозин. Об'єктив: А — $\times 10$; Б — $\times 40$:

1 — звиті канальці сім'яника; 2 — кровоносні судини інтерстиція; 3 — сперматогенний епітелій; 4 — просвіт звитого канальця; 5 — інтерстицій яєчка; 6 — джгутики сперматозоїдів; 7 — клітини Лейдіга; 8 — базальна мембрана; 9 — клітини Сертолі; 10 — сперматогонії (ядра); 11 — сперматоцити I порядку (ядра); 12 — сперматоцити II порядку (ядра); 13 — сперматиди

7. Запліднення у аскариди

У більшості яйцеклітин спермій вже проник всередину, де його генетичний матеріал добре помітний у вигляді щільного темного утворення.

Після проникнення сперматозоїда всередину яйцеклітини (точніше, ооцита I порядку) з'являється оболонка запліднення, яка перешкоджає проникненню в яйце інших сперматозоїдів. Ооцити проходять поділи дозрівання, внаслідок чого веретена поділу добре помітні в більшості клітин.

Другий поділ дозрівання починається відразу після виділення першого полярного тільця. У цей момент перше полярне тільце зморщується і залишки його прилягають до оболонки запліднення.

Після першого поділу дозрівання відбувається зморщування цитоплазми яйця і між цитоплазмою і оболонкою ооцита виникає щілина (перивітелліновий простір), яка надалі збільшується за рахунок стискування цитоплазми.

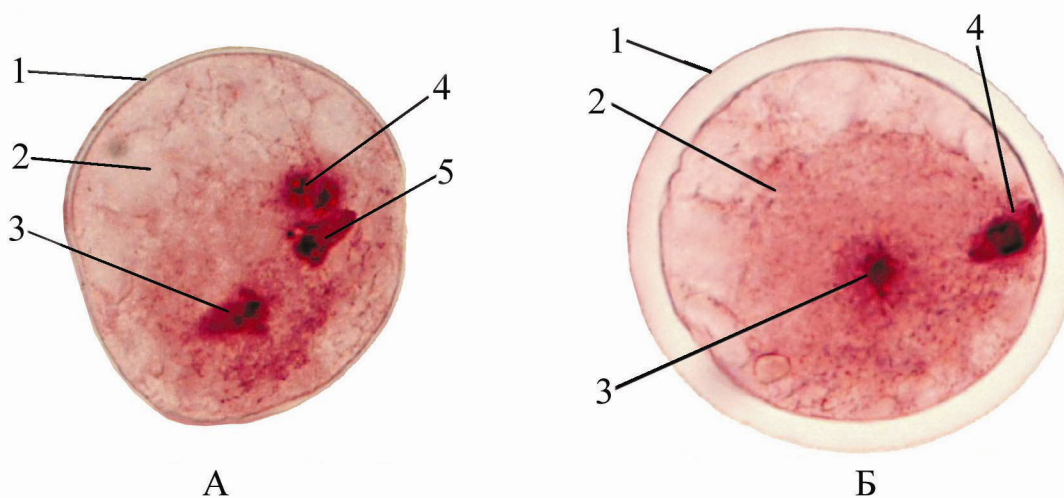


Рис. 8. Запліднення у кінської аскариди (*Ascaris megalocephala*) (за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Гематоксилін. Об'єктив $\times 40$.

А — проникнення спермія в яйцеклітину; Б — розвиток оболонки запліднення:

1 — оболонка запліднення; 2 — цитоплазма з жовтковими включеннями і вакуолями; 3 — деконденсуюча головка сперматозоїда; 4 — веретено 1-го ділення дозрівання; 5 — сперматозоїд, що не проник в яйцеклітину

8. Синкаріон аскариди

У кінської аскариди після завершення другого поділу дозрівання генетичний матеріал батьків оточується ядерними оболонками. Формуються чоловічий і жіночий пронуклеуси, які починають зближуватися («танець пронуклеусів») і незабаром зливаються в спільне ядро зиготи. У пронуклеусах добре розрізняється ядерний матеріал внаслідок конденсації хромосом перед першим поділом дроблення.

Після злиття пронуклеусів їх оболонка розчиняється і хромосоми об'єднуються в єдину групу. При цьому відновлюється диплоїдний набір хромосом, що характерний для всіх соматичних клітин. На всіх препаратах зовні від зиготи чітко видно перивітеліновий простір, а також розташовану по периферії щільну оболонку запліднення. Ззовні її вкриває у вигляді темної тонкої облямівки ще одна оболонка — кутикула, яка належить до третинних оболонок яйцеклітини. В окремих ділянках препарату помітні залишки двох полярних тілець. Перше розташовується в області оболонки запліднення, друге — над плазматичною мембраною зиготи.

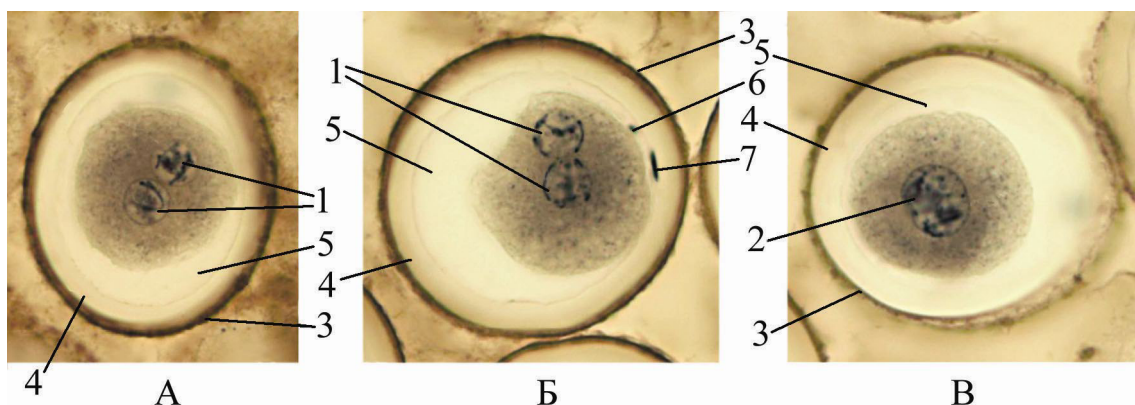


Рис. 9. Синкаріон у кінської аскариди (*Ascaris megalocephala*) (за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Залізний гематоксилін. Об'єктив $\times 40$.

А — стадія зближення пронуклеусів; Б — початок злиття пронуклеусів; В — стадія злитих пронуклеусів:

1 — чоловічий і жіночий пронуклеуси; 2 — ядро зиготи; 3 — кутикула; 4 — оболонка запліднення; 5 — перивітеліновий простір; 6 — залишки 1-го полярного тільца; 7 — залишки 2-го полярного тільца

9. Дроблення зиготи аскариди

На початкових етапах дроблення зигота аскариди послідовно проходить стадії двох, трьох і чотирьох бластомерів. На препаратах помітні борозни дроблення, які відокремлюють бластомери один від одного, а також хромосоми, що перебувають в спіралізованому стані.

Асинхронність дроблення особливо добре ілюструє стадія трьох бластомерів, які утворюються в результаті поділу анімального бластомера, тоді як вегетативний бластомер ще не поділився.

На стадії Т-подібної фігури помітно чергування борозен дроблення: перша — екваторіальна, друга — меридіональна в анімальному бластомері і широтна у вегетативномуц бластомері.

Рухи вегетативних бластомерів призводять до утворення ромбічної фігури, яка є початковим етапом формування білатерально-симетричного зародка.

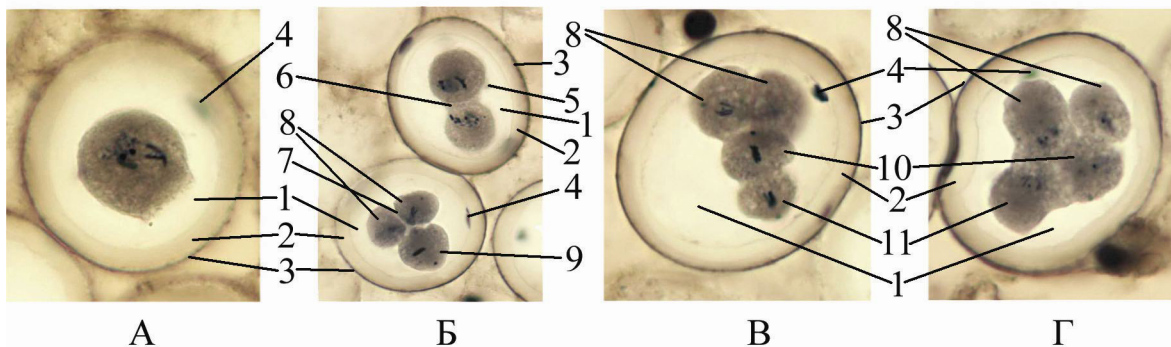


Рис. 10. Дроблення зиготи кінської аскариди (*Ascaris megalocephala*) (за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Залізний гематоксилін. Об'єктив $\times 40$.

А — зигота на початку 1-го поділу дроблення; Б — стадії двох і трьох бластомерів; В — стадія чотирьох бластомерів (Т-подібна фігура); Г — стадія чотирьох бластомерів (ромбічна фігура):

1 — перивітеліновий простір; 2 — оболонка запліднення; 3 — кутикула; 4 — залишки 1-го полярного тільця; 5 — залишки 2-го полярного тільця; 6 — перша борозна дроблення (екваторіальна); 7 — друга борозна дроблення (меридіональна); 8 — анімальні бластомери; 9 — вегетативний бластомер; 10 — «верхній» вегетативний бластомер; 11 — «нижній» вегетативний бластомер

10. Ланцетник

В центрі препарату чітко видно хорду, над якою, значно поступаючись їй за розмірами, розташовується нервова трубка. З боків знаходяться міомери, розділені на частини міосептами. У нижній частині препарату в області глотки добре помітні зяброві перегородки з розташованим праворуч від них печінковим виростом або кишковою трубкою.

