

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ  
ДЕРЖАВНИЙ ВИЩИЙ НАВЧАЛЬНИЙ ЗАКЛАД  
«УЖГОРОДСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ»  
Біологічний факультет  
Кафедра зоології**

**А.Т. Дудинська, Ф.Ф. Куртяк, Я.С. Гасинець**

# **БІОЛОГІЯ ІНДИВІДУАЛЬНОГО РОЗВИТКУ**

*Навчально-методичний посібник*

**для студентів біологічного факультету ДВНЗ «УжНУ»**

**Ужгород  
2021**

УДК 591.3

Біологія індивідуального розвитку: навчально-методичний посібник / А.Т. Дудинська, Ф.Ф. Куртяк, Я.С. Гасинець. – Ужгород: Вид-во УжНУ «Говерла», 2021. – 60 с.

ISBN 978-617-7825-47-9

Посібник є розробкою за навчальною дисципліною «Біологія індивідуального розвитку», що викладається для студентів біологічного факультету УжНУ. У даному посібнику розкрито основні теоретичні відомості, методичні вказівки до виконання лабораторних робіт. До кожної лабораторної роботи наведена тема, мета, обладнання, короткий теоретичний опис, хід виконання роботи з ілюстраціями об'єктів, питання для контролю знань що розглядаються.

**Рецензенти:**

*Корчинська Оксана Олександрівна – професор кафедри акушерства та гінекології Державного вищого навчального закладу «Ужгородський національний університет», доктор медичних наук, професор*

*Онисько Олеся Василівна – кандидат медичних наук, лікар гінеколог, репродуктолог Медичного центру “Плюсмед”*

*Рекомендовано до друку Вченою радою  
Державного вищого навчального закладу  
«Ужгородський національний університет»  
(протокол №2 від 25 лютого 2021 р.)*

**У тексті посібника використано ілюстрації із наступних видань:**

*Маслова Г.Т.* Краткий атлас по биологии индивидуального развития: учеб. Пособие [Текст] / Г.Т. Маслова, А. В. Сидоров. – Минск: БГУ, 2008. – 108 с.

*Алмазов, И. В.* Атлас по гистологии и эмбриологии / И. В. Алмазов, А. С. Сутулов. – М. : Медицина, 1978. – С. 544 с.

ISBN 978-617-7825-47-9

© ДВНЗ «УжНУ», 2021

## ЗМІСТ

<b>Передмова</b> .....	4
<b>Лабораторна робота 1. Статеві клітини</b> .....	5
<b>Лабораторна робота 2. Оогенез. Сперматогенез</b> .....	11
<b>Лабораторна робота 3. Мейоз і запліднення</b> .....	20
<b>Лабораторна робота 4. Дробіння і бластуляція</b> .....	25
<b>Лабораторна робота 5. Гастрюляція і нейруляція у земноводних</b> .....	32
<b>Лабораторна робота 6. Гастрюляція і нейруляція у птахів</b> .....	37
<b>Лабораторна робота 7. Розвиток зародкових оболонок і жовткового мішка птахів</b> .....	43
<b>Лабораторна робота 8. Розвиток ссавців</b> .....	49
<b>Література</b> .....	58



## ПЕРЕДМОВА

Біологія розвитку – стрімко прогресуюча біологічна дисципліна. Вона являє собою науку про становлення організму в ході онтогенезу. Це одночасно одна із самих старих і наймолодших галузей природознавства. Біологія розвитку, яка у наш час динамічно розвивається, наближається до розуміння молекулярно-клітинних механізмів виникнення живих організмів. Саме їй належить об'єднуюча роль у відносинах різних біологічних дисциплін. Вона дає основу для інтеграції молекулярної біології, фізіології, біохімії, морфології, онкології, імунології, а також еволюційних та екологічних досліджень.

Елементарні і загальні закономірності процесів розвитку в живій природі можна усвідомити на основі розгляду матеріалу щодо основних закономірностей розвитку різних видів тварин та людини в онтогенезі, гістогенезу органів і тканин, метаморфозу та періодичних формотворчих процесів, росту та регенерації.

Більшість біологічних дисциплін вивчають, як правило, статичні, відносно незмінені структури, або зворотні циклічні процеси. Основна ж властивість ембріональних процесів - їхня незворотність, що приводить до утворення досконалих природних систем.

Метою курсу є сформувати у студентів цілісну систему знань про розвиток тваринних організмів і механізми, що його забезпечують; уявлення про умови відтворення організмів, онтогенез і філогенез, життєві цикли, етапи та процеси індивідуального розвитку, причини аномалій, біологічний вік; методи одержання та дослідження ембріонального матеріалу; причини аномалій; ембріональні біотести для оцінки забруднень природного середовища.

Даний курс тісно пов'язаний з дисциплінами, які студенти опанували протягом попереднього періоду навчання: загальною цитологією, гістологією, зоологією та анатомією людини.

Дисципліна "Біологія індивідуального розвитку" призначена для підготовки бакалаврів природничо-наукових напрямків, її особливість складається у фундаментальному характері викладу предмета, що має метою формування у студентів біологічного мислення та цілісного природничо-наукового світогляду. Курс "Біологія індивідуального розвитку" у фундаментальному навчанні бакалаврів може служити сполучною ланкою природничо-наукового та гуманітарного знання.

**Лабораторна робота №1.**  
**Тема. Статеві клітини.**

**Мета:** вивчити будову яйцеклітини та сперматозоїдів.

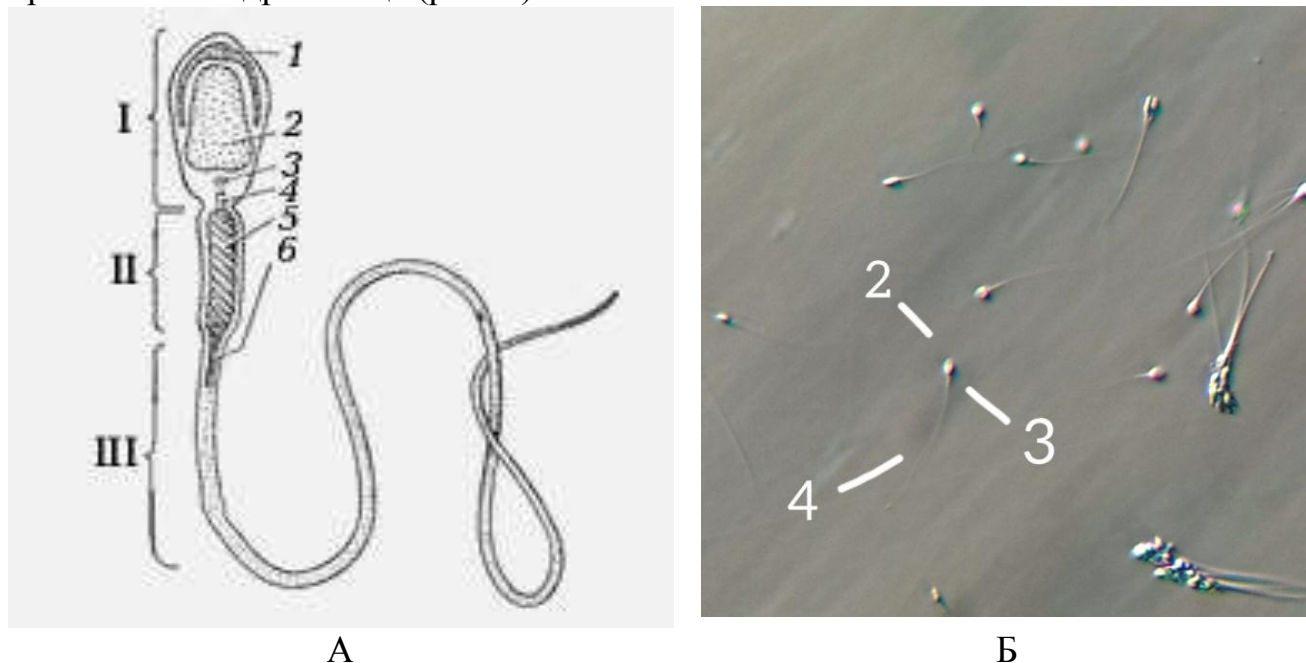
**Обладнання:** мікроскопи, мікропрепарати, таблиці, атласи.

Клітини організму поділяються на статеві та соматичні. У більшості тварин відокремлення статевих клітин відбувається на ранніх етапах ембріогенезу. В основі цього процесу лежить ооплазмична сегрегація цитоплазми.

Статеві клітини у всіх тварин, які мають морфологічно виражені гонади, закладаються поза ними (екстрагонадно). З моменту виділення і до вселення в гонаду їх називають первинними статевими клітинами (ПСК).

Чоловічі та жіночі ПСК не відрізняються. Незважаючи на те, що стать зародків визначається хромосомним набором, отриманим зиготою під час запліднення, відмінності в їх будові стають помітними лише при диференціюванні статевої залози. Зачатки чоловічих і жіночих гонад складаються з коркової та мозкової зони. У випадках розвитку сім'яників (яєчників) виникають розбіжності у розташуванні статевих клітин: у самців вони розташовуються в мозковій, а у самок у корковій області, даючи початок, відповідно, *сперматогоніям* або *оогоніям* [4].

Сперматозоїд містить: гаплоїдне ядро; рухову систему, що забезпечує переміщення ядра, і міхурець, заповнений ферментами, необхідними для проникнення ядра в яйце (рис. 1).



**Рис. 1. Будова сперматозоїда (А) та сперматозоїди людини (фото Куртяк Ф.Ф.) (Б)**

I – голівка; II – шийка і тіло; III – хвіст;

1 – акросома; 2 – ядро; 3 – проксимальна центріоля; 4 – дистальна центріоля; 5 – мітохондріальна спіраль; 6 – мікротрубочки.

Більша частина цитоплазми спермія елімінується при його дозріванні. Зберігаються тільки деякі органели, що видозмінені для виконання своєї функції. У період дозрівання спермія його гаплоїдне ядро набуває обтічної форми, а ДНК ущільнюється. Попереду від такого конденсованого гаплоїдного ядра лежить *акросомний міхурець*, який утворюється з апарату Гольджі.

Усередині акросоми є ферменти: гіалуронідаза і *трипсин*. Вони впливають на оболонку яйціклітини: гіалуронідаза розчиняє *блискучу оболонку* яйціклітини, трипсин порушує цілісність *фолікулярної оболонки*.

У більшості видів спермії здатні пересуватися на великі відстані завдяки биттю своїх джгутиків [4].

Яйціклітина містить усі матеріали, необхідні для початкових стадій росту та розвитку зародка.

Об'єм яйця, як правило, перевершує об'єм сперматозоїдів у багато разів (у морського їжака їх співвідношення складає 10 000:1). Ядерні гаплоїдні компоненти у них приблизно однакові, а от за вмістом цитоплазматичних компонентів відмінності значні. Цитоплазма яйця містить величезний запас, накопичених у період *вітелогенеза*, білків, рибосом, транспортної та матричної РНК, морфо-генетичних факторів. Ці молекули спрямовують процеси диференціювання клітин. Вони необхідні для утворення різних тканин і органів. Молекули вищезгаданих речовин розсіяні по всьому яйцю і розподіляються між різними клітинами при дробленні. Усередині цього величезного об'єму цитоплазми розташоване велике ядро.

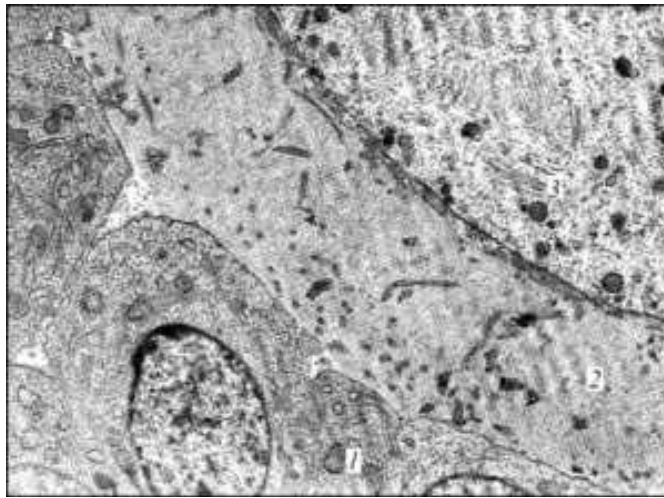
Шар цитоплазми, розміщений безпосередньо під плазматичною мембраною, називається кортикальним шаром або *кортексом*. Кортикальна цитоплазма є більш в'язкою, ніж розташована глибше основна маса цитоплазми. У кортексі розташовані *кортикальні гранули* – мембранні структури гомологічні акросомному міхурцю спермія, оскільки вони містять протеолітичні ферменти і формуються апаратом Гольджі [4].

Зверху над плазматичною мембраною в яйціклітині може бути розташовано ще кілька оболонок. Розрізняють:

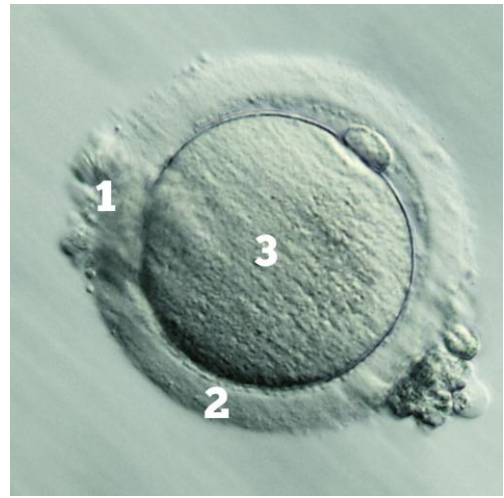
- первинну оболонку, яка являє собою похідну плазматичної мембрани яйціклітини;
- вторинну, що є продуктом діяльності фолікулярних клітин;
- третинні оболонки, якими яйце оточується під час проходження по яйцепроводу.

Первинну оболонку іноді називають жовтковою, вона властива яйціклітинам майже всіх тварин (за винятком губок і більшості кишковопорожнинних). Вона утворена глікопротеїнами та відіграє важливу роль у забезпеченні видової специфічності прикріплення спермія. У хребетних, у тому числі ссавців і людини, первинна оболонка входить до складу *прозорої оболонки (zona pellucida)*, утворюючи її внутрішню частину (таку назву вона одержала за специфічні оптичні властивості). Зовнішня частина прозорої оболонки продукується фолікулярними клітинами і є, по суті, вторинною оболонкою.

Прозора оболонка (рис. 2) зсередини пронизана мікроборсинками яйцеклітини, а зовні - мікроборсинками фолікулярних клітин. Тому при великому збільшенні вона виглядає покресленою і тому називається променистою оболонкою (*corona radiata*) [4].



А



Б

**Рис. 2. Блискуча оболонка яйцеклітини ссавців (за Волковою та ін, 1996) (А) та яйцеклітини людини (фото Куртяк Ф.Ф.) (Б):**  
1 - шар фолікулярних клітин; 2 - блискуча оболонка, 3 – яйцеклітина

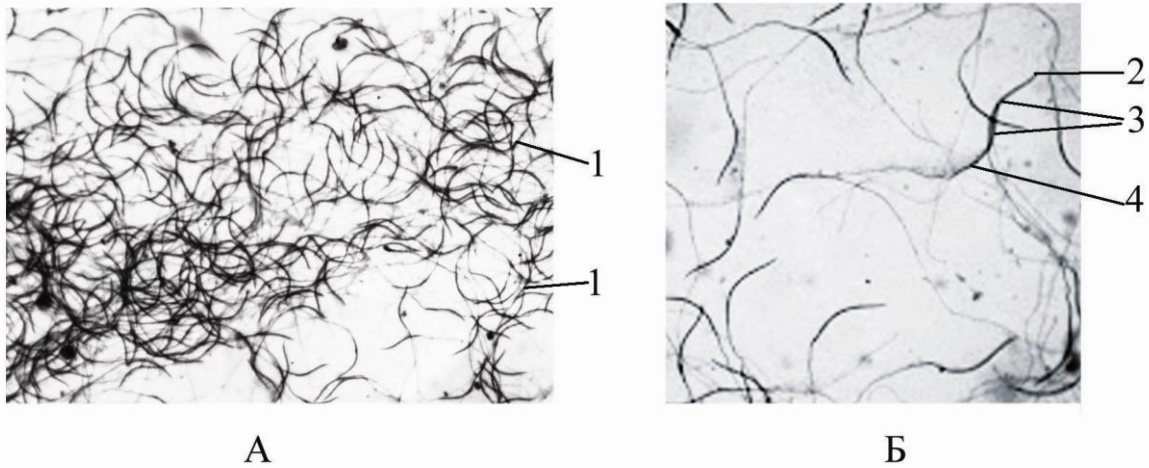
Вторинні (хоріон) утворюються в яєчниках і є виключно продуктом виділення фолікулярних клітин. Вони властиві не всім яйцям, але найбільше розвинені у комах.

Третинні оболонки добре розвинені у хрящових риб і амфібій. Але особливо складними вони є у наземних хребетних - плазунів, птахів і нижчих ссавців. Утворюються третинні оболонки із секретів залоз яйцепроводів, тому не мають клітинної будови. У всіх хребетних вони виконують функцію захисту зародка від механічних пошкоджень та дії шкідливих біотичних чинників: бактеріальних, грибкових і протозойних.

## ХІД РОБОТИ

### Робота 1. Вивчення сперматозоїдів півня.

При малому збільшенні мікроскопа виберіть місце з рідким розміщенням сперматозоїдів. Розгляньте їх при великому збільшенні. Зверніть увагу на порівняно невеликі розміри сперматозоїдів півня, головку, яка є подовженим потовщенням одного кінця у вигляді ковпачка [5] (рис. 3).