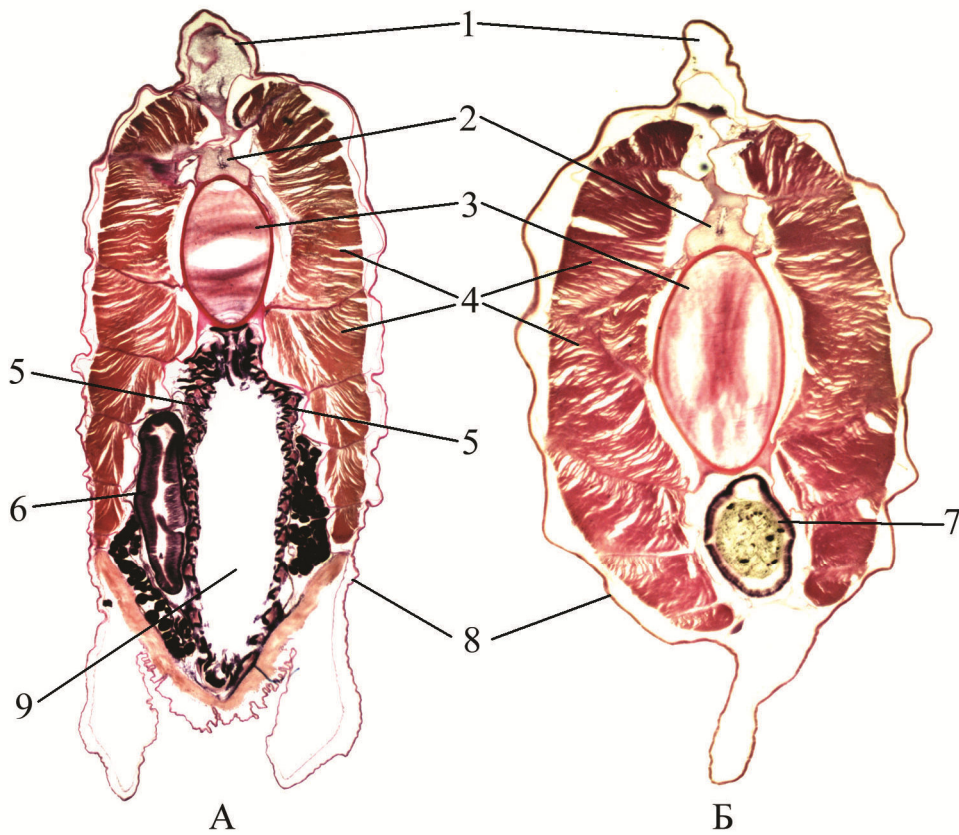


Рис. 11. Поперечні зрізи через тіло ланцетника (*Branchiostoma lanceolatum*). Гематоксилін-еозин. Об'єктив $\times 4$.

А — поперечний зріз в області глотки; Б — поперечний зріз в області кишки:

1 — спинний плавець; 2 — нервова трубка; 3 — хорда; 4 — міомери, розділені міосептами; 5 — зяброві перегородки і щілини; 6 — печінковий виріст; 7 — кишкова трубка; 8 — епідерміс; 9 — порожнина глотки

11. Дроблення зиготи жаби

На препараті зиготи трав'яної жаби чітко видно борозни дроблення, що відокремлюють бластомери один від одного. Вже на початкових стадіях утворюється бластоцель, який зміщений до анімального полюса. Помітне відставання в проходженні борозен дроблення через переобтяжений жовтком вегетативний полюс.

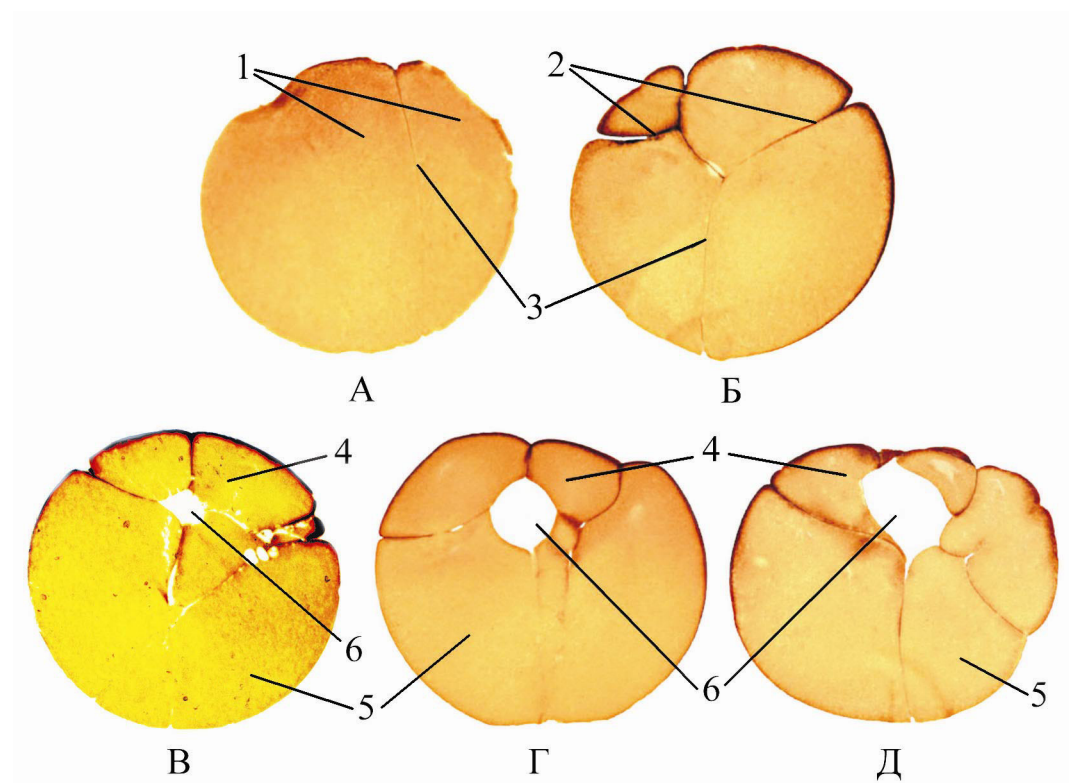


Рис. 12. Дроблення зиготи жаби (*Rana temporaria*)

(А, Б, Г, Д за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Гематоксилін-пікрофуксин. Об'єктив: А, Б, Г, Д — $\times 5$; В — $\times 4$.

А — стадія 2-ох бластомерів; Б — стадія 4-ох бластомерів; В, Г, Д — стадія 12-ти бластомерів:

1 — бластомери; 2 — широтна борозна; 3 — меридіональна борозна;
4 — бластомери анімального полюса; 5 — бластомери вегетативного полюса; 6 — бластоцель

12. Бластула жаби

На сагітальному зрізі ранньої бластули трав'яної жаби добре помітний зміщений до анімального полюса бластоцель, а також дрібні пігментовані анімальні і великі вегетативні бластомери. Стінка даху бластули помітно тонша, ніж масивна вегетативна частина стінки дна. У пізньої амфібластули дах зтоншується, а бластоцель досягає максимального об'єму.

На тотальному препараті пізньої бластули жаби також добре помітні дрібні анімальні бластомери (мікромери), які сильніше пігментовані і містять менше жовтка, ніж великі вегетативні бластомери (макромери). Клітини середнього розміру носять назву мезомерів.

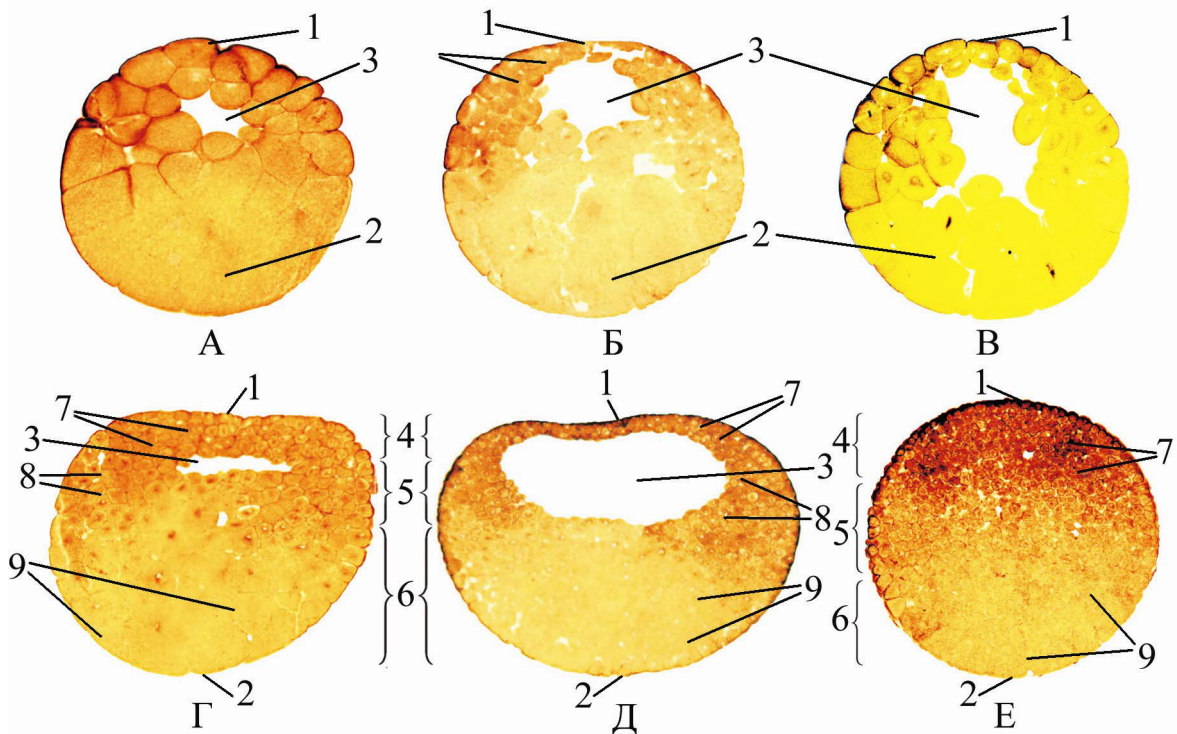


Рис. 13. Сагітальні зрізи бластул і тотальний препарат бластули трав'яної жаби (*Rana temporaria*)

(А, Б, Г, Д, Е за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Гематоксилін-пікрофуксин. Об'єктив: А, Б, Г, Д, Е — $\times 5$; В — $\times 4$.