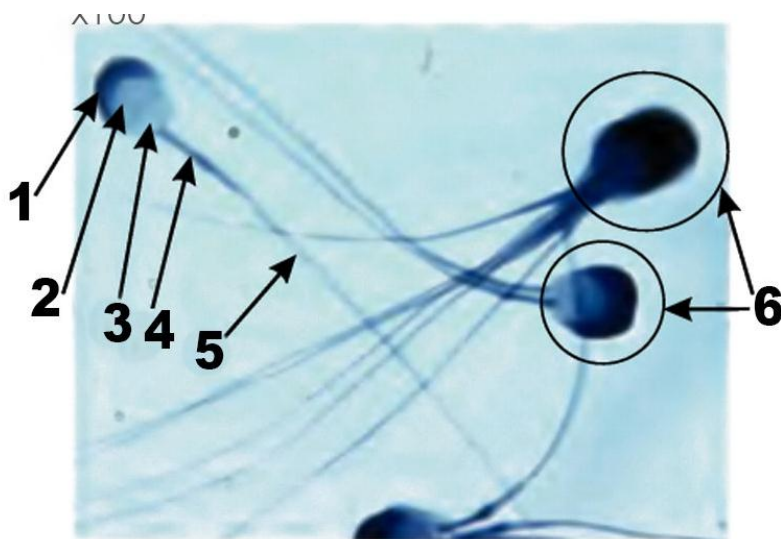
**Рис. 3. Сперматозоїди півня. Залізний гематоксилін.**

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

*Замалюйте декілька сперматозоїдів та відмітьте їх складові.*

**Робота 2. Вивчення сперматозоїдів морської свинки.**

При малому збільшенні видно, що сперматозоїди розміщуються на препараті поодинокі, групами і, навіть групами чорного кольору. Знайдіть ділянку препарату, де б спостерігалися поодинокі статеві клітини і переведіть мікроскоп на велике збільшення. У сперматозоїда можна легко розпізнати головку сірого кольору, на ній темно-фіолетового забарвлення ділянка серповидної форми – *акросома* (рис. 4). За головою сперматозоїда розміщується добре помітна шийка. Хвостова нитка розпочинається за шийкою і наприкінці стає тоншою, переходячи у кінцеву нитку [5].



**Рис. 4. Сперматозоїди морської свинки**

1 – акросома; 2 – ядро, яке знаходиться в головці сперматозоїда; 3 – шийка; 4 – проміжний відділ; 5 – хвіст; 6 – головки, що склеїлись («багатохвості сперматозоїди»).



*Замалюйте* кілька сперматозоїдів і відмітьте складові статевих клітин.

### **Робота 3. Вивчення сперматозоїдів білого пацюка.**

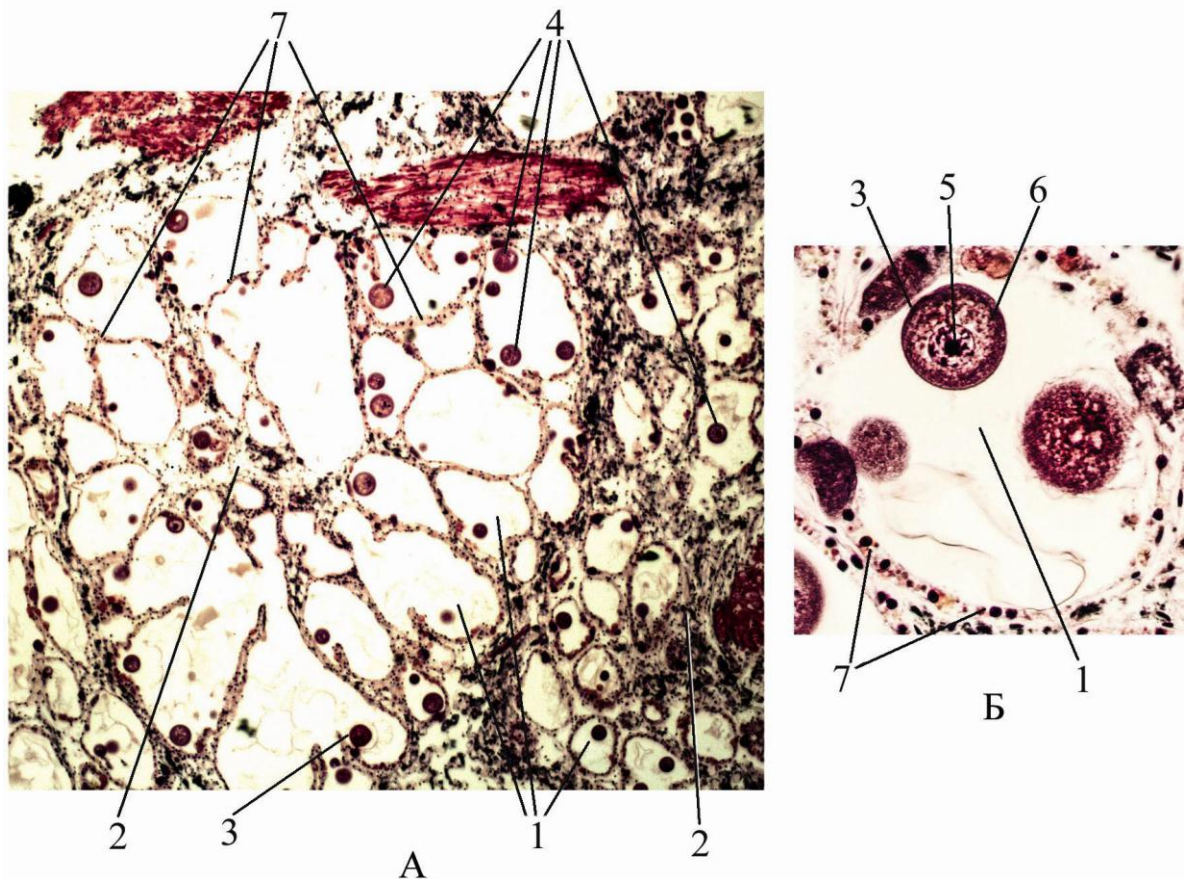
При великому збільшенні мікроскопа розгляньте будову сперматозоїда пацюка.

*Замалюйте* сперматозоїд пацюка, позначте деталі його будови.

### **Робота 4. Вивчення яйцеклітини беззубки.**

Препарат являє собою зріз статевої залози беззубки (рис. 5). При малому збільшенні знайдіть групи великих, забарвлених у рожевий колір округлих клітин з ядром і ядерцем, розміщених між пучками волокон сполучної тканини. При великому збільшенні добре помітна зернистість цитоплазми [5].

*Замалюйте* яйцеклітину беззубки відмітивши ядро, цитоплазму із жовтковими зернами та жовткову оболонку.



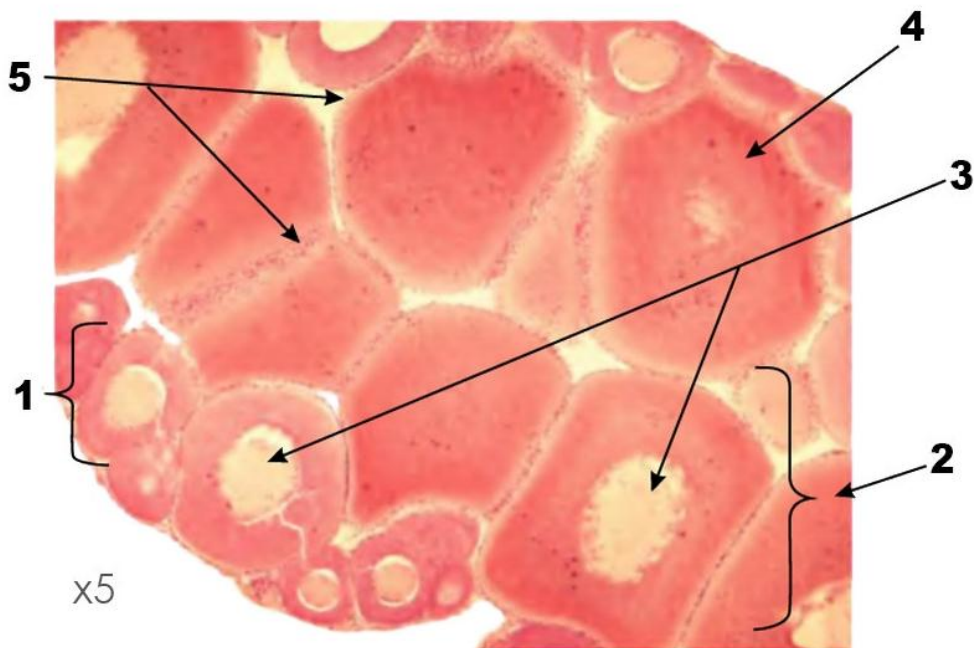
**Рис. 5. Зріз статевої залози беззубки. Гематоксилін-еозин.**

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.

### **Робота 5. Вивчення яйцеклітини жаби.**

При малому збільшенні мікроскопа розгляньте зріз через яєчник жаби (рис. 6). В полі зору мікроскопа Ви бачите численні яйцеклітини різної

величини, які перебувають на стадії росту. Зверніть увагу на відмінності в забарвленні цитоплазми, що зв'язано із змінами фізико-хімічних властивостей яйцеклітини внаслідок накопичення в її цитоплазмі жовтка. На вегетативному полюсі жовткові зерна розташовані компактно, а на анімальному – рідше [5].



**Рис. 6. Яєчник жаби**

1 – ооцит на ранній стадії оогенезу; 2 – ооцит на пізній стадії оогенезу; 3 ядро із ядерцями; 4 – вакуолізована цитоплазма.

*Замалюйте* кілька яйцеклітин жаби на різних стадіях росту, відмітьте анімальний і вегетативний полюси, ядро, цитоплазму, жовткову оболонку.

#### **Робота 6. Вивчення яйцеклітини птаха.**

Надбийте по екватору куряче яйце і обережно вилийте вміст яйця у чашку Петрі. Згадайте, що запліднення у курки відбувається у лійці яйцеводу. Під час руху заплідненої яйцеклітини по яйцеводу проходить її дроблення і яйце, знесене куркою, є зародком на ранній стадії розвитку. Переконайтесь, що у власне яйцеклітині курки можна розрізнити частину, вільну від жовтка, і більшу частину завантажену жовтковим матеріалом. У досліджуваному яйці на поверхні жовтка добре помітне невелике овальне потовщення. Це – *бластодиск*, або зародковий диск. Знайдіть халази (білкові тяжі), які відходять від двох протилежних полюсів жовтка до оболонок яйця. Вивчіть оболонки. Торкаючись скляною паличкою поверхні жовтка, переконайтесь, що жовток вкритий оболонкою, яка називається *первинною*, або *жовтковою* оболонкою. До третинних оболонок яйцеклітини птахів належать білок, підшкаралупова і шкаралупова оболонки. Зверніть увагу, що білок курячого яйця складається із щільного і рідкого шарів. На препараті щільний шар білка знаходиться поблизу жовтка, а рідкий – стікає до периферії. В яйці щільний шар білка розміщується посередині, а рідкі шари – огортають його зсередини і ззовні. Підшкаралупова

оболонка складається із двох плівок, які щільно прилягають один до одного і розщеплюються лише на тупому кінці яйця, утворюючи повітряну камеру. Ззовні підшкаралупової оболонки розміщується шкаралупа, яка міцно зв'язана з підшкаралуповою оболонкою волокнами [5].

*Замалуйте* схематично будову яйцеклітини курки, позначте зародковий диск, шкаралупу, підшкаралупову оболонку, білок, халази, зовнішній і внутрішній рідкий шар білкової оболонки, густий шар білкової оболонки, жовткову оболонку, жовток, повітряну камеру.

### Контрольні питання

1. Утворення первинних статевих клітин у різних груп тварин.
2. Чим відрізняються статеві клітини від соматичних?
3. Морфологія та фізіологія яйцеклітини.
4. Класифікація яйцеклітин за кількістю та розподілу в них жовтка.
5. Утворення, хімічний склад і значення жовтка.
6. Оболонки яйцеклітин і їх класифікація.
7. Будова типових та деяких атипівих сперматозоїдів.
8. Фізіологія сперматозоїдів.
9. Яке практичне значення має властивість сперматозоїдів зберігати тривалий час життєздатність при подавленні їх активності?
10. Розміри і тривалість життя статевих клітин.
11. Електронномікроскопічна будова сперматозоїда і яйцеклітини.
12. Морфологічні відмінності чоловічих і жіночих статевих клітин.
13. Значення цитоплазми і ядра статевих клітин.

### Лабораторна робота № 2. Оогенез. Сперматогенез

**Мета:** вивчити особливості процесів оогенезу та сперматогенезу.

**Обладнання:** мікроскопи, мікропрепарати, таблиці, атласи.

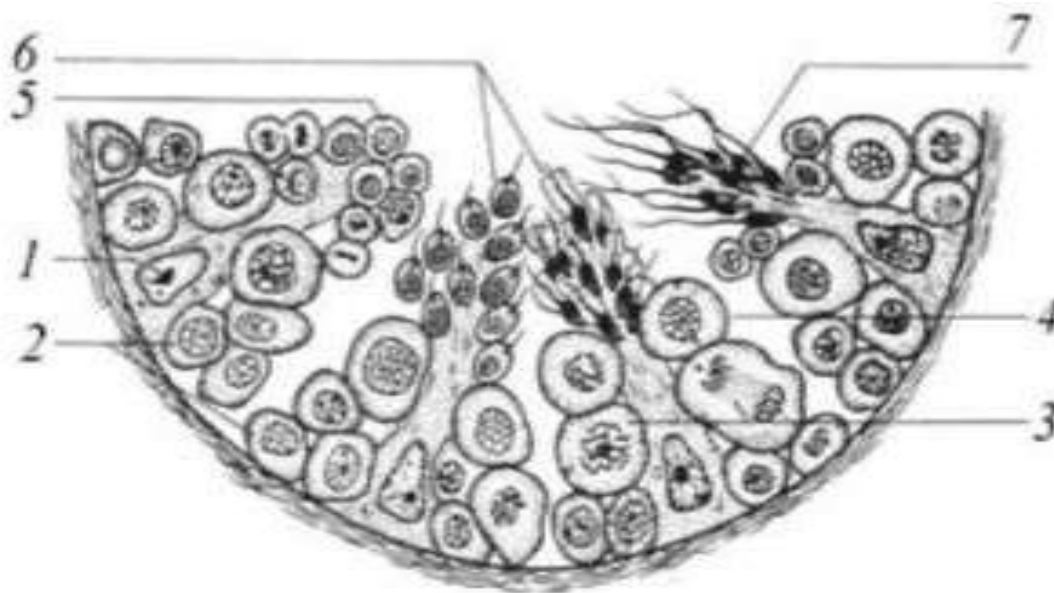
Розвиток і дозрівання сперматозоїдів здійснюються в чоловічих статевих залозах - сім'яниках, у звивистих сім'яних каналцях. Процес утворення спермія у людини займає приблизно 70 днів. У статевих шляхах самок тривалість життя сперматозоїдів у різних тварин неоднакова - у бджіл вони можуть зберігатися 2-2,5 року (але в неактивному стані), в яйцепроводах курей - 30-40 днів, у кролика - 8-12 годин, в матці та яйцепроводах жінок - 1-3 дні (залишаються високофертильними лише 12-24 год.). Сперматозоїд здатний запліднити ооцит тільки після того, як він проведе у статевих шляхах самки декілька годин, зазнаючи процес *капацитації*.

Стінки каналців складаються зі сполучнотканинної основи і шару *сертолієвих* клітин з включеними в нього статевими клітинами на різних стадіях розвитку, які не зовсім коректно називаються *сперматогенним* епітелієм (рис. 7). У центрі каналця є просвіт. На периферії розташовуються

безпосередньо молоді, недиференційовані чоловічі статеві клітини – *сперматогонії* [4].

Сперматогонії мають округлу форму, відносно велике ядро і велику кількість цитоплазми. У результаті серії мітотичних поділів кількість сперматогоній може стати дуже великою. Особливості сперматогоніальних поділів полягають в тому, що в їх процесі *цитогенез* не доходить до кінця і в результаті незавершених поділів формується *синцитій*, в якому клітини з'єднуються одна з одною за допомогою цитоплазматичних містків (утворюються клони взаємозпов'язаних клітин). Такі містки (фузоми) виявлені в сім'яному епітелії майже у всіх тварин від кишковопорожнинних до ссавців.

Ближче до центру каналця розташовані *сперматоцити I порядку*, потім *сперматоцити II порядку*, ще ближче до центру знаходяться овальної форми *сперматиди*, навколо самого просвіту каналця *сперматозоїди* (хвіст направлений у просвіт каналця) [4].