А — рання бластула – стадія 64-ох бластомерів, В — рання бластула – стадія 128-ми бластомерів; Г — середня бластула; Д — пізня бластула; Е — тотальний препарат пізньої бластули:

1 — анімальний полюс; 2 — вегетативний полюс; 3 — бластоцель; 4 — дах бластули; 5 — крайова зона бластули; 6 — дно бластули; 7 — мікромери анімального полюса; 8 — мезомери крайової зони; 9 — макромери вегетативного полюса

13. Гастроула жаби

Гастроуляція у амфібій починається в області сірого серпа. Інвагінація вентральної ентодерми призводить до утворення щілиноподібного бластопора і його верхнього краю — спинної (дорсальної) губи.

У ранньої гастроули формування спинної губи бластопора вже чітко виражено. Вона утворюється за рахунок руху клітин поверхневого і підповерхневого шарів всередину гастроули. Формування гастроцеля спричиняє зменшення бластоцеля та зміщення його до черевної сторони. З черевної сторони зародка рух клітин всередину гастроули не відбувається.

На стадії середньої гастроули вже добре помітні сформовані бічні (латеральні) губи бластопора, в заглибленні яких знаходяться колбоподібні клітини. Після утворення черевної губи формується кільцеподібний бластопор. Він закритий жовтковим корком — великими вегетативними бластомерами, не здатними до інвагінації.

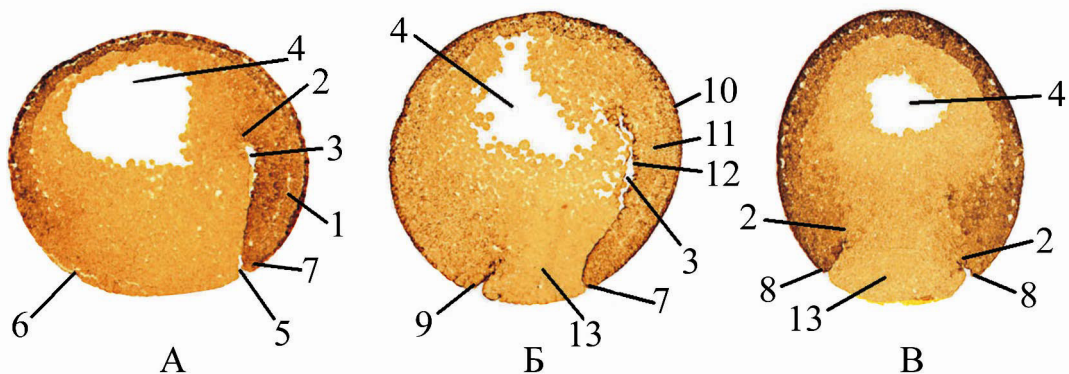


Рис. 14. Гастроула трав'яної жаби (*Rana temporaria*)

(за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Гематоксилін-пікрофуксин. Об'єктив: — $\times 5$.

А — сагітальний зріз ранньої гастроули; Б — сагітальний зріз середньої гастроули; В — поперечний зріз середньої гастроули:

1 — делямінаційна борозна; 2 — група колбоподібних клітин на вершині гастрального вп'ячування; 3 — гастроцель; 4 — бластоцель; 5 — бластопор; 6 — місце закладки черевної губи бластопора; 7 — спинна губа бластопора; 8 — бічні губи бластопора; 9 — черевна губа бластопора; 10 — багат шарова ектодерма; 11 — мезодерма; 12 — одношарова ентодерма; 13 — жовтковий корок

Під час гастрюляції переміщення клітинного матеріалу поверхневих шарів бластули відбувається через спинну (дорсальну) губу бластопора всередину зародка.

На великому збільшенні мікроскопа добре помітні тонкі деталі будови дорсальної ділянки бластопора зародка жаби. Біля вершини вп'ячування помітні колбоподібні клітини, які розташовані віялоподібно. Клітини поверхневих шарів бластули зміщуються у напрямку до спинної губи бластопора і підгортаються під неї, утворюючи дорсальну вистилку архентерона. У ході підгортання вони різко змінюють свою структуру від щільних стовпчастих до округлих роз'єднаних. З'являється делямінаційна борозна, яка чітко розмежовує підгорнутий і не підгорнутий клітинний матеріал.

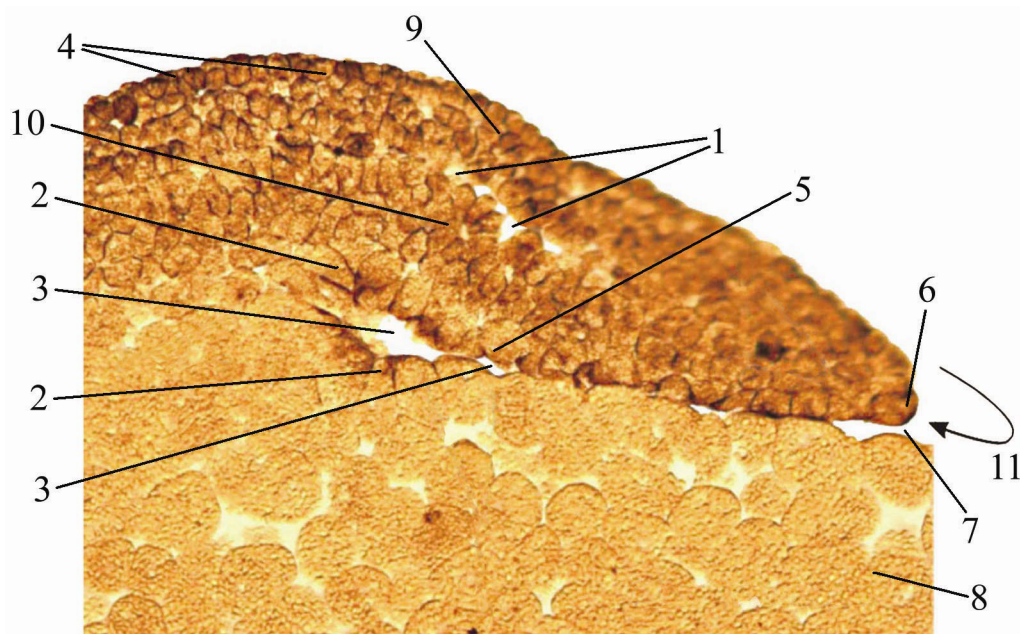


Рис. 15. Сажітальний зріз верхньої губи гастрюли трав'яної жаби (*Rana temporaria*)

(за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Гематоксилін-пікрофуксин. Об'єктив: $\times 10$:

1 — делямінаційна борозна; 2 — колбоподібні клітини; 3 — гастроцель; 4 — багат шарова ектодерма; 5 — одношарова ентодерма; 6 — спинна губа бластопора; 7 — бластопор; 8 — жовтковий корок; 9 — клітини до підгортання; 10 — клітини після підгортання; 11 — напрям підгортання клітинного матеріалу через спинну губу бластопора

14. Нейрула жаби

На стадії ранньої нейрули жаби клітини нервової пластинки витягуються, а їх апікальні поверхні скорочуються. В результаті цього формується нервовий жолобок, який з боків обмежений нервовими валиками. Вентрально від жолобка залягає зачаток хорди, під яким відокремлений смужкою кишкової ентодерми — гастроцель. В ентодермі черевної частини нейрули помітно щілиноподібний залишок бластоцеля.

На етапі пізньої нейрули розвинені нервові валики зникають і нервова пластинка перетворюється у нервову трубку з порожниною (невроцелем). Ектодерма представлена суцільним двошаровим пластом. Бластоцель майже повністю редукований. Продовжується диференціація мезодерми, в результаті чого утворюється бічна пластинка, яка належить до латеральної (несегментованої) мезодерми — зачатка майбутніх мезодермальних листків.

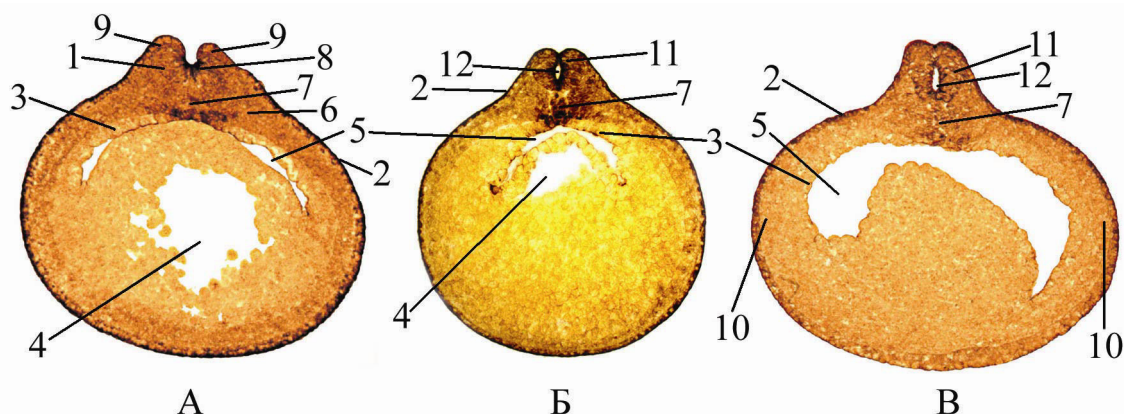


Рис. 16. Поперечний зріз нейрули трав'яної жаби (*Rana temporaria*)

(А, В за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Гематоксилін-пікрофуксин. Об'єкти: А, В — $\times 5$; Б — $\times 4$.

А — рання нейрула; Б, В — пізня нейрула:

1 — нервова пластинка; 2 — ектодерма; 3 — кишкова ентодерма; 4 — рудимент бластоцеля; 5 — гастроцель; 6 — мезодерма; 7 — хорда; 8 — нервовий жолобок; 9 — нервові валики; 10 — пластинка латеральної мезодерми; 11 — нервова трубка; 12 — невроцель

Після завершення утворення нервової трубки між нею і ектодермою утворюються клітини нервового гребеня. Хорда витягується вздовж осі зародка і стає сплюснутою з боків.

Добре помітна диференціація мезодерми на сегментовану (соміти) і несегментовану частини. Формування сомітів відбувається в краніо-каудальному напрямку. В ході подальшого розвитку вони розділяються на три складові частини: дерматом (прилягає до ектодерми), склеротом (прилягає до хорди) і міотом (розташовується між першими двома структурами).

Несегментована мезодерма представлена двома листками латеральної пластинки мезодерми: парієтальним — зовнішнім, прилеглим до ектодерми; вісцеральним — внутрішнім, прилеглим до ентодерми.

Згодом усередині соміту шизоцельно утворюється вторинна порожнина тіла — целом.

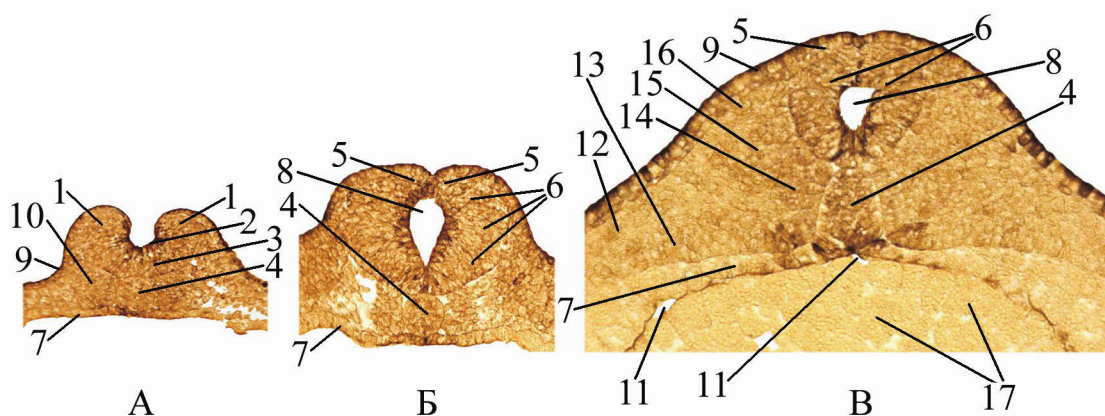


Рис. 17. Поперечний зріз нейрули трав'яної жаби (*Rana temporaria*)

(А, В за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Гематоксилін-пікрофуксин. Об'єктив $\times 10$.

А — рання нейрула; Б, В — пізня нейрула:

1 — нервові валики; 2 — нервовий жолобок; 3 — нервова пластинка; 4 — хорда; 5 — клітини нервового гребеня; 6 — стінка нервової трубки; 7 — кишкова ентодерма; 8 — невроцель; 9 — ектодерма; 10 — соміт; 11 — гастроцель; 12 — парієтальний листок несегментованої мезодерми; 13 — вісцеральний листок несегментованої мезодерми; 14 — сегментована мезодерма (склеротом); 15 — сегментована мезодерма (міотом); 16 — сегментована мезодерма (дерматом); 17 — матеріал жовткової ентодерми

15. Первинна смужка курки

На поперечному зрізі зародка курки на стадії дефінітивної первинної смужки (18—19 годин інкубації) добре помітно вп'ячування — первинну борозенку. З боків її оточує потужний клітинний пласт, який утворений в результаті активної міграції майбутніх мезодермальних клітин. Зовні від нього розташований значно тонший шар ектодерми. Після того, як мезодермальні клітини пройдуть через первинну борозенку, вони набувають зірчастої форми, характерної для мезенхіми. Нижній шар представлений клітинами ентодерми, які мають веретеноподібну форму.

По краях препарату помітні скупчення зернистих гранул жовтка.

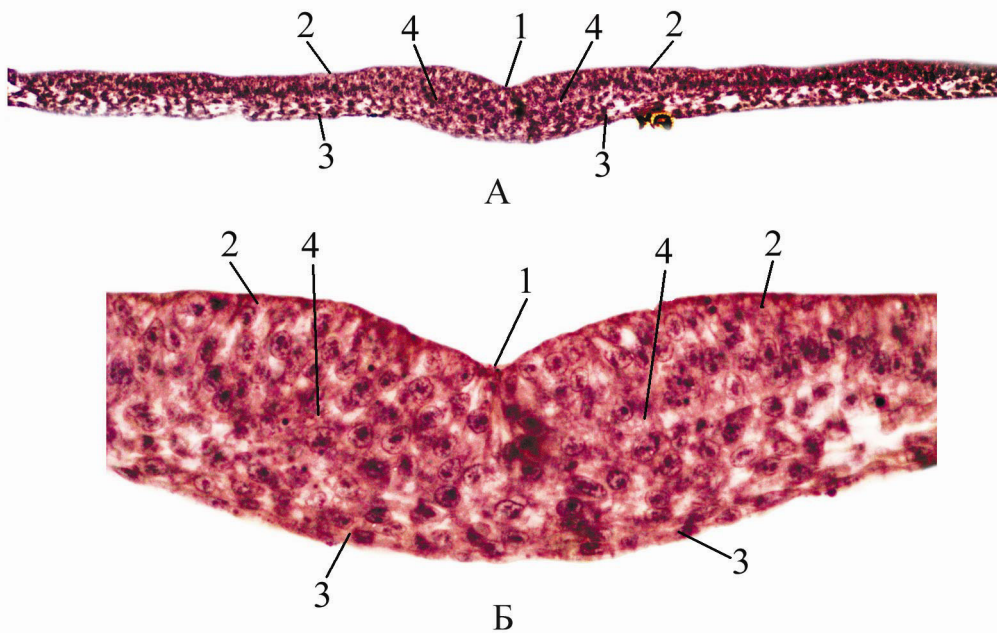


Рис. 18. Поперечний зріз через первинну борозенку зародка курки (*Gallus gallus*).

Гематоксилін. Об'єктив: А — $\times 10$; Б — $\times 40$:

1 — первинна борозенка; 2 — ектодерма; 3 — ентодерма; 4 — мезодерма

16. Соміти, хорда і нервова трубка курки

Після гаструляції починається наступна стадія розвитку — нейруляція, під час якої утворюються осьові органи. Краї нервової пластинки, розташованої на поверхні зародка, потовщуються і починають випинатись, утворюючи нервові валики. Поступово формується нервовий жолобок, який згодом перетворюється на нервову трубку, над якою зростаються краї ектодерми. Замикання країв нервової трубки і зрощення нервових валиків відбувається в ростокаудальному напрямку.

Одночасно матеріал хордального відростку ущільнюється і перетворюється на хорду, яка залягає безпосередньо під нервовою трубкою.

У мезодермальній закладці чітко виділяються частини: дорсальна — соміти і вентральна — спланхнотомі (бічні пластинки). Остання частина розділяється на вісцеральний і парієтальний листки.

Соміти за допомогою нефротомів пов'язані з парієтальним і вісцеральним листками мезодерми бічних пластинок. Між парієтальними і вісцеральними листками знаходиться вторинна порожнина тіла — целом.

У птахів до моменту закладки осьових органів відсутня кишкова трубка і немає вентральної стінки тулуба. Ці структури виникають в результаті формування тулубової складки.

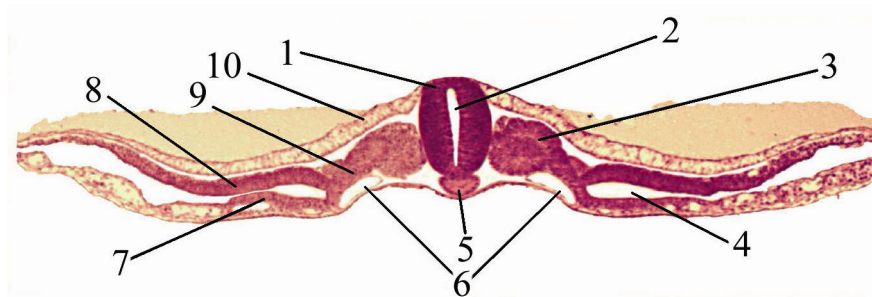


Рис. 19. Поперечний зріз зародка курки (*Gallus gallus*) на стадії формування сомітів (26—36 годин інкубації)

(за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Гематоксилін. Об'єктив $\times 10$:

1 — нервова трубка; 2 — невроцель; 3 — соміт; 4 — целом; 5 — хорда; 6 — аорта; 7 — вісцеральний листок несеgmentованої мезодерми; 8 — парієтальний листок несеgmentованої мезодерми; 9 — нефротом; 10 — ектодерма

17. Тулубова складка курки

Тулубова складка утворюється з ектодерми і парієтального листка мезодерми на межі зародкового і позазародкового матеріалу. Вершина складки направлена всередину і проходить між тілом зародка і жовтковим мішком. Внаслідок просування тулубової складки тіло зародка піднімається над жовтком і втягує всередину зародкову (кишкову) ентодерму внаслідок чого виникає вентральна стінка тулуба і кишкова трубка, яка залишається з'єднаною з жовтковим мішком за допомогою жовткового стебельця. Одночасно формується жовтковий мішок із позазародкової ентодерми і вісцерального листка мезодерми. З головного кінця виникає тулубова складка, яка поступово просувається у напрямку до хвоста зародка.