**Рис. 7. Поперечний розріз сім'яного каналця**

(за Алмазовим та Сутуловим, 1978):

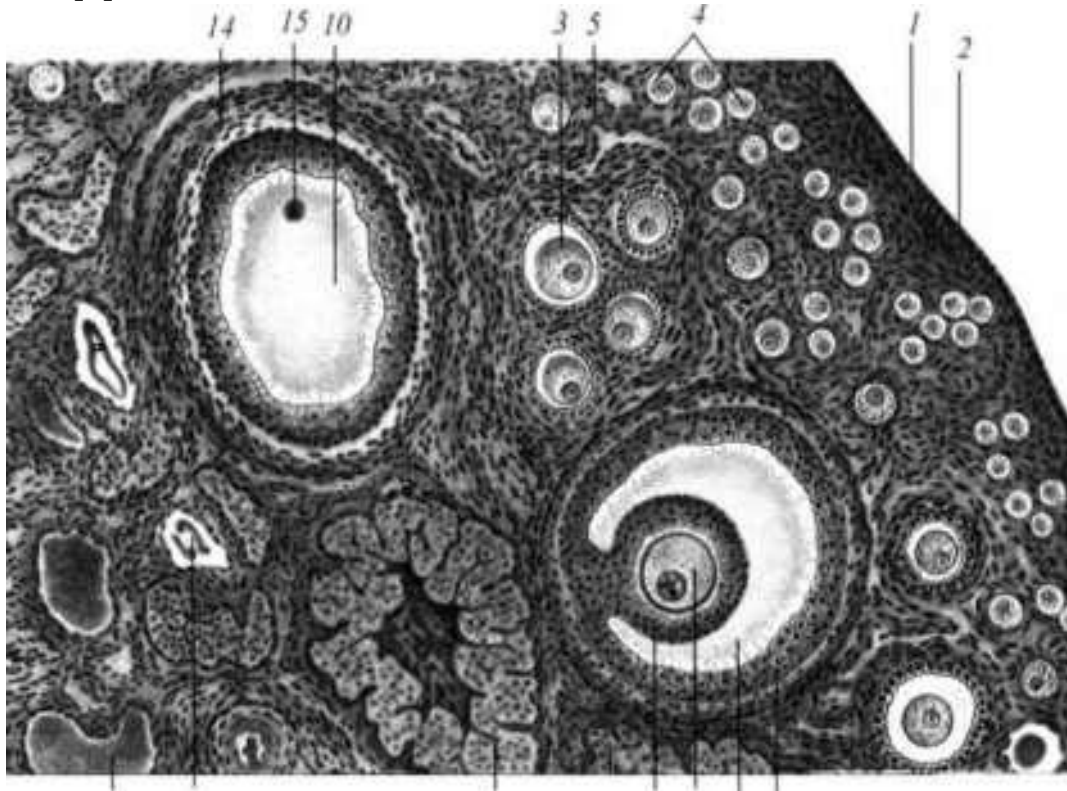
1 — фолікулярна клітина (клітина Сертолі); 2 — сперматогонії; 3 — сперматоцити I порядку; 4 — сперматоцити II порядку; 5 — сперматиди; 6 — послідовні стадії формування сперміїв; 7 — спермії

*Яйцеклітини* утворюються в жіночій статевій залозі - *яєчнику*. Вони проходять тривалий шлях розвитку, який починається в ембріональному і продовжується в репродуктивному періоді онтогенезу особин жіночої статі (рис. 8).

*Первинні статеві клітини* виникають на ранніх етапах ембріогенезу з *ентодермальних клітин вегетативного полюса*, як, наприклад, у безхвостих амфібій, або з ентодермальних клітин жовткового мішка, як у всіх амніот - плазунів, птахів і ссавців. ПСК дуже рано відрізняються від інших клітин

завдяки великим розмірам і прозорій цитоплазмі. Статеві залози в цей момент тільки починають формуватися.

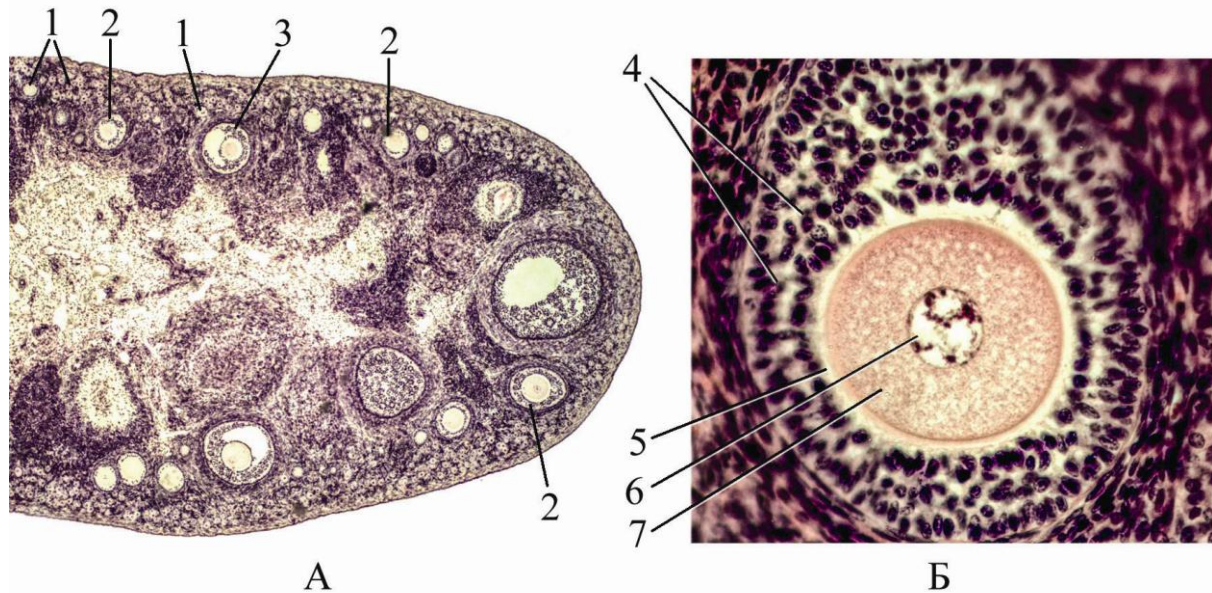
По периферії яєчника розташовані *примордіальні фолікули* (рис. 4), що являють собою ооцит I порядку, який знаходиться в *діплотені* профазі першого поділу мейозу, вкритий шаром плоских фолікулярних клітин. *Примордіальні фолікули* - це резерв статевих клітин, в яких завершення профазі першого поділу мейозу і подальший розвиток відбувається лише при статевому дозріванні [4].



**Рис. 8. Будова яєчника людини**  
(за Алмазовим, Сутуловим, 1978):

1— зачатковий (гермінативний) епітелій; 2 — білкова оболонка; 3 — коркова речовина; 4 — первинні, примордіальні фолікули; 5 — зростаючий фолікул; 6 — Граафів міхурець; 7 — порожнина Граафова міхурця; 8 — яйцеклітина; 9 — *corona radiata*; 10 — міхурчастий фолікул; 11 — жовте тіло; 12 — атретичне тіло; 13 — сполучна тканина і кровоносні судини; 14 — сполучнотканинна оболонка фолікула; 15 — ооцит II порядку

Примордіальні фолікули порціями вступають у стадію росту протягом усього життя самки. Фолікулярні клітини ссавців утворюються з коркового шару яєчника (рис. 9). Фолікули, що складаються із зростаючого ооцита, блискучої оболонки та шару кубічного фолікулярного епітелію, називаються *первинними фолікулами*. Характерна їх особливість - наявність блискучої зони, що складається з кислих і нейтральних глікозаміногліканів. Блискуча оболонка - це неклітинне утворення, що складається з глікопротеїнів і глікозаміногліканів, тому вона здається прозорою.



**Рис. 9. Зріз яєчника свійської кішки. Гематоксилін-еозин.**

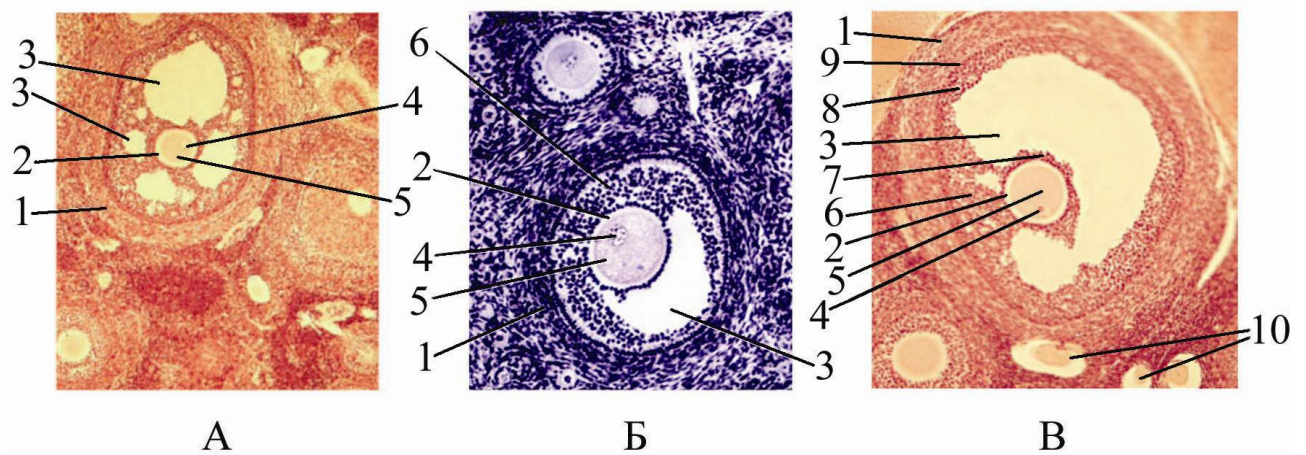
А — фрагмент яєчника; Б — первинний фолікул:

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

Фолікулярні клітини відіграють роль не тільки опорних, трофічних елементів, але разом з сполучнотканинними клітинами теки є залозою внутрішньої секреції, що виробляє *естроген*. Крім того, на них розташовані рецептори до гонадотропних гормонів гіпофіза, під впливом яких здійснюються розвиток фолікулів та оогенез [4].

Фолікули спочатку є одношаровими, але в результаті розмноження фолікулярних клітин стають багатошаровими. Потім фолікулярні клітини починають виділяти фолікулярну рідину і поступово резорбуються. На їх місці виникають порожнини, які потім зливаються в одну. У зовнішню оболонку фолікула врастають численні кровоносні капіляри, і вона диференціюється на два шари (внутрішній і зовнішній). Такі фолікули називають *вторинними* (рис. 10, А). Ооцит у вторинному фолікулі все ще перебуває на стадії діплотени профазі першого поділу мейозу.

На заключній стадії резорбції фолікул називається *зрілим (третинним) або Граафовим міхурцем* (рис. 10, Б, В). Фолікулярні клітини утворюють стінку Граафова



**Рис. 10. Поперечний зріз яєчника свійської кішки. Гематоксилін-еозин.**  
(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.

міхурця (зерниста оболонка) і секретують фолікулярну рідину, до складу якої входять естрогени. Сама яйцеклітина знаходиться в Граафовому міхурці на ніжці - *яйценосному горбику*. Фолікулярні клітини також оточують яйцеклітину - променистий вінець (*corona radiata*) [4].

## ХІД РОБОТИ

### Робота 1. Вивчення будови сім'яника пацюка.

При малому збільшенні мікроскопа розгляньте зріз сім'яника пацюка (рис. 11) Сім'яник вкритий щільною сполучнотканинною оболонкою. Тонкі сполучнотканинні перегородки починаються від білкової оболонки і сходяться до середостіння-невеликого потовщення на внутрішньому краї сім'яника. Перегородки ділять сім'яник на дольки. В кожній дольці знаходиться сім'яний каналець. В прошарках сполучної тканини між каналцями розміщуються досить великі, інтерстиціальні клітини Лейдіга; вони виробляють чоловічий статевий гормон. Оскільки сім'яні каналці звивисті, їх зрізають в різних площинах і вони мають різноманітну форму: круглу, овальну, видовжену, звивисту, тощо. Виберіть один із каналців з просвітом в центрі і вивчіть його будову при великому збільшенні [5].

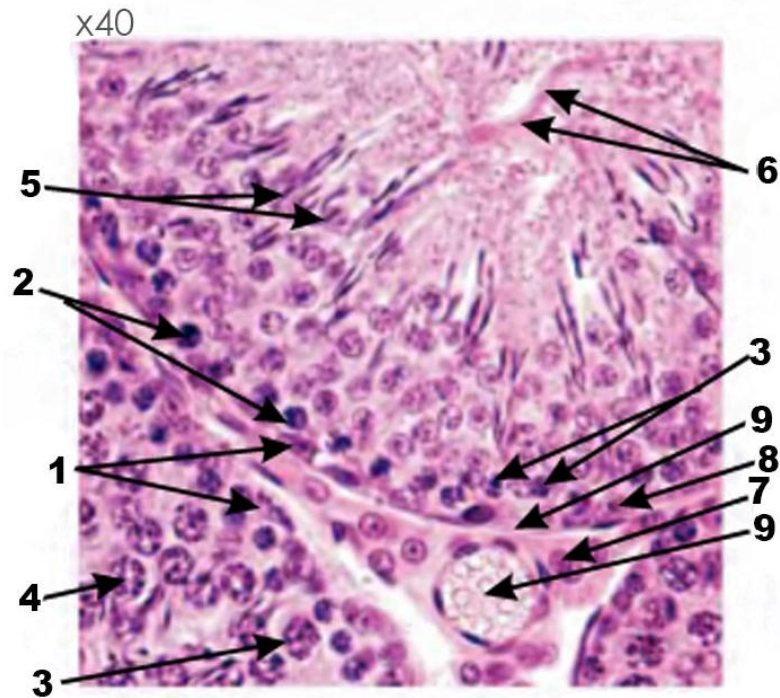


**Рис. 11. Сім'яник пацюка**

1- звивистий каналець сім'яника; 2 – кровonosні судини інтерстиція; 3 – сперматогенний епітелій; 4 – просвіт звивистого каналця; 5 – інтерстицій яєчка; 6 – джгутики сперматид і сперматозоїдів.

Стінка каналця обмежена тонкою основною оболонкою і складається із кількох клітинних рядів. Серед цих клітин потрібно розпізнати власне статеві клітини на різних стадіях розвитку і клітини, що їх живлять – клітини Сертолі (рис. 12). Безпосередньо на основній оболонці лежать наймолодші статеві клітини, які мітотично діляться і тому інтенсивно забарвлюються. В одному ряді із сперматогоніями лежать ядра сертолієвих клітин. Ці ядра мають наче здавлену з боків трикутну форму і дуже слабо забарвлюються. Клітини Сертолі при подібній обробці не забарвлюються. Переміщуючись до просвіту каналця, помітні один-два ряди із більших клітин із великими пухкими ядрами – це сперматоцити першого і другого порядків. Вважають, що сперматоцити другого порядку дрібніші і світліші. Ще ближче до центру каналця можна зустріти клітини з короткими хвостиками на кінцях, звернених до просвіту. Другі кінці цих клітин містять багаті хроматином ядра, які удвоє менші, ніж у сперматоцитів другого порядку і забарвлені у темно-синій колір. Це – сперматида [5].





**Рис. 12. Сім'яник пацюка**

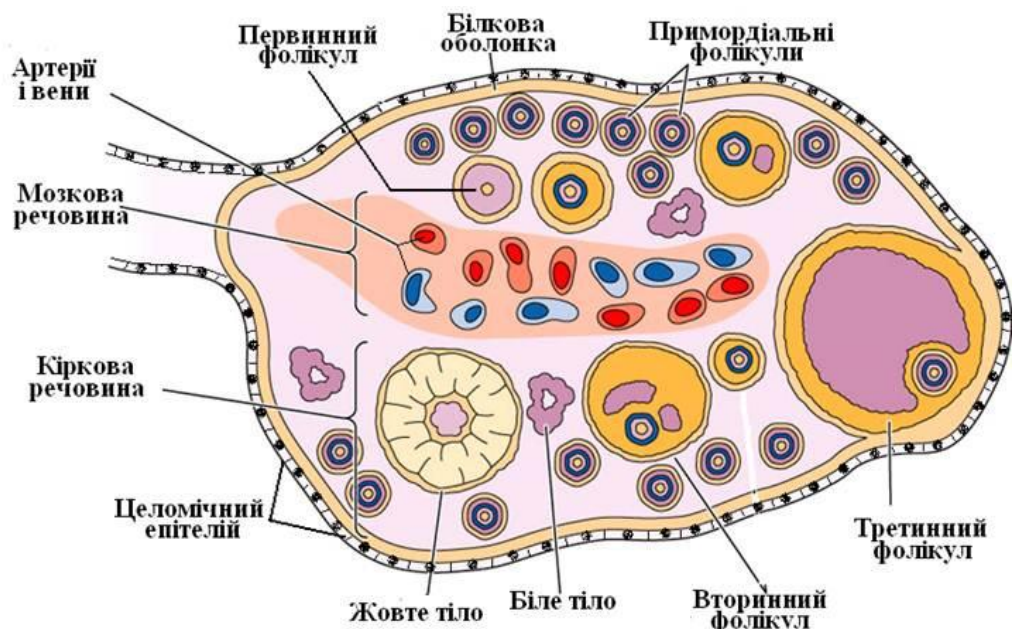
1 – ядро клітини Сертолі; 2 – сперматогонії (ядра); 3 – сперматоцити I порядку (ядра); 4 – сперматоцити II порядку (ядра); 5 – сперматиди; 6 – джгутики сперматид; 7 – клітини Лейдіга; 8 – базальна мембрана; 9 – кровоносна судина.

Знайдіть каналець, у просвіті якого є велика кількість зрілих сперматозоїдів. В таких каналцях немає сперматид, оскільки у пацюка сперматогенез протікає хвилеподібно і в різних відділах стінок сім'яного каналця переважають ті або інші стадії розвитку сперматозоїдів.

*Замалюйте* схему будови сім'яника та сім'яного каналця відмітивши білкову оболонку, сполучнотканинні перегородки (септи), оболонку сім'яного каналця, клітини Сертолі, ядра клітин Сертолі, сперматогонії, сперматоцити першого порядку, сперматоцити першого порядку, сперматоцити другого порядку, сперматиди, сперматозоїди.

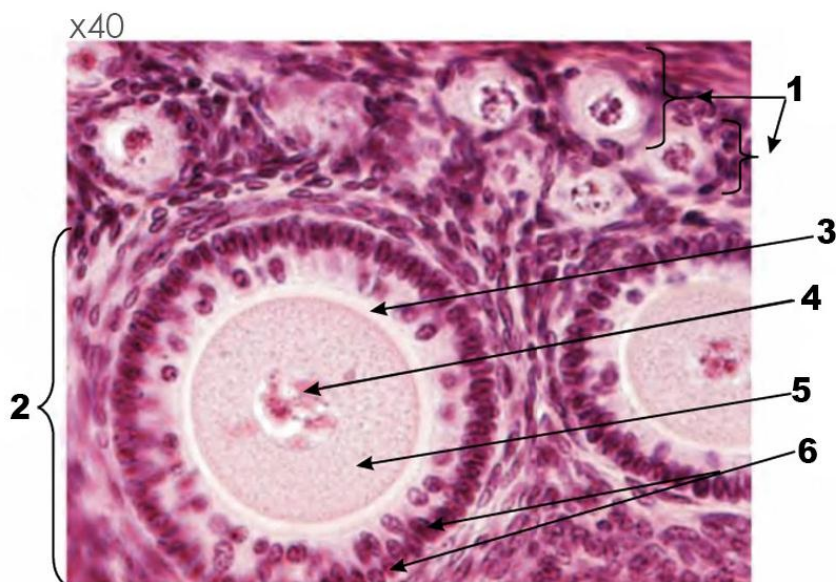
### **Робота 2. Вивчення будови яєчника кішки.**

При малому збільшенні мікроскопа розгляньте всі ділянки зрізу яєчника. В центрі поля зору мікроскопа треба поставити край яєчника і розглянути його пошарову будову. Ви бачите, що він покритий шаром кубічних клітин, який називається зачатковим епітелієм. Під ним лежить сполучнотканинна білкова оболонка. До середини від білкової оболонки знаходиться корковий шар, за яким слідує мозковий (рис. 13).