Паралельно з утворенням тулубової складки виникає амніотична складка, вершина якої спрямована вгору (існують дві амніотичні складки — головна і хвостова, які ростуть назустріч одна одній). Амніотичні складки змикаються над тілом зародка. У їх утворенні беруть участь ектодерма і парієтальний листок мезодерми. В результаті виникають дві оболонки: амніотична, що оточує одноіменну порожнину, і серозна, яка обмежує позазародковий целом (екзоцелом).

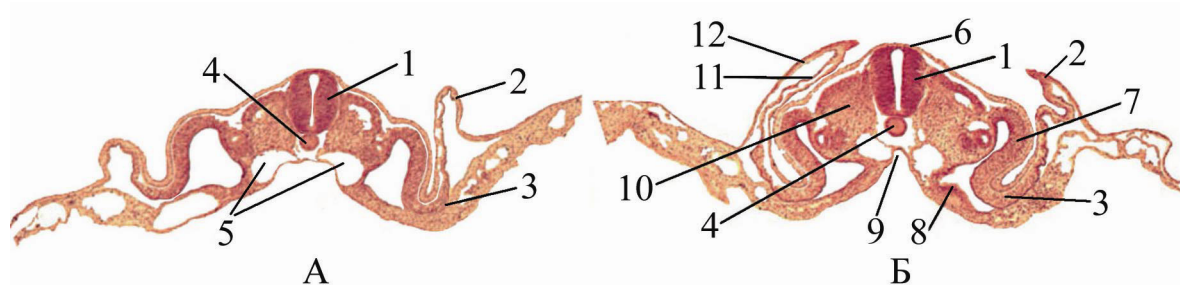


Рис. 20. Поперечний зріз зародка курки (*Gallus gallus*) на ранніх стадіях утворення тулубової і амніотичної складок (за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Гематоксилін. Об'єктив $\times 5$.

А — приблизно після 2 діб інкубації; Б — приблизно після 3 діб інкубації:

1 — нервова трубка; 2 — амніотична складка; 3 — тулубова складка; 4 — хорда; 5 — аорта; 6 — зародкова ектодерма; 7 — парієтальний листок зародкової мезодерми; 8 — вісцеральний листок зародкової мезодерми; 9 — порожнина кишки; 10 — соміт; 11 — парієтальний листок позазародкової мезодерми; 12 — позазародкова ектодерма

На стадії 50—56 годин інкубації, окрім добре виражених зародкових оболонок, відбувається диференціювання сегментованої мезодерми (соміту).

Дорсолатеральна частина соміту диференціюється в дерматом, що згодом дає початок сполучнотканинній основі шкіри. Центральна частина перетворюється в міотом, в майбутньому з нього утворюється скелетна мускулатура. Вентромедіальна частина дає початок склеротому, який є зачатком кісткового осьового скелета і всіх видів сполучної тканини (власне сполучної, хрящової і кісткової).

Із проміжної мезодерми (ніжок сомітів або нефротомів) послідовно утворюється декілька типів нирок: пронефрос, мезонефрос і метанефрос.

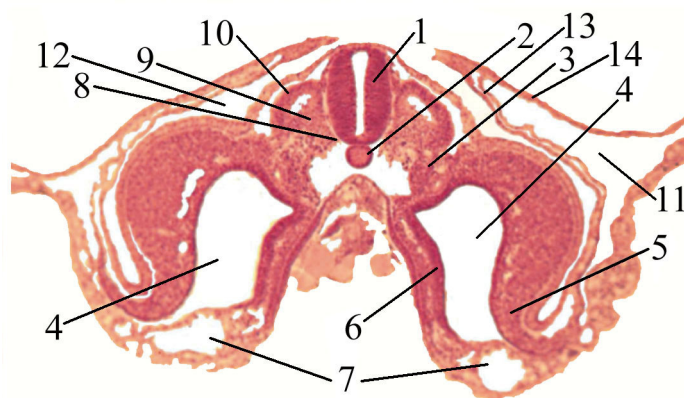


Рис. 21. Поперечний зріз зародка курки (*Gallus gallus*) на стадії утворення тулубової і амніотичної складок (50—56 годин інкубації) (за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Гематоксилін. Об'єктив ×5:

1 — нервова трубка; 2 — хорда; 3 — пронефрос; 4 — вторинна порожнина тіла (целом); 5 — парієтальний листок несегментованої зародкової мезодерми; 6 — вісцеральний листок несегментованої зародкової мезодерми; 7 — кровоносні судини жовткового мішка; 8 — склеротом; 9 — міотом; 10 — дерматом; 11 — екзоцелом; 12 — амніотична порожнина; 13 — амніотична оболонка; 14 — серозна оболонка

18. Зародок курки

На тотальному препараті зародка курки (стадії 16—19 годин інкубації) добре помітні дві області зародкового диска: світле поле (*area pellucida*) і темне поле (*area opaca*). До цього часу світле поле набуває грушоподібної форми. Первинна смужка видовжена в передньо-задньому напрямку і займає до $3/4$ довжини світлого поля. Під час подальшого розвитку вона починає втягуватись по довжині і формує первинну борозенку обмежану з боків нервовими валиками. Спереду від неї розташований гензенівський вузлик. В подальшому відбувається регресія первинної смужки. Клітини, що мігрують через гензенівський вузлик у напрямку до голови зародка, формують хордальний (головний) відросток.

На тотальному препараті зародка курки (стадії 21—23 годин інкубації) хордальний (головний) відросток витягується далеко вперед від гензенівського вузлика, який сильно зміщується в каудальному напрямку. Спереду від хорди утворюється ектодермальна (головна) складка, яка відокремлює головний відділ зародка від жовтка, та формуються нервові валики. Дещо нижче відбувається сегментація осової мезодерми — утворюється перша пара сомітів.

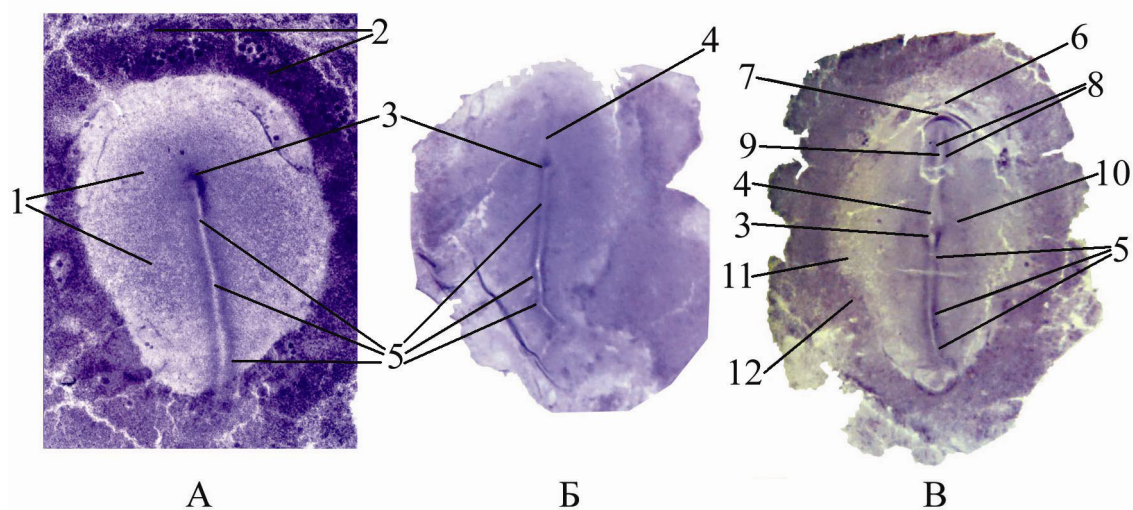


Рис. 22. Тотальний препарат зародка курки (*Gallus gallus*)

(Б, В — за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Гематоксилін. Об'єктив: А — $\times 4$; Б — $\times 2$; В — $\times 2,5$.

А — 16 годин інкубації; Б — 19 годин інкубації; В — 23 години інкубації:

1 — світле поле; 2 — темне поле; 3 — гензенівський вузлик; 4 — хордальний відросток; 5 — первинна смужка (борозенка); 6 — проамніон; 7 — головна складка; 8 — нервові валики; 9 — нервова пластинка; 10 — соміт; 11 — кров'яні острівці; 12 — край обростання

На тотальному препараті зародка курки (стадії до 32 годин інкубації) помітне початкове диференціювання переднього відділу нервової трубки. Він за допомогою поперечних перетяжок поділяється на первинні мозкові міхури: передній (prosencephalon), середній (mesencephalon) і задній (rhombencephalon). Останній переходить в зачаток спинного мозку. Передній невропор до цього часу замикається. Слабо виражені перетяжки в області rhombencephalon (ромбомери) дають початок V—X парам черепномозкових нервів.

До 34—35 годин інкубації prosencephalon перетворюється в кінцевий (telencephalon) і проміжний (diencephalon) мозок, mesencephalon залишається неподіленим, а з rhombencephalon формуються задній (metencephalon) і довгастий (myelencephalon) мозок.

В області проміжного мозку чітко видно парні випинання — очні міхури. В області заднього мозку закладаються два випинання — слухові ямки. По краю препарату розташовані кров'яні острівці (зачатки кровоносних судин). Осьова мезодерма утворює 11—12 пар сомітів.