**Рис. 13. Розвиток фолікулів в яєчнику ссавця**

В поверхневій зоні коркового шару між прошарками пухкої сполучної тканини залягають численні дрібні світлі пухирцеподібні клітини з чітко окресленими ядрами – ооцити першого порядку (рис. 14). Ці клітини оточені одним рядом плоских фолікулярних клітин і називаються примордіальними, або первинними фолікулами. Переміщуючи препарат від периферії до центру, знайдіть більш розвинені фолікули. Кількість фолікулярних клітин в них збільшується, вони розміщуються у два ряди. Інколи в одному такому фолікулі зустрічається і декілька ооцитів, що властиве для пацюків, кішки та інших багатоплідних ссавців [5].



**Рис. 14. Яєчник ссавця**

1 – примордіальний фолікул; 2 – первинний фолікул; 3 – блискача оболонка; 4 – ядро ооцита I порядку; 5 – цитоплазма ооцита I порядку; 6 – фолікулярні клітини.



Крім фолікулів, у стромі коркової речовини знайдіть *жовте тіло* і *атретичні* фолікули. Після овуляції на місці Граафового міхурця розвивається жовте тіло. Воно розвивається із фолікулярних клітин, що утворювали граафів пухирець, в яких відкладається жовтий пігмент лютеїн. Клітини жовтого тіла мають полігональну форму, вони поділені багатими на кровonosні судини сполучнотканинними прошарками на частки. *Атретичний фолікул* – це фолікул, який загинув і розсмоктується (атрезується). Частіше він має вигляд невеликих світлих пухирців із блідо-рожевими рештками ооциту всередині [3].

### Контрольні питання

1. Основні типи будови сім'яників.
2. Будова сім'яного каналця сім'яника ссавця.
3. На які періоди поділяється сперматогенез та коротка їх характеристика?
4. Характеристика сперміогенезу.
5. Біохімія сперматогенезу.
6. Будова і функція яєчників.
7. Періоди оогенезу та коротка характеристика їх.
8. Відмінності між спермато- і оогенезом.
9. Які процеси відбуваються в ядрі ооциту під час підготовки до мейотичних поділів і в період дозрівання?
10. В чому суть мейозу і його значення.
11. Розвиток фолікула.
12. Овуляція, утворення жовтого тіла та його значення.
13. Біохімія оогенезу.
14. Статевий цикл і його залежність від умов розмноження.
15. Гормональна регуляція репродуктивного циклу.

### **Лабораторна робота № 3. Мейоз і запліднення.**

**Мета:** вивчити процеси запліднення. Ознайомитись з морфологічними змінами, які спостерігаються в жіночій статевій клітині при мейозі і заплідненні.

**Обладнання:** мікроскопи, мікропрепарати, таблиці, атласи.

*Запліднення* – це процес злиття сперматозоїда з яйцеклітиною, яке завершується об'єднанням їх ядер в єдине ядро заплідненого яйця (*зиготи*). У переважної більшості тварин при нормальному розвитку саме факт запліднення служить поштовхом до виходу яйцеклітини з анабіотичного стану, в якому вона перебуває на останньому етапі стадії дозрівання.

Готовність яйцеклітин до запліднення визначається виділенням *направних тілець*. Сперматозоїди проникають в яйцеклітину на різних етапах цього

процесу: до виділення (круглі черви), в момент виділення (ссавці та людина) і після їх виділення (голкошкірі) [4].

До моменту зустрічі з яйцеклітиною сперматозоїд повинен зберігати не тільки активний рух, але і свою здатність до запліднення. Як правило, вони втрачають її раніше, ніж здатність до руху. Так, у морського їжака запліднююча здатність сперматозоїдів зберігається в протягом 30 годин, а життєздатність протягом двох діб.

*Запліднююча здатність сперми* залежить від багатьох чинників: концентрації в ній сперматозоїдів, температури, рН середовища (у лужному середовищі спермії більш активні, але швидко витрачають енергію і раніше гинуть, а в кислому їх активність менше, але тривалість життя довша).

Конкретні особливості запліднення дуже сильно варіюють у різних видів [4].

*Процес запліднення ділиться на 4 фази:*

- дистантна взаємодія гамет;
- - контактна взаємодія гамет;
- проникнення ♂ в ♀;
- злиття генетичного матеріалу.

*Дистантна взаємодія гамет* спрямована на підвищення ймовірності зустрічі ♂ і ♀. Дистантна взаємодія характерна для водних організмів з зовнішнім типом запліднення. При цьому тварини зустрічаються з наступними проблемами:

- здійснення зустрічі сперміїв і яєць при їх низькій концентрації в середовищі;
- запобігання запліднення яєць сперміями іншого виду.

У ході еволюції виробилося, відповідно й два механізми для розв'язання даних проблем: видоспецифічне залучення сперміїв і видоспецифічна їх активація.

Яйцеклітина здатна продукувати *гіногамони*, а сперматозоїд - *андрогамони*. Вважали, що *гіногамон I* - низькомолекулярна речовина небілкової природи, яка активує рух сперматозоїдів (підвищуючи тим самим вірогідність їх зустрічі з яйцем), долаючи дію *андрогамона I*, який запобігає рухливості спермія.

*Гіногамон II*, який часто називають *фертилізіном*, - це глікопротеїн, розташований в периферичній області яйця. Він викликає зв'язування яйцеклітини з сперматозоїдами при взаємодії з комплементарним йому *андрогамомом II (антифертилізіном)*, який вбудований у поверхневу оболонку спермія та здатний розріджувати драглисту речовину а також розчиняти оболонку яйця (через це його часто ототожнюють з гіалуронідазами). *Гіпотези запліднення*, засновані на ідеї про *взаємодію фертилізіна з комплементарним йому антифертилізіном*, зіграли позитивну роль, оскільки дозволили виявити існування цілої групи специфічних молекул на поверхні взаємодіючих гамет [4].

*Видоспецифічність приваблення спермій* доведено для багатьох тварин: кишковопорожнинних, молюсків, голкошкірих і первиннохордових. Вона являє собою різновид *хемотаксису* - руху за градієнтом концентрації певної речовини.

Контактна взаємодія гамет починається з моменту контакту сперматозоїда з третинною оболонкою яйцеклітини. Першим її етапом є *акросомна реакція*. У морського їжака цю реакцію *ініціюють сульфатовані полісахариди* драглистої оболонки - викликають надходження  $Ca^{2+}$  у головку спермія [4].

Другий етап контактної взаємодії гамет пов'язаний з обопільним впізнаванням спермія і яйця.

На поверхні акросомного виросту, що формується, розташовується білок (*біндин*), відповідальний за видоспецифічність впізнавання у морських їжаків.

Контактні взаємодії гамет у ссавців мають кілька особливостей, пов'язаних з наявністю в них внутрішнього запліднення. При цьому статеві шляхи самки беруть активну участь у процесі запліднення.

Спермії ссавців одразу ж після еякуляції не здатні до акросомної реакції, для цього вони повинні деякий час знаходитися в статевих шляхах самки. Так, *лізин*, що міститься у сперматозоїдах усіх ссавців і руйнує прозору оболонку (*акролізин*), активується тільки під дією глікопротеїну з статевих шляхів самки. Умови, які потрібні для *капацитації* (набуттям спермієм запліднюючої здатності), варіюють залежно від виду [4].

Природа процесу *капацитації* полягає у:

- зміні структури клітинної мембрани;
- видаленні з поверхні спермія особливих факторів, так званих *coating factors*, які в разі знаходження на його поверхні, перешкоджають заплідненню.

Перебудови клітинної мембрани пов'язані зі зміною співвідношення *холестерин: фосфоліпіди*. Зниження цього співвідношення в ході капацитації обумовлено зменшенням вмісту холестерину - молекули альбуміну, які наявні в статевих шляхах самки, здатні забирати холестерин у спермія. У результаті відбувається дестабілізація мембрани акросомного міхурця і як наслідок виникає можливість здійснення *акросомної реакції*.

Поверхня спермія містить фермент *глікозилтрансферазу*, яка здатна впізнавати кінцеві залишки *N-ацетилглюкозаміну* на прозорій оболонці яйцеклітини [4].

У сперміях, що не пройшли капацитацію, активні центри цього фермента блоковані пов'язаними з їх поверхнею вуглеводами, які включають залишки *N-ацетилглюкозаміну* (НАТ) і галактози (Гал). При капацитації ці вуглеводи відокремлюються від поверхні спермія, звільняючи активні центри галактозилтрансфераз [4].

Слідом за впізнаванням спермія жовтковою (прозорою) оболонкою яйця відбувається лізис частини цієї оболонки в області голівки спермія, в результаті чого плазматичні мембрани спермія і яйця зливаються. Поверхня яйця вкрита мікворосинками, контакт між сперматозоїдом і яйцем викликає полімеризацію

актину і збільшення розмірів мікрворсинок, які формують сприймаючий горбок [4].

Тимчасово існуючий сприймаючий горбок в значній мірі гомологічний акросомному виросту. У морських їжаків сприймаючий горбок може виникати в будь-якій області яйця.

У деяких амфібій і багатьох безхребетних впізнавання спермія і злиття з ним відбувається в спеціалізованих областях. Злиття являє собою активний процес, який часто буває опосередкований специфічними «фузогенними» білками. Відомо, що такі білки, як НА-білок вірусу грипу і F-білок вірусу Сендай, сприяють злиттю клітин. Не виключено, що *біндин* належить до білків саме такого типу.

У морських їжаків головка спермія проникає в яйце перпендикулярно до його поверхні. Після злиття мембран сперматичне ядро і центріоль відокремлюються від мітохондрій і джгутіка, які руйнуються, і в цитоплазмі дорослих організмів, що розвиваються, не виявляються.

Таким чином, мітохондрії передаються зародку тільки від материнського організму, а центріолі дістаються від батьківського, оскільки яйцеклітина втрачає свої центріолі при останньому поділі мейозу [4].

Ядро яйця після завершення другого поділу дозрівання і набуттям міхуроподібної форми називається **жіночим пронуклеусом**. Сперматичне ядро в цитоплазмі яйця деконденсується і перетворюється на **чоловічий пронуклеус** (рис. 16).



**Рис. 16. Запліднені яйцеклітини людини.**

**Чітко видно пронуклеуси у цитоплазмі (фото Куртяк Ф.Ф.)**

Ядерна оболонка *сперматичного ядра* розпадається на дрібні міхурці, що робить можливим вплив цитоплазми яйця на компактний хроматин спермія. Після проникнення спермія до цитоплазми яйця *чоловічий пронуклеус* робить оберт на 180° так, що центріоль спермія виявляється розташованою між чоловічим і жіночим пронуклеусом. Її мікротрубочки видовжуються, вступаючи в контакт з жіночим пронуклеусом, після чого пронуклеуси переміщуються назустріч один одному.

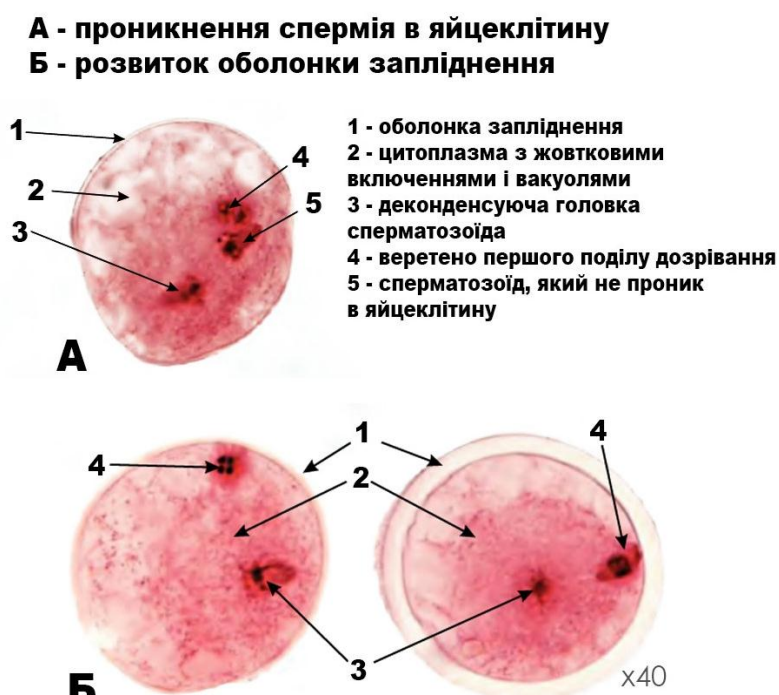
У морського їжака в результаті злиття пронуклеусів виникає диплоїдне ядро зиготи. Синтез ДНК ініціюється на стадії пронуклеусів (у період їх міграції) або після утворення ядра зиготи.

Коли пронуклеуси приходять у контакт, їхні ядерні оболонки руйнуються. Відбувається конденсація хроматину з утворенням видимих хромосом, які (у більшості тварин) розташовуються на загальному мітотичному веретені першого поділу дроблення (центріолі присутні в яйцеклітинах ссавців початково, а не передаються зародку від спермія). Таким чином, у ссавців справжнє диплоїдне ядро вперше з'являється не у зиготи, а у двоклітинного зародка [4].

## ХІД РОБОТИ

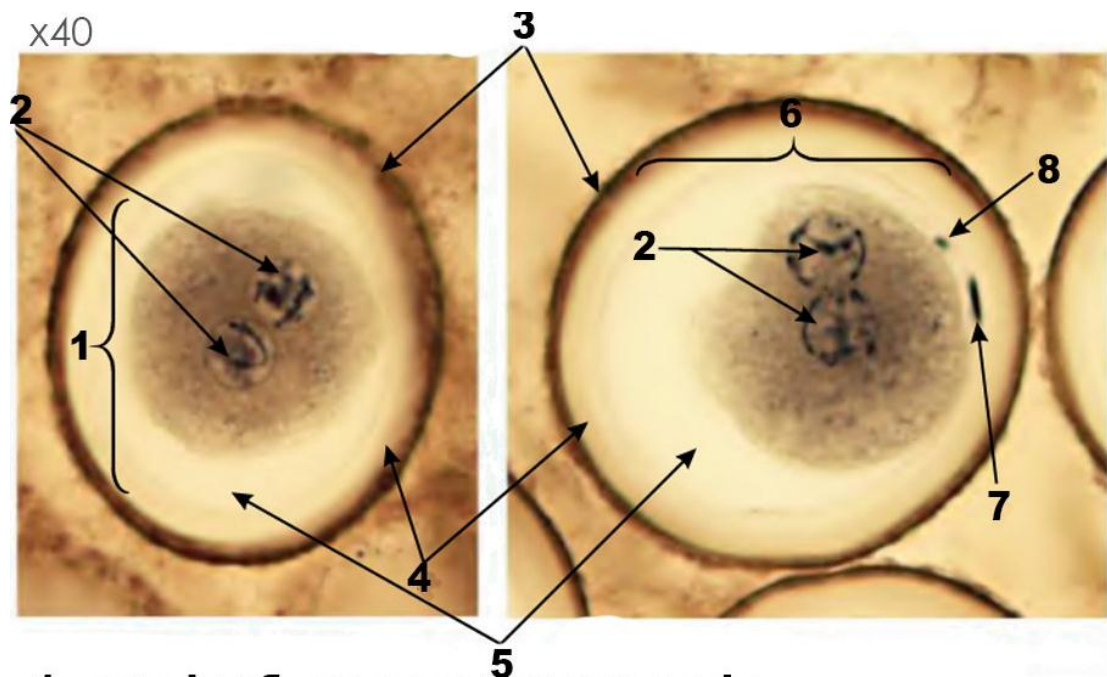
### Робота 1. Вивчення запліднення яйцеклітини на прикладі синкаріону кінської аскариди

Розгляньте препарат перерізу матки аскариди (забарвлення залізним гематоксиліном). На малому збільшенні в матці аскариди можна побачити значну кількість яйцеклітин. Розгляньте ці клітини на великому збільшенні на стадії двох пронуклеусів і знайдіть синкаріон (рис. 17; 18). Синкаріон містить два пронуклеуси, що розташовані поруч. Один з них жіночий – світліший і більший за розмірами ніж чоловічий. Зверніть увагу на перивітеліновий простір і щільну оболонку зиготи, поруч з нею помітні центріолі з атмосферою. Знайдіть і розгляньте перше редукційне (полярне) тільце, що при дозріванні яйця зморщується і ділиться ще на два тільця, які притиснуті до внутрішньої поверхні оболонки, а також друге редукційне (полярне) тільце, що розташоване на поверхні зиготи [3].



**Рис. 17. Запліднення яйцеклітини сперматозоїдом на прикладі кінської аскариди**





**Рис. 18. Синкаріон аскариди**

1 – стадія зближення пронуклеусів; 2 – чоловічий і жіночий пронуклеуси; 3 – кутикула; 4 – оболонка запліднення; 5 – перивітеліновий простір; 6 – початок злиття пронуклеусів; 7 – залишки 1-го полярного тільця (полоцита); 8 – залишки 2-го полярного тільця.

*Замалюйте* препарат синкаріону кінської аскариди. Позначте: окремо стадії двох пронуклеусів і синкаріону. Покажіть на рисунку: пронуклеуси; полярні тільця; синкаріон; перивітеліновий простір; оболонку запліднення.

#### Контрольні питання

1. Що таке осіменіння та запліднення?
2. Біологічне значення запліднення.
3. Дистантні і контактні взаємодії гамет.
4. Типи запліднення.
5. Явище моно- і поліспермного запліднення.
6. Приклади ооплазматичної сегрегації в період запліднення.
7. Що таке зигота?
8. Природній партеногенез і його розповсюдження у тваринному світі.
9. Штучний партеногенез, його значення.
10. Андро- і гіногенез. Генетичне визначення статі.

#### **Лабораторна робота № 4. Дробіння і бластуляція.**

**Мета:** вивчити процеси запліднення, дроблення та бластуляції. Ознайомитись з типами дроблення в залежності від кількості і розподілу жовтка в цитоплазмі яйцеклітини. Набути уявлення про особливості будови різних типів бластул.

**Обладнання:** мікроскопи, мікропрепарати, таблиці, атласи.

Зигота з її новим генетичним потенціалом і новим розподілом цитоплазми починає процес створення багатоклітинного організму. У всіх відомих тварин це починається з процесу **дробіння** – серії мітотичних поділів, у результаті яких величезний об'єм цитоплазми яйця ділиться на численні дрібні клітини, які містять ядро меншого розміру. Такі клітини називаються **бластомерами** [4].

**Особливості дроблення:**

- клітини, що розділилися, зародка не ростуть, тобто в проміжку між розподілами маса їх цитоплазми не збільшується - у результаті сумарний обсяг і маса всіх виниклих клітин не перевищує обсягу й маси ♀ під час запліднення;
- кількість ДНК у ядрі подвоюється після кожного розподілу, як і при звичайному мітозі, так що всі клітини зберігають диплоїдність.

*Утворення багатоклітинності* - перша і основна біологічна роль дроблення. Друга роль полягає у *відновленні ядерно-плазматичного співвідношення*, яке падає в процесі перебігу стадії великого росту ооциту.

*Видові особливості* процесу дробіння визначаються двома основними параметрами:

- *кількістю і розподілом жовткових білків у цитоплазмі* (жовток пригнічує дроблення);
- *присутністю в цитоплазмі факторів, які впливають на орієнтацію мітотичного веретена і час його утворення.*

Дробіння починається незабаром після запліднення і закінчується, коли у зародка досягається нова рівновага між ядром і цитоплазмою. Дроблення - строго координований процес, що знаходиться під генетичним контролем [4].

Перетяжки, що розділяють ♀ що дробиться на усе більш дрібні клітини (бластомери), називаються **борознами дроблення**.

Борозни дроблення ділять на наступні види:

- *меридіанна (меридіональна)* - проходить від анімального полюса зиготи до вегетативного;
- *екваторіальна* (її аналогом є *широтна* борозна, зміщена стосовно екваторіальної в напрямку до анімального полюса через перевантаженість жовтком вегетативного полюса) – проходить по екватору зиготи;
- *тангенціальна* - проходить паралельно поверхні зиготи, у результаті чого утворюється багаточисельний зародок.

Необхідно зауважити, що швидкість проходження борозен дробіння завжди обернено пропорційна кількості жовтка в клітині.

Дробіння у різних багатоклітинних проходить по-різному. Це залежить від особливостей будови яйцеклітин, насамперед від кількості та розташування в них жовтка, що і лежить в основі класифікації типів дроблення [4].

Існує кілька типів *класифікації процесу дробіння*.

**За характером утворення і розташування бластомерів:**

- *повне (голобластичне)* - характерне для зигот, що містять мало жовтка (*мезо-* та *ізолецитальні* яйця), при цьому борозни дроблення проходять через все яйце, а наявний у них жовток включається до вегетативних бластомерів;
- *неповне (меробластичне)* – властиве зиготам, що містять великі запаси білків жовтка (*полілецитальні* яйця), при цьому борозни дробіння не проникають у багату на жовток область цитоплазми.

*Залежно від розмірів утворених бластомерів:*

- *рівномірне* - бластомери на анімальному і вегетативному полюсі мають однакові розміри;
- *нерівномірне* - на анімальному полюсі зосереджені дрібніші бластомери, ніж на вегетативному.

*За швидкістю формування бластомерів:*

- *синхронне* - при однаковій швидкості утворення бластомерів на обох полюсах зиготи;
- *асинхронне* - на анімальному полюсі швидкість утворення бластомерів вища, ніж на вегетативному.

*Виділяють чотири основних типи голобластичного дробіння*. Ця класифікація заснована на взаємному просторовому розташуванні бластомерів:

- *радіальне;*
- *спіральне;*
- *білатерально-симетричне;*
- *неправильне (анархічне).*

Основними типами меробластичного дроблення є:

- *поверхневе;*
- *дискоїдальне.*

У багатьох яйцеклітин ще на ранніх стадіях дробіння внутрішні кінці бластомерів розходяться і між ними виникає невелика, порожнина дроблення (*бластоцель*), яка поступово збільшується. У деяких типів яйцеклітин бластоцель може досягати значних розмірів. Зародок на цій стадії розвитку називається *бластулою* (рис. 19). У процесі подальшого розвитку *бластоцель* перетворюється на *первинну порожнину тіла*, яка являє собою основну порожнину тіла у нижчих безхребетних. У вищих безхребетних і хребетних вона майже повністю витісняється пізніше *вторинною порожниною тіла (целомом)* [4].



**Рис. 19. Бластициста людини (фото Куртяк Ф.Ф.):**

1. внутрішня клітинна маса (ембріобласт); 2. бластоцель; 3. трофобласт (шар плоских клітин трофоектодерми); 4. блискуча оболонка (zona pellucida).

Існує 5 основних типів бластул:

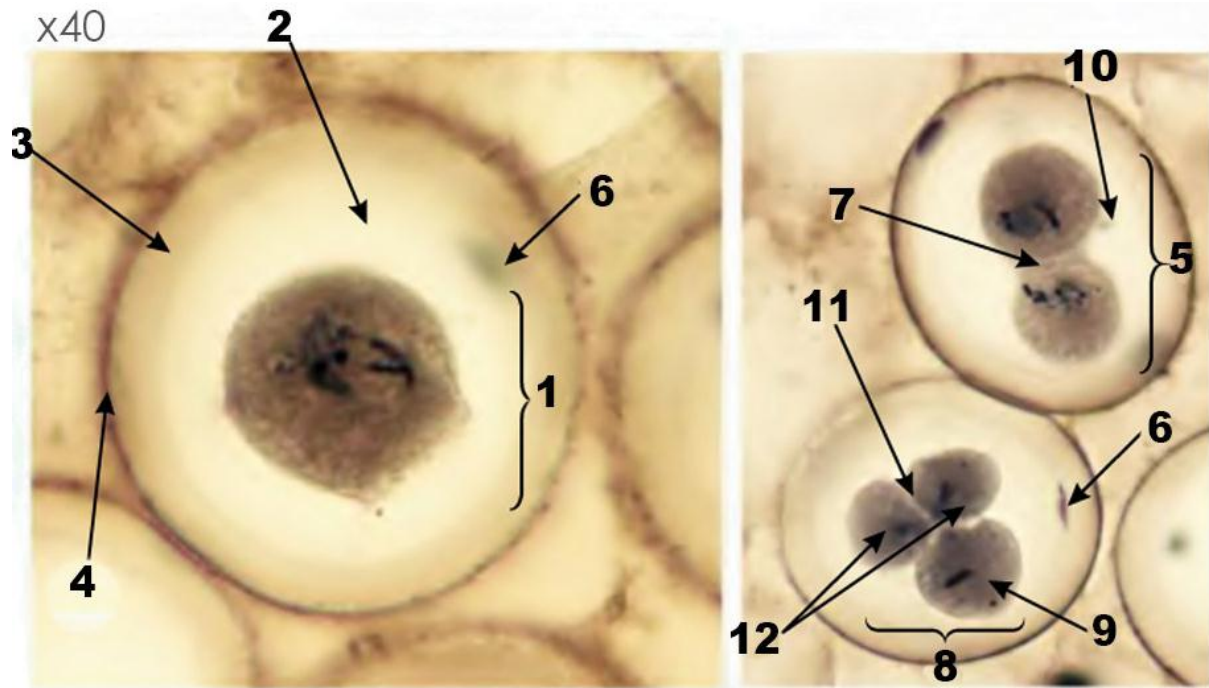
• целобластула; • бластоциста; • амфібластула; • дискобластула; • перибластула.

## ХІД РОБОТИ

### **Робота 1. Вивчення дроблення яйцеклітин кінської аскариди**

Дроблення у аскариди повне, рівномірне, білатерально-симетричне і має детермінований характер.

На препараті дроблення яйцеклітини аскариди (забарвлення залізним гематоксиліном) на великому збільшенні, знайдіть перший поділ дроблення, стадію двох та стадію чотирьох бластомерів (рис. 20). Зверніть увагу на однакові розміри бластомерів і їх розташування. В деяких яйцях можна побачити об'єднання хромосом у загальну метафазну фігуру, що свідчить про перехід до першого мітозу, яким починається дроблення [3].



**Рис. 20. Дроблення зиготи аскариди**

1 – зигота на початку 1-го поділу; 2 – перивітеліновий простір; 3 – оболонка запліднення; 4 – кутикула; 5 – стадія двох бластомерів; 6 – залишки 1-го полярного тільця; 7 – перша борозна ділення; 8 – стадія трьох бластомерів; 9 – вегетативний бластомер; 10 – залишки 2-го полярного тільця; 11 – друга борозна ділення (меридіональна); 12 – анімальні бластомери.

*Замалюйте початкові етапи дроблення яйцеклітини кінської аскариди. Позначте: зиготу та стадії двох, трьох і чотирьох бластомерів. Покажіть на них: оболонку яйцеклітини; перивітеліновий простір, бластомери.*

## **Робота 2. Вивчення повного нерівномірного дроблення зиготи жаби**

На препараті зародка жаби (забарвлення гематоксилін-пікрофуксином) на малому збільшенні макроскопа вивчіть дроблення зиготи жаби на стадії 2-х, 4-х та 8-ми бластомерів (рис. 21). Переконайтеся, що в результаті двох борозен дроблення, що проходять меридіонально, утворюється чотири бластомери однакової величини. Третя борозна дроблення призводить до утворення восьми бластомерів. Зверніть увагу на неоднакову величину цих бластомерів. Знайдіть дрібні бластомери (мікромери) в області анімального полюсу і великі бластомери (макромери) в області вегетативного полюсу.

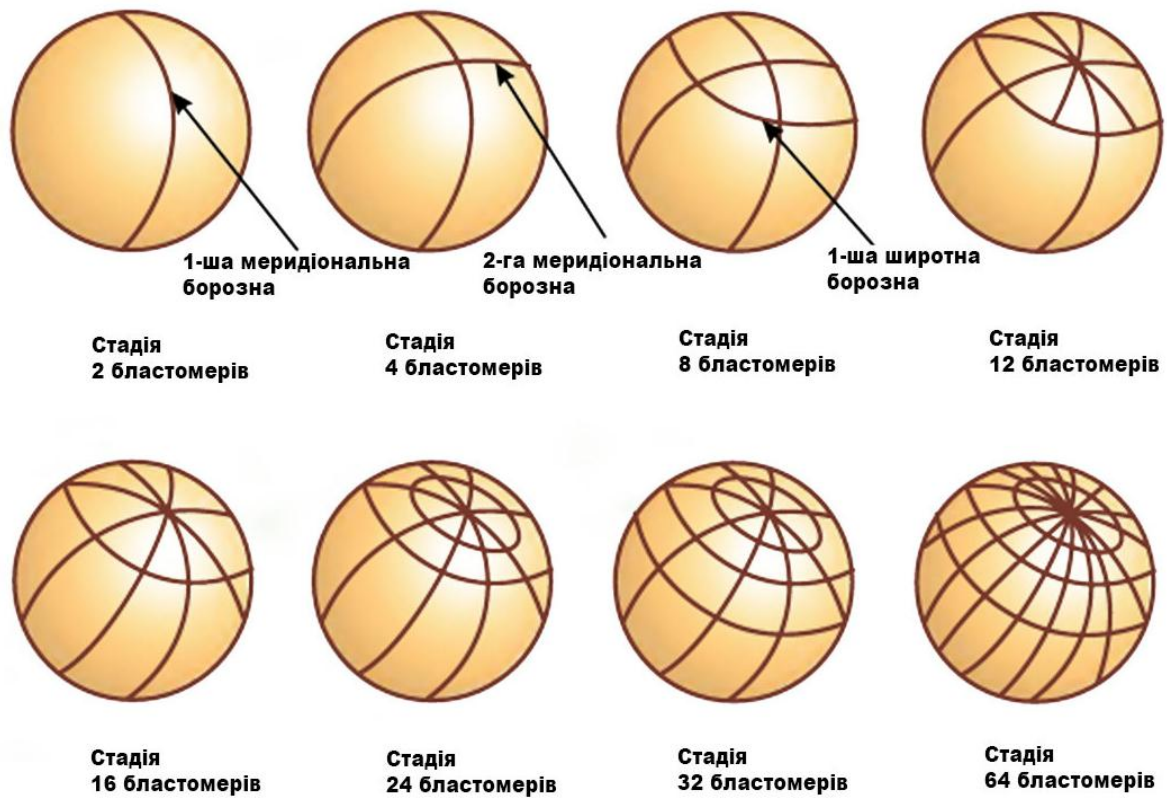


Рис. 21. Схема дроблення зиготи жаби

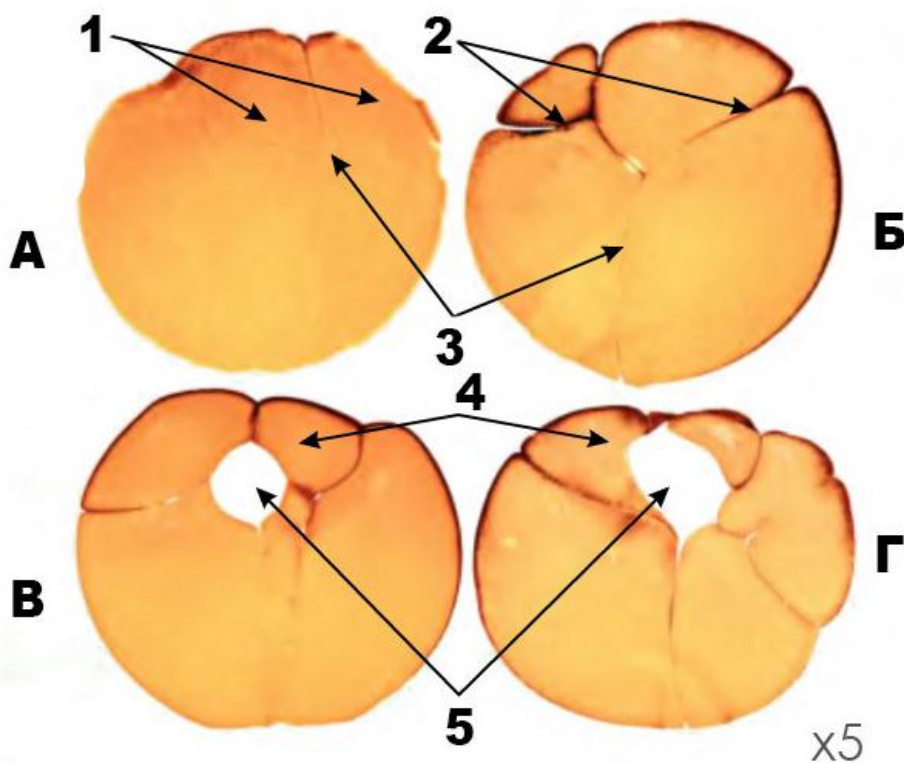


Рис. 22. Дроблення зиготи жаби

А – стадія 2 бластомерів; Б – стадія 4 бластомерів; В, Г – стадія 12 бластомерів

1 – бластомери; 2 – широтна борозна; 3 – меридіональна борозна; 4 – бластомери анімального полюса; 5 – бластоцель.

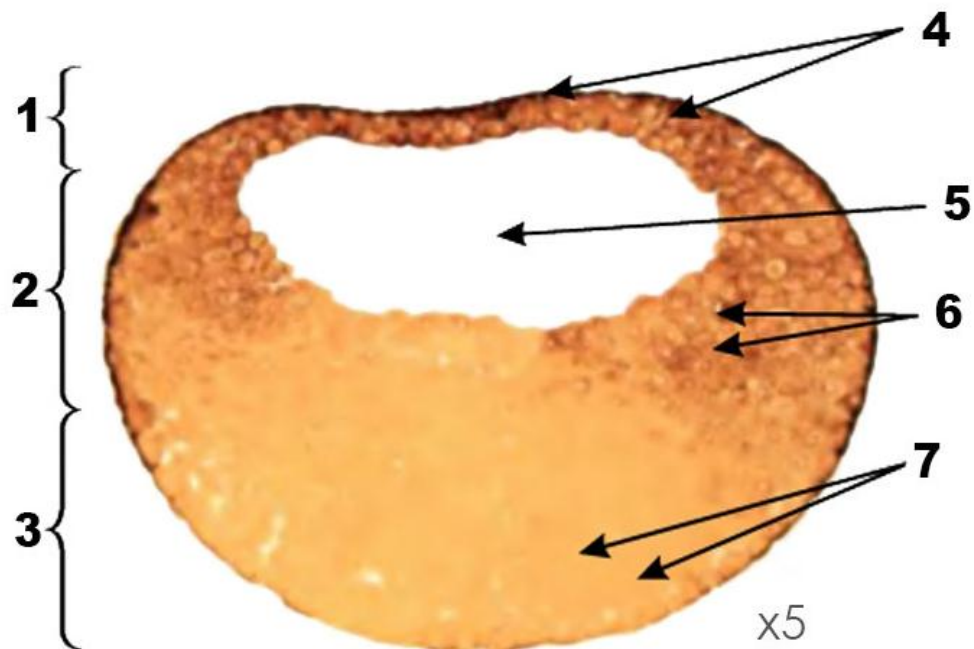
При перегляді препаратів необхідно враховувати можливі варіанти гістологічної картини: якщо на перерізі трапляється два бластомери, відокремлених меридіональною борозною, то це стадія двох, або чотирьох бластомерів; якщо на перерізі зустрічається три бластомери, відокремлених меридіональними борознами, то це стадія чотирьох бластомерів; якщо на перерізі два або три анімальних мікромери і стільки ж вегетативних макромерів, то це стадія восьми бластомерів (рис. 22) [3].