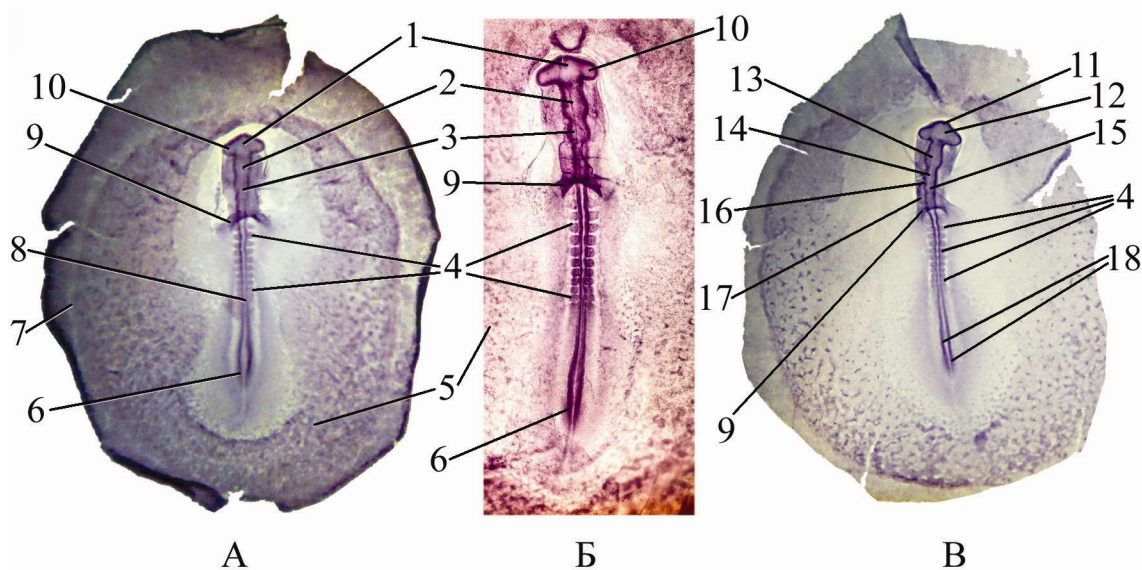


Рис. 23. Тотальний препарат зародка курки (*Gallus gallus*)

(А, В — за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Гематоксилін. Об'єктив: А — $\times 3,2$; Б — $\times 4$; В — $\times 1,8$.

А, Б — 32 години інкубації; Б — 34 години інкубації:

1 — первинний передній мозковий міхур; 2 — первинний середній мозковий міхур; 3 — первинний задній мозковий міхур; 4 — соміти; 5 — кров'яні острівці; 6 — первинна смужка; 7 — край обростання; 8 — задній невропор; 9 — жовткова вена; 10 — очний міхур; 11 — передній мозок; 12 — проміжний мозок; 13 — середній мозок; 14 — задній мозок; 15 — довгастий мозок; 16 — слухова ямка; 17 — зачаток серця; 18 — нервові валики

У зародка курки на стадії 39—40 годин інкубації формується амніотична складка. Стає добре помітним головний мозковий згин. Кількість сомітів збільшується до 14—16 пар. Зачаток серця має форму зігнутої трубки і розташовується збоку від головного мозку. Згодом починається поворот зародка в краніальній області. Проміжний і кінцевий мозок, які лежать спереду від мозкового згину, повертаються на 90° у бік жовтка. Поступово весь передній відділ зародка зміщується в ліву сторону (при розгляді з дорсального боку).

На стадії 46 годин інкубації (вигляд з вентрального боку) стають добре помітними численні кровоносні судини жовткового мішка. Безпосередньо від серця відходять права і ліва жовткові вени. Особливістю жовткового кровообігу курячого ембріона є той факт, що венозні капіляри збирають із стінок жовткового мішка збагачену киснем артеріальну кров і направляють її до зародка, а артеріальні судини, навпаки, виносять венозну кров із зародка. Спостерігається істотне збільшення переднього мозку, а також кількості відокремлених пар сомітів (до 18—20).

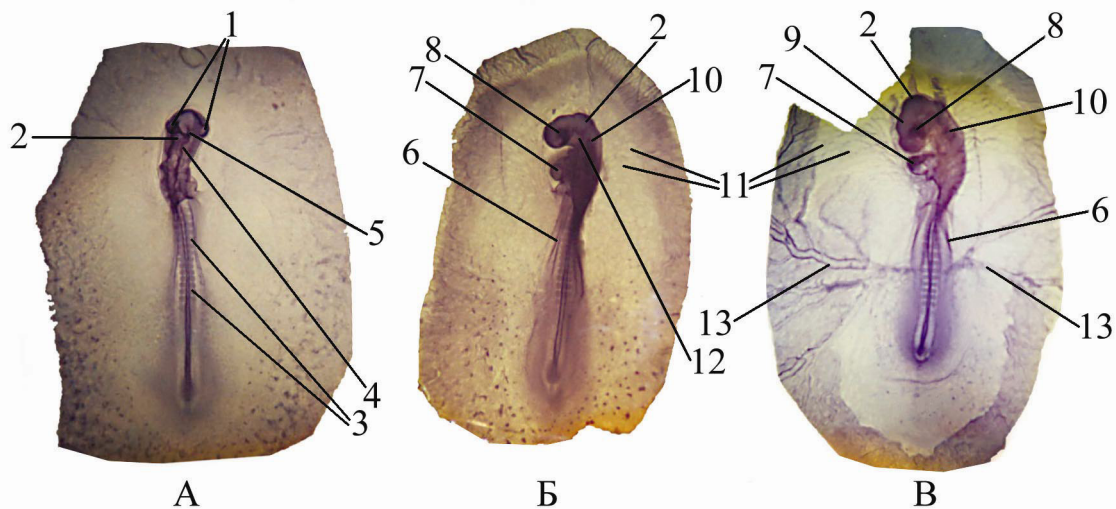


Рис. 24. Тотальний препарат зародка курки (*Gallus gallus*)

(за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Гематоксилін. Об'єктив: А — $\times 1,8$; Б — $\times 1,7$; В — $\times 1,25$.

А — 39 годин інкубації; Б — 42 години інкубації (вигляд з вентрального боку); В — 46 годин інкубації:

1 — очні міхури; 2 — середній мозок; 3 — соміти; 4 — слухова ямка; 5 — передній мозок; 6 — край амніотичної складки; 7 — зачаток серця; 8 — очний келих; 9 — проміжний мозок; 10 — слуховий міхурець; 11 — жовткові вени; 12 — тім'яний згин; 13 — жовткові артерії

19. Поперечний зріз зародка курки

До початку четвертої доби інкубації на тотальному препараті зародка курки стає добре помітним алантоїс. Він є округлим утвором, що випинається в екзоцелом переважно на рівні зачатка верхніх кінцівок.

Починають з'являтися зяброві щілини. Найбільш великою ділянкою головного відділу зародка є порожнина середнього мозку. Формуються зачатки очей і кінцівок курячого ембріона.

Формування головного і шийного згинів в ході розвитку призводить до того, що площина поперечного зрізу може одночасно проходити через область головного і тулубового відділів зародка. Унаслідок цього в полі зору одночасного виявляються структури тулуба (нервова трубка, хорда, аорта і ін.) і голови (порожнина середнього мозку, око). Між ними розташовуються зачатки серцево-судинної системи (серце) і деякі позазародкові органи (алантоїс).

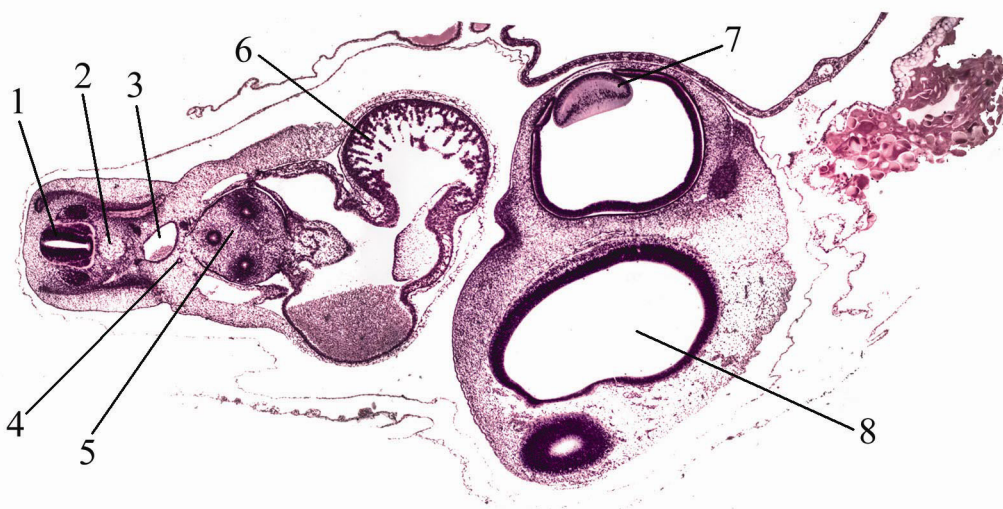


Рис. 25. Поперечний зріз зародка курки (*Gallus gallus*) на стадії 96 годин інкубації

Гематоксилін-еозин. Об'єктив. $\times 4$:

1 — нервова трубка; 2 — хорда; 3 — аорта; 4 — вольфово тіло (первинна нирка); 5 — зачаток серця; 6 — жовткові вени; 7 — зачаток ока; 8 — порожнина середнього мозку

20. Зародок форелі

На поперечному зрізі зародка форелі добре помітний жовтковий мішок, який належить до позазародкових органів і забезпечує переробку запасу поживних речовин, накопичених у полілецитальних та телоцитальних яйцях костистих риб. Стінка мішка утворюється в результаті обростання вегетативного полюса яйця під час гастрюляції позазародковою ектодермою, мезенхімою і ентодермою.