*Замалюйте* препарати яйцеклітин жаби під час дроблення. Позначте: стадії 2-х; 4-х та 8-ми бластомерів.

### Робота 3. Вивчення амфібластули жаби

На препараті поздовжнього перерізу бластули жаби (забарвлення гематоксилін-пікрофуксіном) на малому збільшенні мікроскопа знайдіть дно, дах (покрівлю) і порожнину бластули (рис. 23).

Масивне дно бластули складається з великих бластомерів. Покрівля бластули побудована з великої кількості дрібних бластомерів. Між покрівлею і дном амфібластули розташована крайова зона. Порожнина бластули (бластоцель) зміщена у напрямку покрівлі бластули. Зверніть увагу на багат шаровість бластодерми і на структури клітин бластули (ядра і зерна жовтку в цитоплазмі) [3].



**Рис. 23. Амфібластула жаби**

1 – дах бластули; 2 – крайова зона бластули; 3 – дно бластули; 4 – мікромери анімального полюса; 5 – бластоцель; 6 – мезомери крайової зони; 7 – макромери вегетативного полюса.

*Замалюйте* ранню амфібластулу жаби. Позначте бластодерму, бластоцель, покрівлю, дно і крайову зону бластули, макро- і мікромери.

### Контрольні питання

1. Визначення і біологічний зміст дроблення.
2. Типи дроблення і їх залежність від будови яйцеклітини.
3. Борозни дроблення. Чим визначається їх напрямок?
4. Значення умов середовища для дроблення.
5. Ооплазматична сегрегація в процесі дроблення.
6. Диференціація бластомерів в процесі дроблення.
7. Бластуляція Типи бластул.
8. Активація генома зародка.
9. Особливості клітинних циклів в період дроблення і бластуляції.
10. Механізм виникнення близнюків.

### Лабораторна робота № 5. Гастрюляція і нейруляція у земноводних

**Мета:** вивчити особливості процесів гастрюляції і нейруляції. Навчитись розрізняти в зародках зародкові листки та їх похідні. Дати уявлення про первинне диференціювання зародкових листків, яке приводить до закладки органів осьового комплексу (нервової трубки, хорди, сомітів і ін.).

**Обладнання:** мікроскопи, мікропрепарати, таблиці, атласи.

У земноводних *гастрюляція починається* вгинанням клітин, що лежать на межі між різними за кольором анімальною та вегетативною частинами бластули — в тому місці, де був сірий півмісяць [4].

У результаті утворюється *бластопор* у вигляді невеликої зазубринки, розташованої паралельно до екватора. У подальшому бластопор стає все глибшим і довшим, набуває форми щілини, його кінці захоплюють зародок і на протилежному боці замикаються. Таким чином, щілина перетворюється в кільцеподібну складку. У процесі подальшого заглиблення цей жолобок, що відмежовує анімальну (темну) і вегетативну (світлу) частини яйцеклітини, перетворюється в кільцеподібний бластопор. Ріст бластопора продовжується, особливо біля дорсальної губи, тобто тієї частини складки, яка знаходиться на боці сірого півмісяця, у результаті чого дорсальна губа наповзає на вегетативну частину зародка. Тому темна частина його збільшується, а світла — зменшується, від якої зрештою залишається невелика пляма — жовткова пробка, яка являє собою найбільш багаті жовтком клітини вегетативного полюса, ще не вкриті темними клітинами. Разом з цим, зародок набуває вигляду темної кульки, оскільки він укритий ектодермою із пігментованих клітин, які утворилися з анімальної частини яйцеклітини. Світлі клітини вегетативної частини розміщуються всередині зародка у складі ектодерми, і лише в одному місці їх видно зовні у вигляді жовткової пробки [4].

Таким чином, в амфібій гастрюляція також починається з *інвагінації*, але це не призводить до утворення двошарового зародка через великий об'єм багатого на жовток дна бластули. Під час гастрюляції за рахунок інтенсивного



розмноження клітин анімального полюса, особливо верхньої губи бластопора, відбувається обростання жовтка, або *епіболія*.

У зв'язку з розташуванням у бластодермі амфібій кількох рядів клітин, такими ж багаторядними стають ектодерма і ентодерма. Окрім того, деякий час ще зберігається бластоцель, яка існує одночасно з гастроцеллю, відокремлюючись від неї тонким шаром ентодерми. Після цього перегородка проривається, і бластоцель зливається із гастроцеллю в одну порожнину.

Утворення нервової трубки в зародка амфібії відбувається також із ектодерми і відрізняється від ланцетника тільки зовнішнім виглядом цього зародка. Передній кінець нервової трубки розширюється й утворює мозкові пухирі, що перетворюються в головний мозок. При замиканні бластопора також утворюється нервово-кишковий канал [4].

Зачаток хорди і мезодерми в амфібій розташовується під нервовою трубкою і спочатку являє собою верхню і бокові губи бластопора, які, вгинаючись усередину бластоцелі, входять до складу ектодерми, а потім до складу покрівлі первинної кишки. Від цього зачатка досить рано відокремлюється хорда, від якої поміж ектодермою розростається мезодерма.

Слід зазначити, що клітини хорди багаті великими вакуолями, чим нагадують рослинні клітини, і мають високий внутрішньоклітинний тиск, або тургор, що й визначає її функцію як опорної тканини [4].

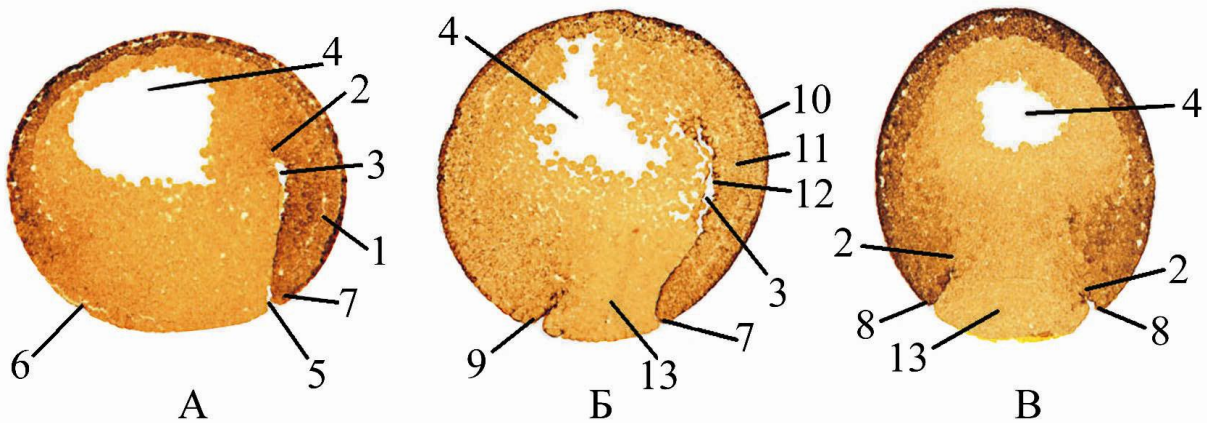
На *стадії нейрули*, точніше на початку її утворення, від мезодерми відщеплюються вільні клітини, які мають зірчасту форму, і проникають у щілини між листами, що є залишками бластоцелі. Зв'язуючись між собою своїми відростками, вони утворюють нову тканину, що має сітчасту структуру, яка різко відрізняється від перших трьох зародкових листків формою своїх клітин. Ця тканина, що утворюється із мезодерми, а іноді й раніше (з того матеріалу, що перетворився в мезодерму), називається мезенхімою. Невелика кількість *мезенхіми* може утворитися й з інших зародкових листків [4].

## ХІД РОБОТИ

### Робота 1. Вивчення гастрюляції за типом інвагінації і епіболії у зародка жаби

Розгляньте на малому збільшенні мікроскопа препарат сагітального перерізу зародка жаби на стадії ранньої гастрюли (забарвлення гематоксилін-пікрофуксином). На цій стадії розвитку зародка частина матеріалу дна бластули заповнює бластопор у вигляді корка. Добре помітна дорсальна губа бластопора і гастроцель, що формується під нею. Вентральна губа бластопора менш розвинена. Між екто- і ентодермою помітні залишки бластоцеля. Рання гастрюла має кулясту форму (рис. 24 А).

Наприкінці гастрюляції з'являються контури нервової пластинки. Прослідкуйте утворення ектодермальних (нервових) валиків, їх ріст і зближення. Визначте головну частину зародка та зверніть увагу на послідовність зімкнення нервових валиків [5].



**Рис. 24. Гастроула трав'яної жаби**  
(за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами).

Гематоксилін-пікрофуксин.

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 — багатошарова ектодерма; 11 — мезодерма; 12 — одношарова ентодерма; 13 — жовтковий корок

При малому збільшенні мікроскопа розгляньте препарати послідовних стадій гастрюляції (рис. 24 Б, В). Препарати потрібно орієнтувати пігментованою анімальною стороною до верху, а темний «язик», який є матеріалом хорди вправо. Початок інвагінації хордомезодерми, тобто утворення дорзальної губи бластопору розгляньте на сагітальному зрізі зародку на стадії ранньої гастроули.

На сагітальному зрізі середньої і пізньої гастроули визначте розміщення дорзальної і вентральної губ бластопору. Гастроцель й інтенсивність переміщення матеріалу значно більші в районі дорзальної губи бластопору. В міру втягування клітинного матеріалу і збільшення об'єму гастроцеля колишня порожнина бластули – бластоцель зменшується. Прослідкуйте зміни розмірів бластоцеля і гастроцеля в процесі гастрюляції. Зверніть увагу на те, що в гастроули амфібій на відміну від гастроули ланцетника не має відкритого бластопору – первинного рота, він закритий жовтковою пробкою – великими клітинами ентодерми [5].

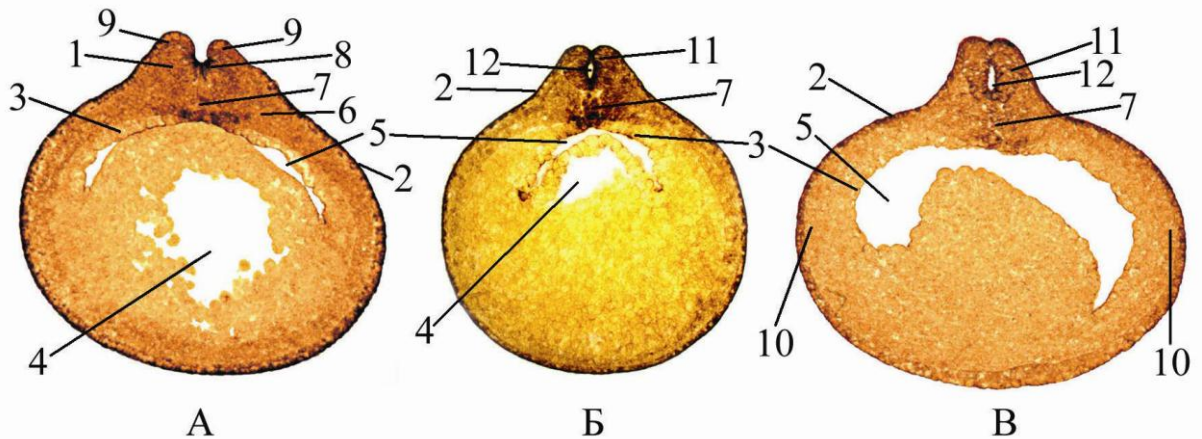
Визначте розташування ембріональних зачатків на зрізах гастроули жаби в різних площинах. При визначенні зачатків слід мати на увазі, що клітини ектодерми сильно пігментовані, ентодерма позбавлена пігмента, а мезодермальні клітини слабо пігментовані. На відміну від клітин ентодерми, клітини мезодерми дрібні з добре вираженими межами та ядрами [5].

*Замалюйте сагітальний, поперечний і фронтальний зрізи через зародок жаби на різних стадіях гастрুলи. Позначте: ектодерму, ентодерму, мезодерму, матеріал хорди, дорсальну і вентральну губу бластопора, гастроцель, бластоцель, жовтковий корок, анімальний полюс зародка, вегетативний полюс зародка.*

## Робота 2. Вивчення нейруляції амфібій

Процес нейруляції включає: первинне диференціювання зародкових листків зв'язану з виділенням органів осьового комплексу – нервової трубки, хорди, сомітів; диференціацію таких елементів мезодерми, як ніжки сомітів, бокових пластинок, а також утворення вторинної кишки у тварин з голобластичним розвитком та головної кишки у тварин з меробластичним розвитком.

При малому збільшенні мікроскопа розгляньте мікропрепарати, які являють собою поперечні зрізи ранньої, середньої і пізньої нейрули (рис. 25, 26). Орієнтувати препарати потрібно спинною стороною до верху. На спинному боці ранньої нейрули видно темно забарвлене впинання, краї якого виступають у вигляді своєрідних «рогів», так званих нервових валиків. На зрізах середньої і пізньої нейрули прослідкуйте зближення нервових валиків і їх замикання у нервову трубку. В хордомезодермальному зачатку виділяється хорда і мезодерма. Прослідкуйте утворення мезодермальних сомітів, появу несегментованих смужок мезодерми – спланхнотомів, утворення між смужками вторинної порожнини тіла – целоуму.

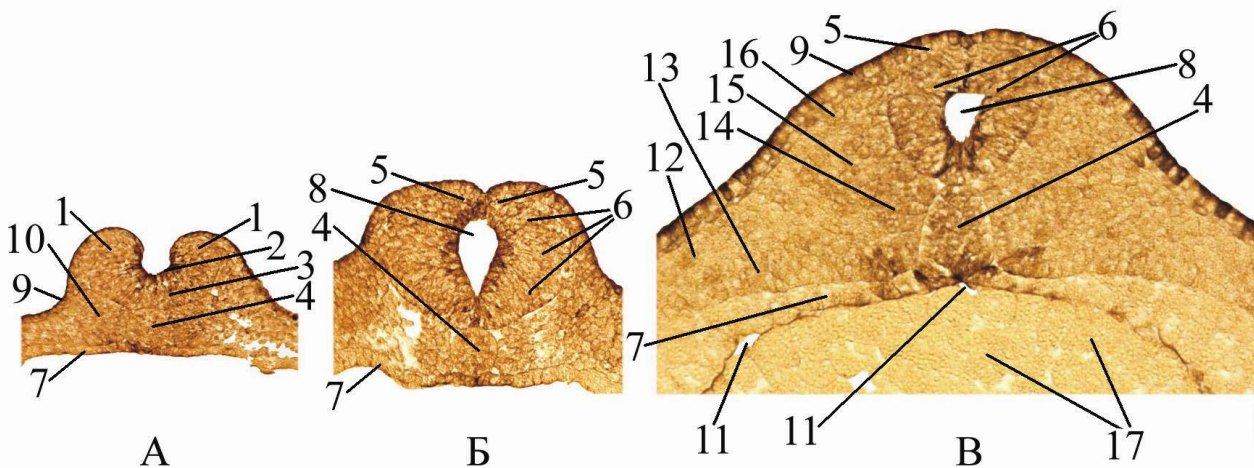


**Рис. 25. Поперечний зріз нейрули трав'яної жаби**

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

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.



**Рис. 26. Поперечний зріз нейрули трав'яної жаби**

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

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.

*Замалюйте* різні стадії нейруляції жаби і позначте ектодерму, нервові валики, нервовий жолобок, нервову трубку, невроцель, хорду, просвіт кишки, сегментовану і несегментовану мезодерму.

### Контрольні питання

1. Що таке гастрюляція?
2. Способи гастрюляції. Значення і доля бластопору.
3. Способи закладки мезодерми.
4. Гастрюляція у ланцетника і амфібій.
5. Карти презумптивних зачатків у зародків амфібій.
6. Нейруляція у амфібій.
7. Клітинні процеси, що лежать в основі формоутворюючих переміщень раннього розвитку.
8. Експериментальний підхід у вивченні індукції і компетенції.
9. Соміти, їх диференціація і похідні.
10. Спланхнотомі, їх диференціація і похідні.

## Лабораторна робота № 6. Гастроуляція і нейроуляція у птахів

**Мета:** на прикладі розвитку зародка курки вивчити розвиток птахів, особливості їх ембріогенезу порівняно з нижчими хребетними. Звернути увагу на тип яйцеклітин і залежність типу дроблення від особливостей будови яйцеклітини. Прослідкувати процеси гастроуляції і закладки провізорних органів у птахів.

**Обладнання:** мікроскопи, мікропрепарати, таблиці, атласи.

**Гастроула** у птахів утворюється шляхом відщеплення від бластодиска внутрішнього зародкового листка, чи *ентодерми*. Зовнішні шари бластодиска перетворюються на *ектодерму*. Оскільки протягом певного часу міграція клітини триває, то чітка межа між цими зародковими листками виникає не відразу. Крім того, відбувається відособлення клітин і від перибласта. Якщо на цій стадії розвитку розглядати зародковий диск із поверхні, то він буде здаватися розділеним на дві частини [4].

**Центр** буде світлим і називається «*світлим полем*», а **периферія** темна і має назву «*темне поле*». Це пояснюється тим, що в центральній частині диска знаходиться рідина, і ектодерма представлена округлими, нещільно прилягаючими одна до одної клітинами, через що центральна частина є світлою. На периферії ектодерма представлена зігнутими рядами клітин, що викликає більш темний відтінок [4].