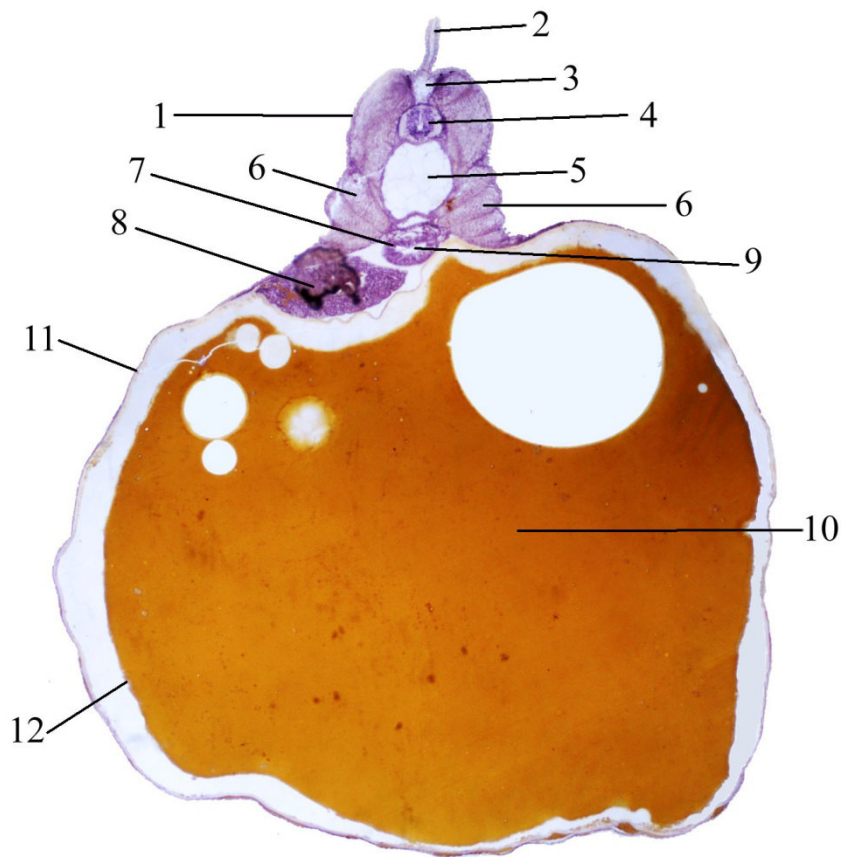


Рис. 26. Поперечний зріз зародка форелі (*Salmo trutta*)

Гематоксилін-пікрофуксин. Об'єктив $\times 4$:

1 — зародкова ектодерма; 2 — спинний плавець; 3 — камера спинного плавця; 4 — нервова трубка; 5 — хорда; 6 — міомери, розділені міосептами; 7 — кишкова (зародкова) ентодерма; 8 — печінка; 9 — порожнина кишки; 10 — жовток; 11 — позазародкова ектодерма; 12 — ентодерма (позазародкова) жовткового мішка

21. Зародок пацюка

Для ссавців характерні всі види провізорних органів, які характерні для вищих хребетних (*Amniota*): амніон, жовтковий мішок, алантоїс і хоріон, які формуються між першою і другою фазами гастрюляції.

Мігруючи, позазародкова мезодерма тонким шаром оточує амніотичний і жовтковий мішки. Вона займає простір між трофобластом і первинним жовтковим мішком. У майбутній каудальній частині зародка позазародкова мезодерма формує щільний тяж клітин – ніжку, яка пов'язує амніотичний і жовтковий мішки з трофобластом.

Поступово відбувається розмежування тіла зародка від позазародкових оболонок, диференціація мезодерми та остаточне формування осьових органів.

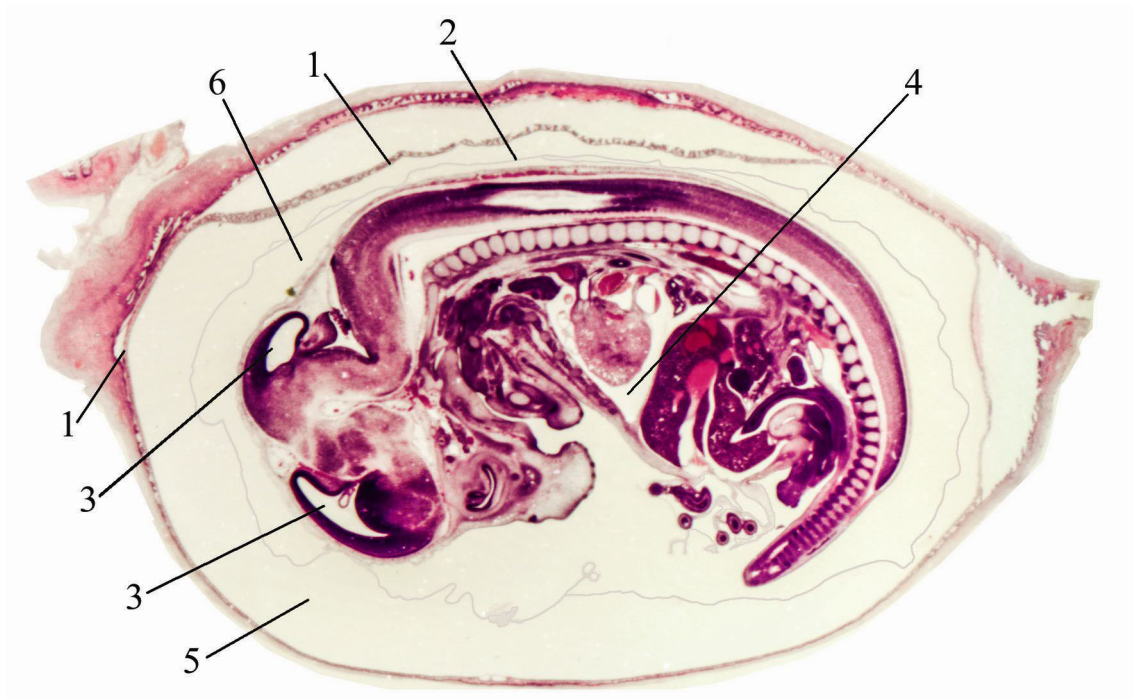


Рис. 27. Сакітальний зріз зародка пацюка (*Rattus norvegicus*).

Гематоксилін-еозин. Об'єктив $\times 4$:

1 — хоріон; 2 — амніотична оболонка; 3 — порожнина головного мозку;
4 — целом; 5 — екзоцелом; 6 — амніотична порожнина

22. Алантоїс курки

Тонкі стінки алантоїса зародка курки мають багато кровоносних судин. Алантоїс складається з двох частин — внутрішньої, яка розвивається з ентодерми кишки, та зовнішньої, яка формує кровоносні судини алантоїса і походить з вісцерального листка несегментованої мезодерми.

Розростаючись в порожнині екзоцелома, алантоїс зростається з мезодермою серозної оболонки, утворюючи хоріоалантоїс. Такий контакт дозволяє забезпечити високий рівень газообміну ембріона. Окрім дихання алантоїс бере участь в утилізації кальцію шкарлупової оболонки та служить органом накопичення продуктів азотистого обміну. Із зародком хоріоалантоїс з'єднаний за допомогою пупкових артерій і вен.

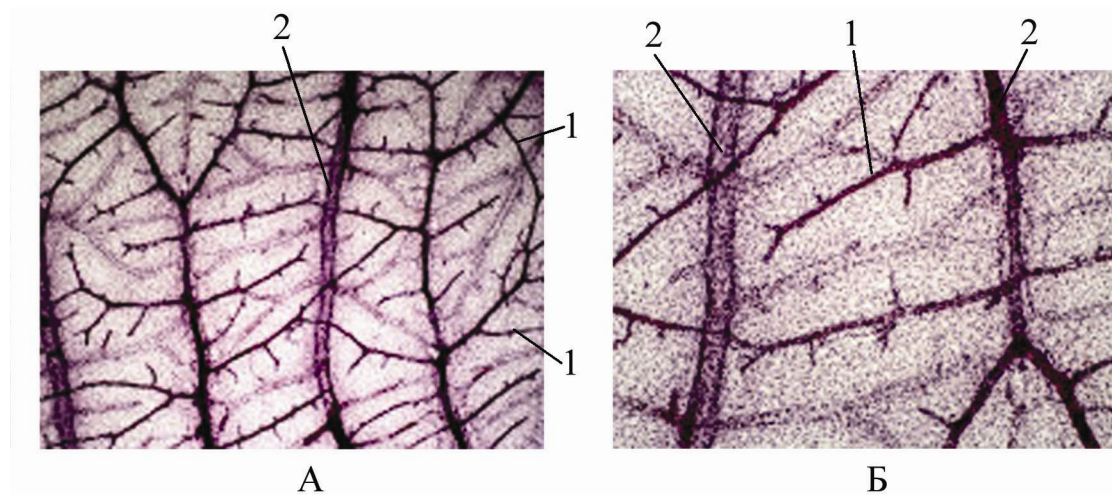


Рис. 28. Тотальний препарат алантоїса курки (*Gallus gallus*).

Гематоксилін-еозин. Об'єктив: А — $\times 10$; Б — $\times 40$:

1 — великі судини стінки алантоїса; 2 — дрібні судини (капіляри) стінки алантоїса

23. Амніон людини

Амніотична оболонка зародка людини має ектодермальне походження, оскільки, утворюється в результаті шизоцельного (кавітаційного) розходження клітин епібласта.

Після обростання амніотичного міхурця мезодермою можна говорити про гомологічність вказаної структури амніону птахів.

На великому збільшенні мікроскопа помітні численні, щільно розміщені клітини з великими темнозбарвленими ядрами.