**Нейрула.** Якщо процес розвитку зародкового диска спостерігати за допомогою лупи або зняти при сповільненій мікрокінозйомці, то в задній частині диска можна побачити темну пляму, яка витягується в центральному напрямку і перетворюється на смужку, що називається *первинною смужкою*. Вона являє собою накопичення великої кількості дрібних клітин і темно пофарбованих ядер. Через деякий час ріст смужки припиняється, і її передній кінець розширюється, перетворюючись на *первинний*, або *гензенівський вузлик*, від якого, у свою чергу, в напрямку до майбутнього головного кінця виростає темний *головний відросток*. Для того, щоб зрозуміти виникнення цих утворень і їх подальший розвиток, необхідно познайомитись із рухом клітинного матеріалу, який виникає в результаті розмноження клітин ектодерми. Тому в ділянці середньої лінії зародкового диска потоки клітин, що рухаються з боків, зустрічаються й утворюють *первинну смужку*, разом з нею просуваючись уперед. Водночас назустріч первинній смужці, що росте, від переднього краю диска рухається клітинний матеріал, і в місці їхньої зустрічі утворюється скупчення клітин у вигляді темного горбика — *первинного вузлика*. Наповнення клітин на цей вузлик спереду триває, вони занурюються трохи вглиб, утворюючи ямку, і вклинюються між екто- та ентодермою, після чого просуваються у протилежному напрямку — вперед як *головний відросток*. Після цього первинна смужка також занурюється на невелику глибину, і її клітини, що розмножуються, просуваються вбік і вперед. Таким

чином, утворюються крилоподібні відростки — *мезодерма*, яка спочатку має форму пластинок, які згодом розщеплюються і перетворюються на мішки [4].

На поперечному зрізі через головний відросток ми бачимо три клітинні пласти, верхній з яких — *ектодерма*, нижній — *ентодерма*, середній — *головний відросток*, по боках якого розміщується *мезодерма*. На розрізі через первинну смужку видно, що в цій ділянці немає поділу на зародкові листки. Тут є суцільна маса клітин, і лише збоку від смужки знаходяться ектодерма і ентодерма, відокремлені одна від одної. Між ними розміщується мезодерма. Так розміщуються зародкові листки і в ділянці первинного вузла. Осьові органи утворюються наступним чином. *Головний відросток* перетворюється на хорду, а над ним з *ектодерми* утворюється нервова пластинка, трансформуючись у жолобок, а потім у *нервову трубку*, передній кінець якої розростається в мозкові пухирі [4].

Таким чином, на місці *головного відростка* утворюється *тіло зародка*, а на місці *первинної смужки* формується його *хвостова частина*. Якщо порівняти розвиток птахів із розвитком ланцетника і амфібій, то, незважаючи на зовнішні ознаки, в ньому можна виявити загальні закономірності процесу і схожість ембріогенезу всіх хребетних. Так, *первинний вузлик* можна розглядати як *дорсальну губу бластопора* (тут проходить підгинання клітинного матеріалу під себе). На його місці, як і на місці бластопора, що замкнувся в нижчих хребетних, утворюється анальний отвір. Крім того, у рептилій, розвиток яких є перехідним від риб до ссавців, на місці первинного вузлика знаходиться ямка — мезодермальний мішечок, порожнину якого можна порівняти з гастроцеллю [4].

Рух клітинного матеріалу, який спостерігається при утворенні первинної смужки, подібний до руху клітин при замиканні бластопора. Тому *первинну смужку* можна розглядати як *бокові губи бластопора*, що з'єдналися, а точніше як його *шов*.

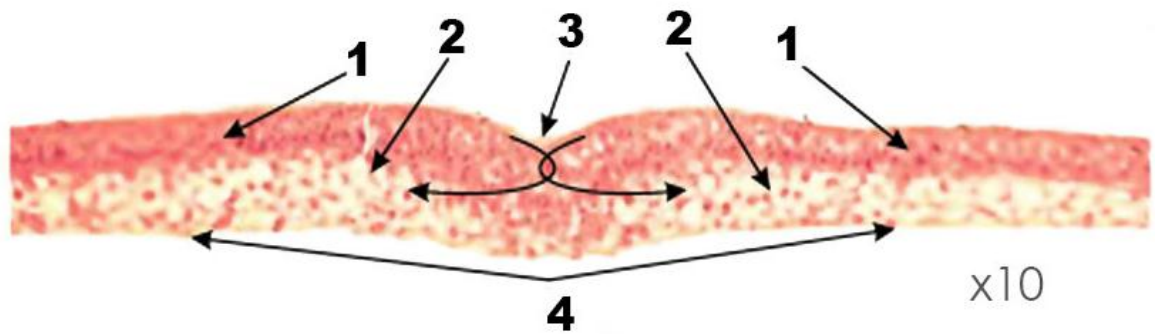
На зародковому диску при утворенні первинної смужки, первинного вузлика і головного відростка довкола цих утворень з'являються перші кровоносні судини. У подальшому відбувається процес диференціації і сегментації мезодерми, який у птахів майже не відрізняється від процесів, розглянутих вище в інших тварин [4].

## ХІД РОБОТИ

### Робота 1. Вивчення первинної смужки зародка курки

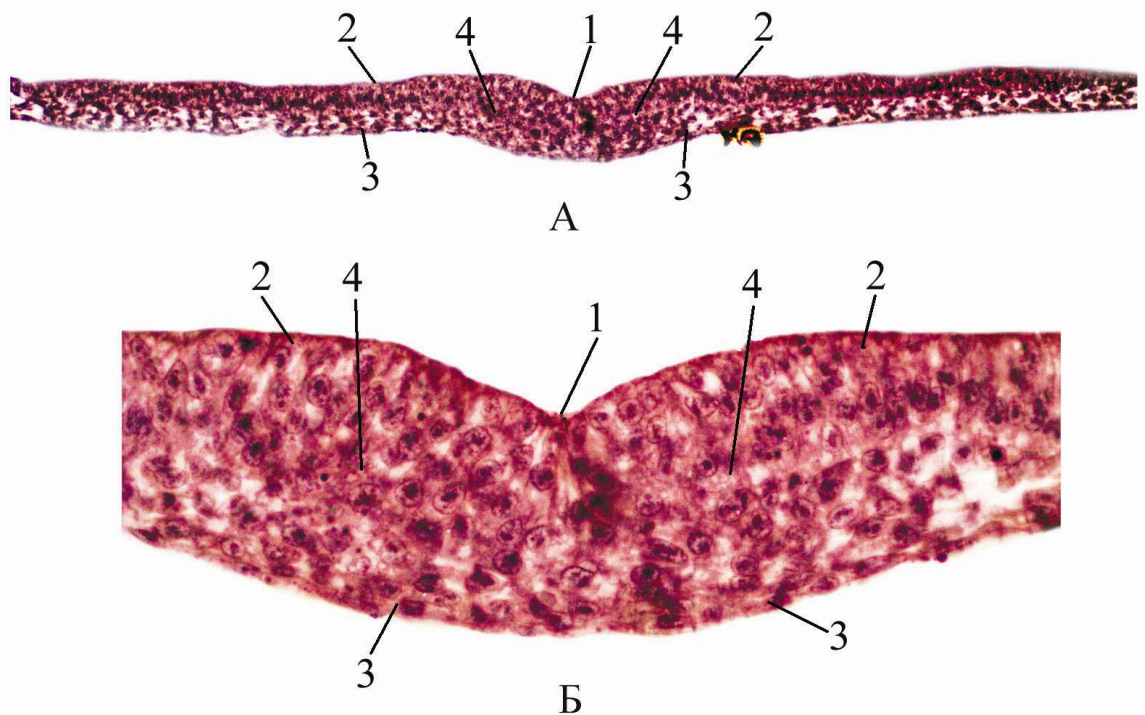
При малому збільшенні розгляньте тотальний препарат зародка курки на стадії первинної смужки. Препарат являє собою знятий цілком з жовтка зародковий диск. При малому збільшенні мікроскопа ви бачите центральну світлішу частину диска – світле поле. За світлим полем вино широку смугу густо-фіолетового кольору; це – темне поле, яке поступово стає світлішим до периферії препарату, переходячи у край обростання жовтка. Від середини заднього краю зародкового щитка (центральна зона світлого поля) до центра світлого поля видно згущення клітин. Це первинна смужка, в передній частині

якої знаходиться найбільш щільне клітинне скупчення – гензенівський вузлик. По всій середній лінії смужки і в гензенівському вузлику проходить виселення клітин. В результаті цього посередині смужки утворюється світла щілина – первинна борозенка, яка закінчується первинною ямкою в гензенівському вузлику (рис. 27, 28) [5].



**Рис. 27. Первинна смужка зародка курки**

1 – ектодерма; 2 – мезодерма; 3 – первинна борозна; 4 – ентодерма.



**Рис. 28. Поперечний зріз через первинну борозенку зародка курки. Гематоксилін.**

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

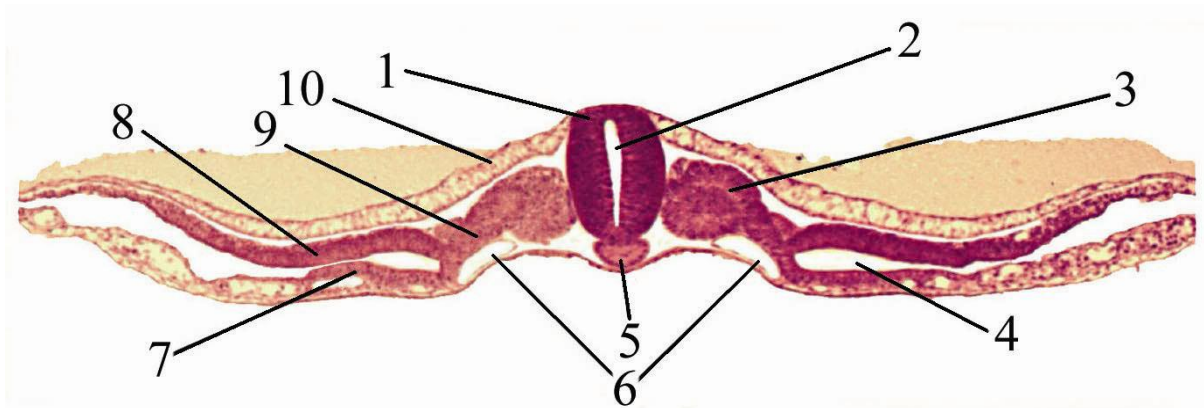
Необхідно пам'ятати, що первинна смужка і гензенівський вузлик є презумптивним матеріалом мезодерми, хордального тяжа і зародкової ентодерми. Вся інша поверхня зародкового щитка представляє ектодерму [5].

*Замалюйте і позначте світле і темне поля, первинну смужку і гензенівський вузлик, первинну борозенку, первинну ямку і жовток.*

## **Робота 2. Вивчення зародка курки на стадії закладки сомітів**

Розгляньте на малому збільшенні тотальний препарат зародка курки на стадії закладки сомітів (рис. 27). У середній частині диска знайдіть зародок, що формується. Передній кінець зародка обмежений головною складкою, що переходить у тулубові складки. Зверніть увагу на передній відділ нервової трубки, що утворює мозкові міхури: передній мозковий міхур з бічними випинаннями, середній і задній.

Задній мозковий міхур переходить в спинний мозок, по обидві сторони якого лежать соміти. На задньому кінці нервова трубка переходить в залишки первинної смужки. Попереду від сомітів під заднім мозковим міхуром можна знайти зачаток серця і жовткові вени. У периферичній частині зародкового диска розгляньте численні кров'яні острівці [5].



**Рис. 29. Поперечний зріз зародка курки на стадії формування сомітів (26—36 годин інкубації)**

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

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

*Замалюйте тотальний препарат зародка курки на стадії 10 сомітів.*

Позначте на ньому мозкові міхури, соміти, нервову трубку, мезодерму, залишок первинної смужки.

Зріз через первинну смужку зародка курки розглядайте при малому збільшенні мікроскопа. Зорієнтуйте препарат так, щоб жовткові кулі, які бачите біля кінців зрізу знаходилися знизу. На середній, найщільнішій ділянці поперечного зрізу смужки видно поглиблення; це первинна смужка. Далі препарат вивчайте при великому збільшенні. В місці утворення борозенки

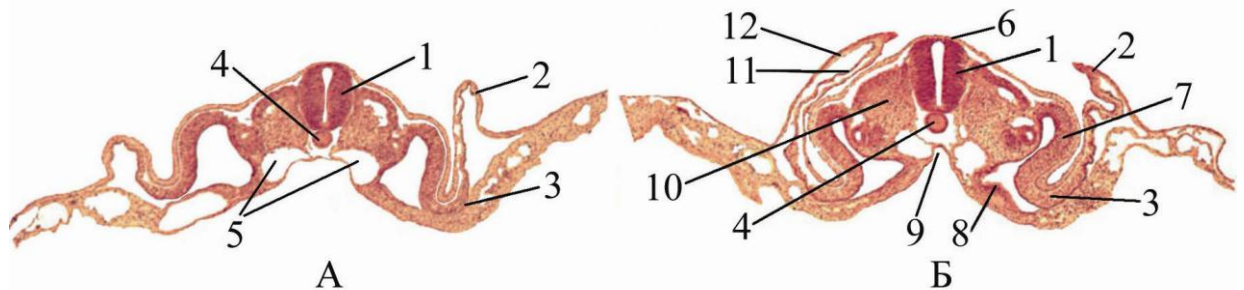


зародкові листки зливаються. Якщо зріз перемістити вліво, чи вправо, то побачите, що суцільна закладка поступово ділиться на три шари. Визначте ектодерму, ентодерму і мезодерму. Зверніть увагу на форму і забарвлення клітин і ядер кожного зародкового листка.

На сагітальному зрізі гастрული даної стадії розвитку видно три зародкові листки і головний або хордальний відросток [5].

**Замалюйте** зріз через первинну смужку і позначте первинну борозенку, ектодерму, ентодерму, мезодерму, хордальний відросток.

Розгляд тотальних препаратів ранньої (23-26 год. інкубації), середньої (26-29 год. інкубації) і пізньої (29-33 год. інкубації) нейрули проведіть при малому збільшенні мікроскопа, або під лупою. На препараті ранньої нейрули в області голови ви бачите нервові валики, за якими видно пару сомітів. Решта тулубової мезодерми ще не сегментована і має вигляд двох суцільних смужок розташованих обабіч хорди. Остання простягається назад до гензенівського вузлика. Передній кінець зародка окреслений головною складкою (рис. 30) [5].



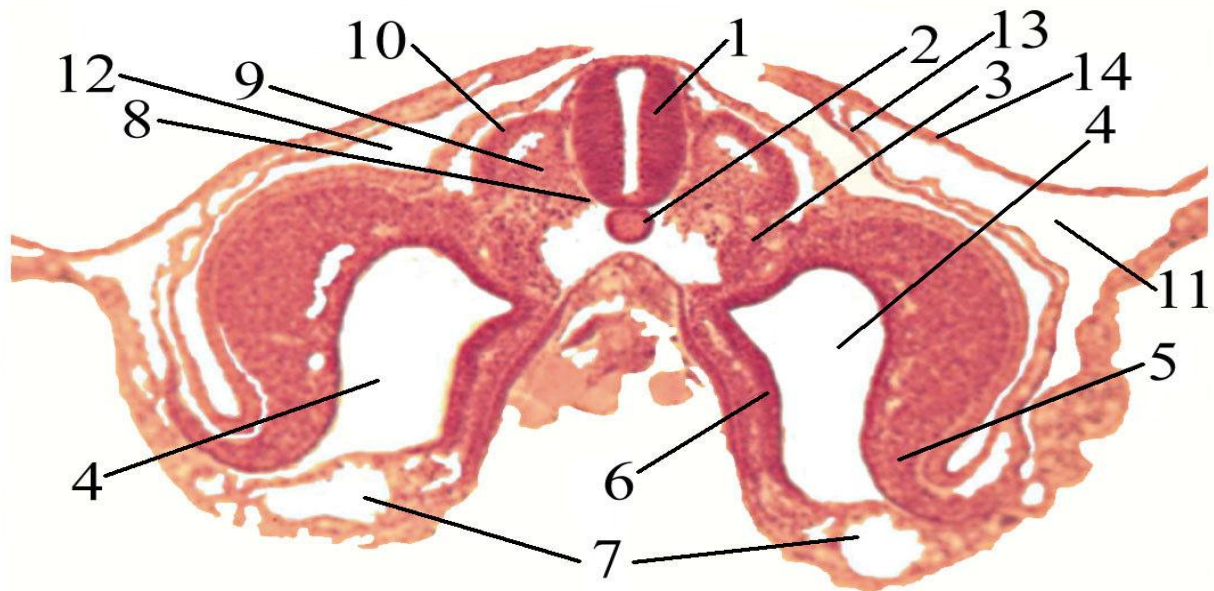
**Рис. 30. Поперечний зріз зародка курки на ранніх стадіях утворення тулубової і амніотичної складок**

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

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 — паріетальний листок зародкової мезодерми; 8 — вісцеральний листок зародкової мезодерми; 9 — порожнина кишки; 10 — соміт; 11 — паріетальний листок позазародкової мезодерми; 12 — позазародкова ектодерма.

Підрахуйте кількість пар сомітів на стадіях середньої і пізньої нейрули. Переконайтеся, що кожному моменту розвитку відповідає певна кількість сомітів. Прослідкуйте етапи формування нервової трубки. Зверніть увагу на зімкнення нервових валиків спочатку на рівні середнього мозку. Трохи нижче мозкового міхура, який утворюється на головному кінці, видно складку ентодерми; це – порожнина первинної кишки. Задні кінці нервових складок упираються в первинну смужку (рис. 31) [5].



**Рис. 31. Поперечний зріз зародка курки на стадії утворення тулубової і амніотичної складок (50—56 годин інкубації)**  
(за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами). Гематоксилін.

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.

*Замалюйте* тотальні препарати зародка курки і дайте відповідні позначення.