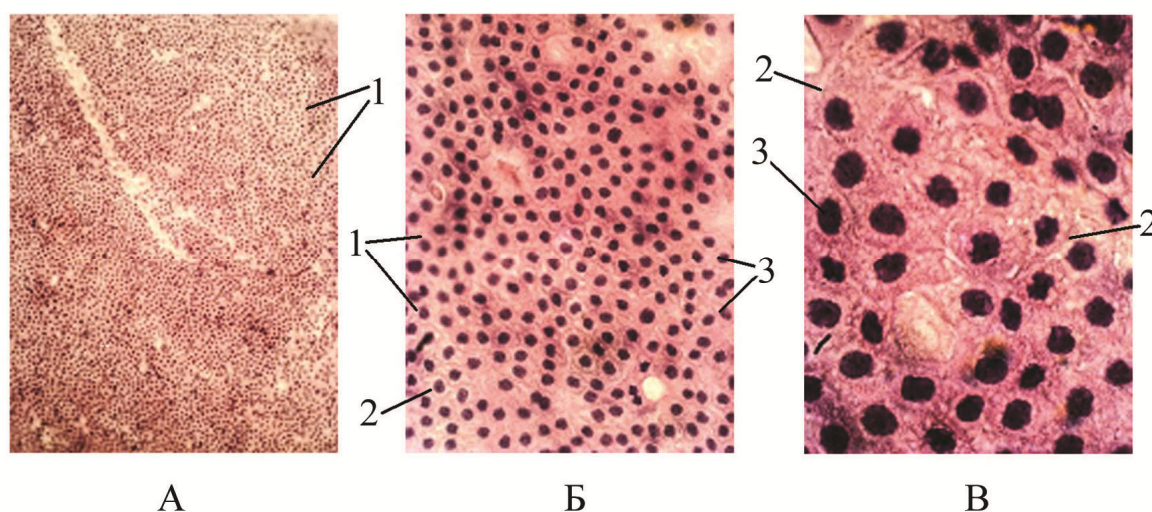


Рис. 29. Тотальний препарат амніона зародка людини (*Homo sapiens*).

Гематоксилін-еозин. Об'єктив: А — $\times 10$; Б — $\times 40$; В — $\times 100$:

- 1 — клітини амніотичної оболонки;
- 2 — мембрана клітини;
- 3 — ядра клітин амніона

24. Ворсинки хоріона людини

На препараті плаценти людини, помітні клітини цитотрофобласта, які майже повністю редукуються, а їхні ядра стають частиною синцитіотрофобласта.

На малому збільшенні мікроскопа добре помітні третинні ворсинки хоріона, тобто ворсинки, в які вже вросли кровоносні судини (плодові капіляри).

За функціями вони поділяються на стовбурові (якірні) та кінцеві (трофічні). Якірні ворсинки врастають у септи материнської частини плаценти і зростаються з нею. Кінцеві ворсинки закінчуються вільно у лакунах і омиваються материнською кров'ю здійснюючи трофічну функцію.

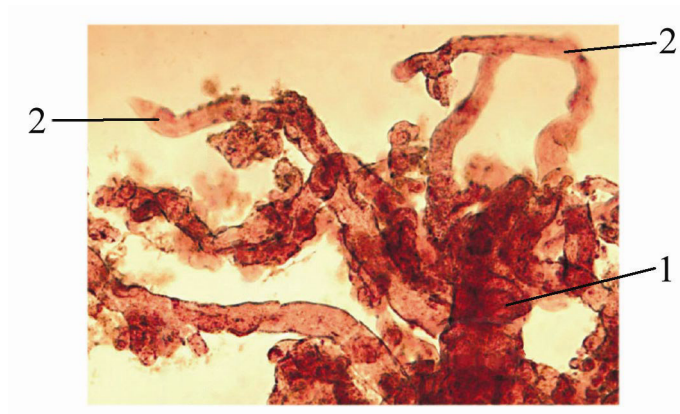


Рис. 30. Тотальний препарат ворсинки хоріону людини (*Homo sapiens*) (за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Кармін. Об'єктив $\times 10$:

- 1 — стовбура ворсинка хоріону;
- 2 — кінцеві ворсинки хоріону

25. Пуповина свині

Зв'язок ембріона з плацентою здійснюється за допомогою пупкового канатика, який формується з мезенхіми амніотичної ніжки і жовткового мішка. Зв'язок кровоносної системи зародка з судинами хоріону забезпечується переважно через алантоїс.

Після утворення тулубової складки поверхня пупкового канатика вкривається амніотичною ектодермою. Згодом жовтковий мішок і алантоїс поступово редукуються. В пупковому канатику проходять дві артерії і одна вена. По артеріях тече венозна кров від плоду до плаценти, а по вені до плоду притікає артеріальна кров. Судини оточені драглистою речовиною (вартонів холодець), яка містить багато основної речовини і сполучнотканинні клітини.

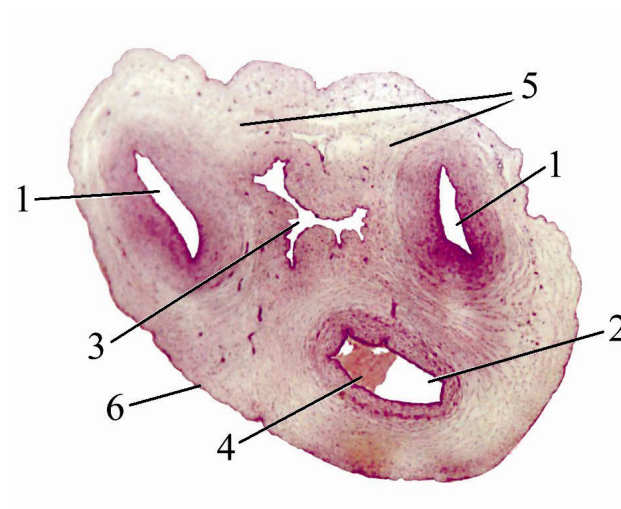


Рис. 31. Поперечний зріз пупкового канатика зародка свині (*Sus scrofa*) (за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Гематоксилін-еозин. Об'єктив $\times 2$:

1 — просвіти пупкових артерій; 2 — просвіт пупкової вени; 3 — залишки алантоїдної ніжки; 4 — кров'яні тільця; 5 — сполучна тканина пуповини (вартонів холодець); 6 — амніотична ектодерма

ЛІТЕРАТУРА

Основна:

1. Алмазов, И. В. Атлас по гистологии и эмбриологии [Текст] / И. В. Алмазов, А. С. Сутулов. – М. : Медицина, 1978. – 544 с.
2. Волкова, О. В. Гистология, цитология и эмбриология : Атлас [Текст] / О. В. Волкова, Ю. К. Елецкий. – М. : Медицина, 1996. – 542 с.
3. Кузнецов, С. Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии [Текст] / С. Л. Кузнецов, Н. Н. Мушкамбаров, В. Л. Горячкина. – М. : Медицинское информационное агенство, 2002. – 374 с.
4. Маслова, Г. Т. Краткий атлас по биологии индивидуального развития: учеб. пособие [Текст] / Г. Т. Маслова, А. В. Сидоров. – Минск : БГУ, 2008. – 108 с.
5. Самусев, Р. П. Атлас по цитологии, гистологии и эмбриологии: учеб. пособие для студ. высш. мед. учеб. заведений [Текст] / Р. П. Самусев, Г. И. Пупышева, А. В. Смирнов; Ред. Р. П. Самусев. – М. : ООО Издательский дом «ОНИКС 21 ВЕК» : ООО Изд-во «Мир и Образование», 2004. – 399 с.
6. Фалин, Л. И. Эмбриология человека. Атлас [Текст] / Л. И. Фалин. – М. : Медицина, 1976. – 542 с.

Додаткова:

7. Белоусов, Л. В. Основы общей эмбриологии [Текст] / Л. В. Белоусов. – М. : Изд-во МГУ, Наука, 2005. – 368 с.
8. Бодемер, Ч. Современная эмбриология [Текст] / Ч. Бодемер. – М. : Мир, 1971. – 446 с.
9. Волькович, Э. И. Общая и медицинская эмбриология : Учеб. пособ. для мед. вузов [Текст] / Э. И. Волькович. – СПб. : Фолиант, 2003. – 316 с.
10. Газарян, К. Г. Биология индивидуального развития животных [Текст] / К. Г. Газарян, Л. В. Белоусов. – М. : Высш. школа, 1983. – 287 с.
11. Гилберт, С. Биология развития [Текст] : В 3-х т. / С. Гилберт. – М. : Мир, 1994. – Т. 1. – 228 с.; Т. 2. – 235 с.; Т. 3. – 352 с.
12. Голиченков, В. А. Практикум по эмбриологии : учеб. пособие для студ. ун-ов [Текст] / В. А. Голиченков, М. Л. Семенова. М. : Академия, 2004. – 208 с.
13. Голиченков, В. А. Эмбриология : учеб. для вузов [Текст] / В. А. Голиченков, Е. А. Иванов, Е. Н. Никерясова. – М. : Академия, 2004. – 218 с.
14. Данилов, Р. К. Общая и медицинская эмбриология [Текст] / Р. К. Данилов, Т. Г. Боровая. – СПб. : СпецЛит, 2003. – 231 с.
15. Карлсон, Б. Основы эмбриологии по Пэттену: В 2 т. [Текст] / Б. Карлсон. – М. : Мир, 1983. – Т. 1. – 358 с.; Т. 2. – 390 с.
16. Кнорре, А. Г. Краткий очерк эмбриологии человека [Текст] / А. Г. Кнорре. – Л. : Медицина, 1967. – 268 с.
17. Токин, Б. П. Общая эмбриология [Текст] / Б. П. Токин. – М. : Высш. школа, 1987. – 480 с.

ЗМІСТ

Передмова.....	3
1. Статева залоза беззубки.....	4
2. Яєчник жаби і яйцеклітина жаби.....	5
3. Яєчник ссавця і яйцеклітина кішки.....	6
4. Сперматозоїди півня.....	8
5. Сперматозоїди морської свинки.....	9
6. Сім'яник пацюка.....	10
7. Запліднення у аскариди.....	11
8. Синкаріон аскариди.....	12
9. Дроблення зиготи аскариди.....	13
10. Ланцетник.....	14
11. Дроблення зиготи жаби.....	15
12. Бластула жаби.....	16
13. Гастроула жаби.....	17
14. Нейрула жаби.....	19
15. Первинна смужка курки.....	21
16. Соміти, хорда і нервова трубка курки.....	22
17. Тулубова складка курки.....	23
18. Зародок курки.....	25
19. Поперечний зріз зародка курки.....	28
20. Зародок форелі.....	29
21. Зародок пацюка.....	30
22. Алантоїс курки.....	31
23. Амніон людини.....	32
24. Ворсинки хоріону людини.....	33
25. Пуповина свині.....	34
Література.....	35