### **Робота 3. Вивчення нейрули птахів**

Поперечний зріз нейрули курки на рівні тулубового відділу розглядайте при малому збільшенні мікроскопа. Зорієнтуйте препарат нервовою трубкою до верху. Нервова трубка утворена із темно-синіх циліндричних ектодермальних клітин з невроцелом всередині. Під нервовою трубкою знайдіть невеликий без просвіту кружок – зріз через хорду. По бокам від нервової трубки і хорди видно масивні скупчення мезодерми, які називаються сомітами або спинними сегментами. Латерально спинні сегменти звужуються, і ці звужені частини мезодерми називаються сегментними ніжками або нефротомами. Далі, до периферії знаходяться спланхнотомі. Кожний спланхнотом складається із вісцерального (внутрішнього) листка оберненого до ентодерми і парієтального (зовнішнього) оберненого до ектодерми. Щілина між листками являє собою зачаток вторинної порожнини тіла – целома.

Внутрішня поверхня зародка утворена ентодермою, яка тут зберігає характер тонкої одношарової пластинки. Зверху зародок вкритий ектодермою. Зверніть увагу на різну товщину цього листка в різних ділянках зародку. Між

ентодермою і вісцеральним листком знайдіть кров'яні островці – первинні кровоносні судини [5].

*Замалюйте* і позначте зародкову екто- і ентодерму, нервову трубку, хорду, соміти, нефротомі, вісцеральний і парієтальний листки спланхнотомі, целом, кров'яні островці.

#### *Контрольні питання*

1. Що таке дискобластула?
2. Суть першої фази гастрюляції.
3. Що таке епібласт і гіпобласт?
4. Суть другої фази гастрюляції.
5. Що таке «первинна смужка», «гензенівський вузлик», «первинна борозна», «первинна ямка»?
6. Замалюйте карту презумптивних зачатків зародка курки перед початком гастрюляції.
7. За яким типом проходить гастрюляція у птахів?
8. Гомологічність структури гастрюли і процесу гастрюляції у амфібій і птахів.
9. Особливості нейруляції при меробластичному типу розвитку.
10. Краніально-каудальний градієнт в розвитку хребетних.

#### **Лабораторна робота № 7. Розвиток зародкових оболонок і жовткового мішка птахів.**

**Мета:** вивчити утворення зародкових оболонок на поперечному зрізі курячого зародка на стадії формування тулубової і амніотичної складок.

**Обладнання:** мікроскопи, мікропрепарати, таблиці, атласи.

У всіх тварин, зародки яких розвиваються в повітряному середовищі, утворюються зародкові оболонки, до яких у птахів належать: **амніон, сероза, алантоїс і жовтковий мішок.**

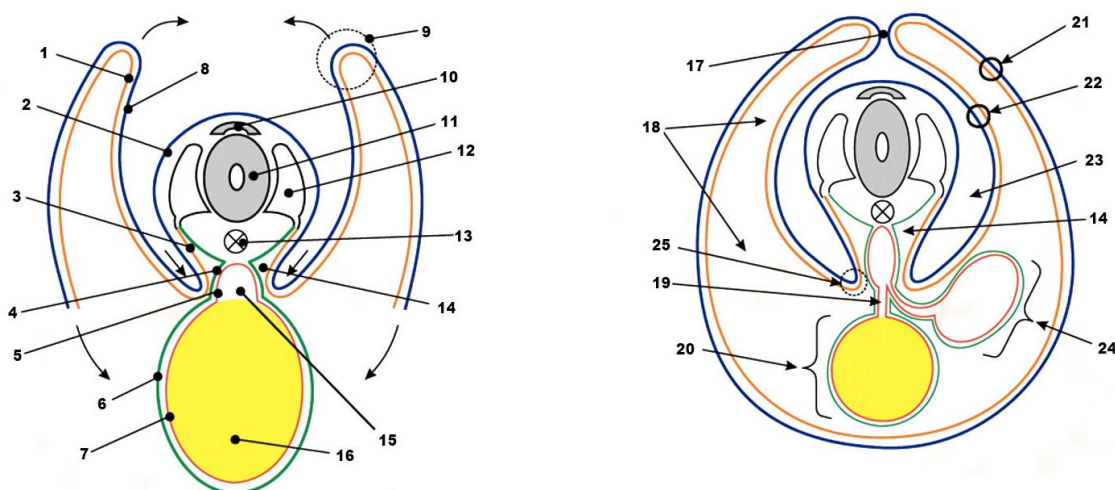
Зародок рептилій і птахів, як і зародок риб, на стадії гастрюли являє собою пластинку, яка має три зародкові листки і розташована на *анімальному полюсі*. Між цими листками по осі тіла зародка розміщується *хорда*.

У процесі розвитку жовток обростає ектодермою, а під нею підростає ентодерма [4].

У зв'язку з тим, що **латебральний жовток** є трофічним матеріалом для зародка ранніх стадій, у результаті зменшення його кількості під зародковим диском утворюється невелика порожнина, в яку і занурюється зародок. Межа між зануреною центральною частиною диска, в якій формуються осьові органи,

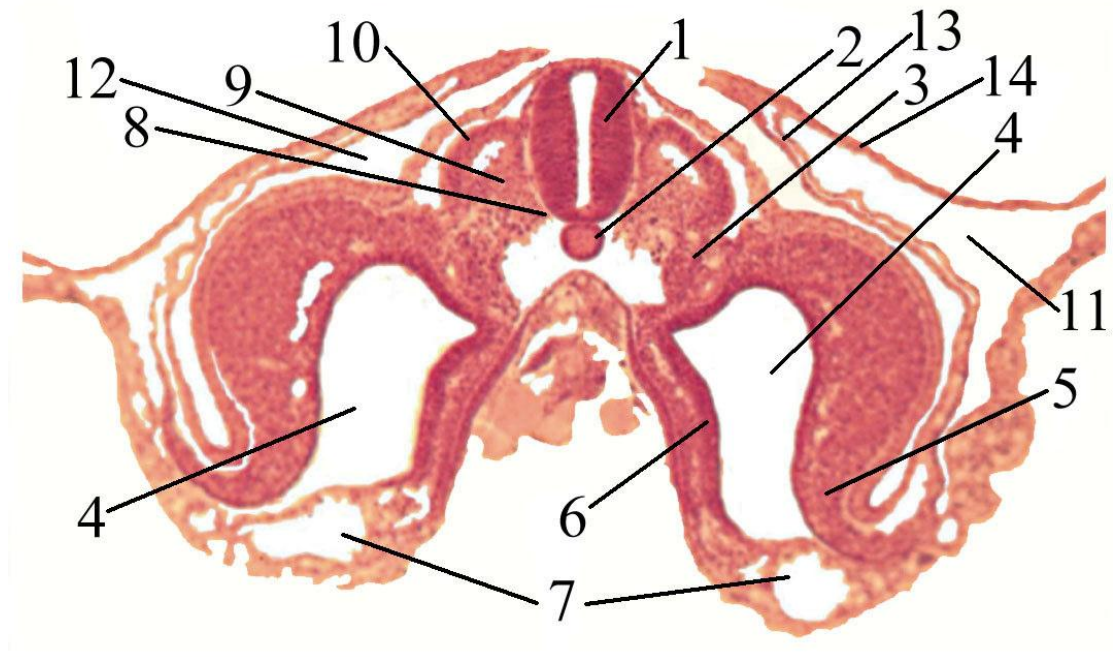
і периферичними частинами, що залишилися на поверхні жовтка, позначається як жолобок. Зовнішні боки (краї) жолобка піднімаються й утворюють **амніотичні складки**, у формуванні яких беруть участь **ектодерма** і **парієтальний листок мезодерми**. Одночасно з цим, ентодермальна пластинка згортається в жолобок, відкритий у бік жовтка. Краї цього жолобка зростаються, і ентодерма набуває форму трубки, що є зачатком кишки. Переходячи на стінку жовткового мішка, кишка утворює жовткове стебельце [4].

Амніотичні складки ростуть назустріч одна одній, покривають зародок і зростаються. У результаті цього зародок опиняється всередині двох мішків. Внутрішній мішок, що утворився в результаті зростання внутрішніх листків амніотичних складок, називається **амніоном**. У середині амніона знаходиться амніотична рідина. Зовнішня оболонка, що утворилась шляхом зростання зовнішніх складок, називається серозою. Її поверхня — блискуча і гладенька, в її середині також знаходиться рідина. Як амніон, так і сероза, складаються з двох зародкових листків — **мезодерми** і **ектодерми**. У серозі ектодерма розміщується зовні, а мезодерма — зсередини, в амніоні ж — навпаки (рис. 32; 33) [4].



**Рис. 32. Схема утворення тулубової та амніотичної складок**

1 – парієтальний листок несегментованої мезодерми; 2 – зародкова ектодерма; 3 – парієтальний листок несегментованої мезодерми; 4 – вісцеральний листок зародкової несегментованої мезодерми; 5 – зародкова (кишечна) ентодерма; 6 – вісцеральний листок позазародкової несегментованої мезодерми; 7 – позазародкова (жовткова) ентодерма; 8 – позазародкова ектодерма; 9 – амніотична складка; 10 – нервовий гребінь; 11 – нервова трубка; 12 – соміт; 13 – хорда; 14 – целом; 15 – кишечна трубка; 16 – жовток; 17 – серозоамніотичний канал; 18 – екзоцелом; 19 – жовткове стебельце; 20 – жовтковий мішок; 21 – серозна оболонка; 22 – амніотична оболонка; 23 – амніотична порожнина; 24 – алантоїс; 25 – тулубова складка.



**Рис. 33. Поперечний зріз зародка курки (*Gallus gallus*) на стадії утворення тулубової і амніотичної складок (50—56 годин інкубації) (за Масловою, Сидоровим, 2008, із змінами). Гематоксилін.**

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.

Обростання жовтка відбувається, передусім, за рахунок ектодерми, потім обростає ентодерма, і лише після цього між ними проростає мезодерма. Коли ці зародкові листки зустрінуться на вегетативному полюсі, **жовтковий мішок** буде повністю сформований і до його складу ввійдуть **ентодерма** і **вісцеральний листок мезодерми**. **Ентодерма і парієтальний листок мезодерми** відокремлені від жовтка порожниною мезодермальних мішків і є продовженням **серози**, яка після зростання всіх зародкових листків на вегетативному полюсі яйцеклітини перетворюється в замкнутий мішок, що вкриває зародок разом з іншими зародковими оболонками [4].

У стінці **жовткового мішка** є кровоносні судини, через які трофічний матеріал проникає у кровоносне русло. Ці судини, збираючись у крупніші стовбури, проходять у складі пупкового стебельця від жовткового мішка до тіла зародка. Таким чином, **функцією жовткового мішка** є **живлення зародка жовтком**. Крім того, саме тут починається **розвиток крові та кровоносної системи**.

До *плідних оболонок* належить ще й *алантоїс*, який утворюється одночасно з жовтковим мішком із випинання первинної кишки поза жовтковим стебельцем. Спершу це утворення невелике, але згодом воно розростається, виходить за межі зародка, з'єднується з ним через пупкове стебельце і займає весь простір між амніоном, жовтковим мішком і серозою. Одна його частина прилягає до повітряної камери яйцеклітини, здійснюючи обмін газами між судинами алантоїса і зовнішнім середовищем. Невелика його ділянка, що знаходиться всередині тіла зародка, виконує функцію виділення. Разом з цим, алантоїс обростає білком яйця, на ньому утворюються ворсинки, за допомогою яких білок всмоктується, проникає в кровоносне русло і живить зародок [4].

Таким чином, *алантоїс* є органом *обміну речовин* і здійснює функції: *дихання, живлення і виділення*. Після того, як весь жовток і білок будуть використані для живлення, зародок стає настільки сформованим, що може самостійно зруйнувати шкаралупу і вийти з яйця.

## ХІД РОБОТИ

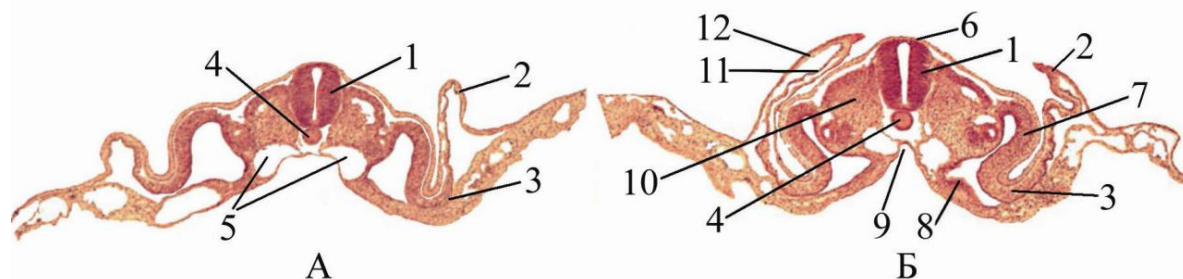
### **Робота 1. Вивчення утворення тулубової і амніотичної складки у зародка курки**

Насамперед, як приступити до вивчення зрізу зародка курки, необхідно згадати, що паралельно з процесами, які проходять у зародковому щитку, продовжує розростатися і позазародкова частина диска. Остання складається із екто-, енто- і мезодерми, які є безпосереднім продовженням однойменних листків зародка. Позазародкова ентодерма разом із вісцеральним листком мезодерми обростає жовток, утворюючи стінку жовткового мішка. Одночасно із позазародкових листків розвивається складна система оболонок, які прийнято називати зародковими оболонками. Уже в кінці першої доби інкубації курячого зародка його передній кінець починає підніматися над поверхнею бластодиска і відділятися від нього вузькою впадиною – головною складкою. Краї складки поступово розповсюджуються все далі назад, окантовуюючи зародок з боків і відділяючи його від розпластані на жовтку позазародкової частини. Ці бокові складки називаються *тулубовими*. Уяву по подальший розвиток позазародкових частин дає препарат зрізу зародку курки на стадії 54 год. інкубації [3].

При малому збільшенні мікроскопа знайдіть осьові органи. Орієнтуйте зріз нервовою трубкою до гори. Збоку від тіла зародка ектодерма разом з потовщеним парієтальним листком спланхнотом прогнулись, утворивши тулубову складку, яка різко відокремила тіло зародка від жовтка. Після різкого прогинання тулубова складка круто повертає вгору і переходить у *амніотичну*, піднімаючись подібно до крил. Амніотичні складки піднімаються над зародком, близько підходять одна до одної і зростаються (рис. 34). Шар клітин ектодерми однієї складки зростається із ектодермою другої складки; парієтальні листки двох складок також зростаються. Виникають дві розміщені одна над одною оболонки, кожна із яких складається із шару ектодерми і парієтальної мезодерми. Ближче до зародку розміщена амніотична оболонка; ззовні від

амніону розташована серозна оболонка. Зверніть увагу на розміщення ектодерми і мезодерми в цих оболонках [5].

**Замалюйте** зародок курки на стадії тулубової і амніотичної складки. Позначте: тіло зародка, ектодерму, нервову трубку, мезодерму, хорду, нефротом, парієтальний листок спланхнотома, вісцеральний листок спланхнотома, целом, кровоносні судини, ентодерму кишки зародка, тулубову і амніотичну складку, ектодерму і мезодерму майбутніх амніотичної та серозної оболонок, ентодерму і мезодерму жовткового мішка.



**Рис. 34. Поперечний зріз зародка курки (*Gallus gallus*) на ранніх стадіях утворення тулубової і амніотичної складок**

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

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

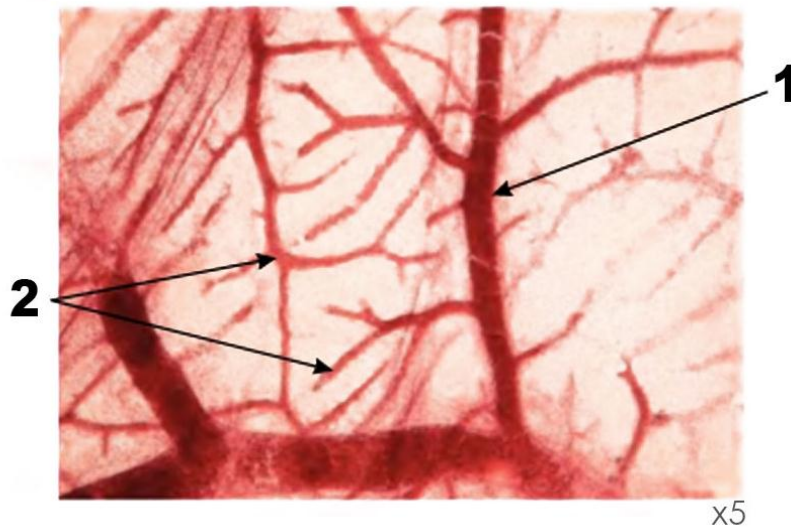
1 — нервова трубка; 2 — амніотична складка; 3 — тулубова складка; 4 — хорда; 5 — аорта; 6 — зародкова ектодерма; 7 — парієтальний листок зародкової мезодерми; 8 — вісцеральний листок зародкової мезодерми; 9 — порожнина кишки; 10 — соміт; 11 — парієтальний листок позазародкової мезодерми; 12 — позазародкова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

## **Робота 2. Вивчення алантоїса зародка курки**

Розгляньте на малому збільшенні мікроскопа тотальний препарат алантоїса зародка курки (рис. 35). Стінка алантоїса інтенсивно покреслена численними кровоносними судинами. Вона складається з двох частин – внутрішньої (представлена ентодермою кишки) і зовнішньої (сформована вісцеральним листком сегментованої мезодерми), яка створює кровоносне русло алантоїса.

В порожнині екзоцелома алантоїс розростається, через деякий час зростається з мезодермою серозної оболонки і утворює хоріоалантоїс. Його зовнішнє розташування дозволяє забезпечити високий рівень газообміну між ембріоном і навколишнім середовищем. Окрім дихання хоріоалантоїс бере участь в утилізації кальцію шкарлупової оболонки, служить органом накопичення продуктів азотистого обміну. Із зародком хоріоалантоїс зв'язаний за допомогою пупкових артерій і вен [3].

**Замалюйте** алантоїс курки. Позначте великі і дрібні судини стінки алантоїса.

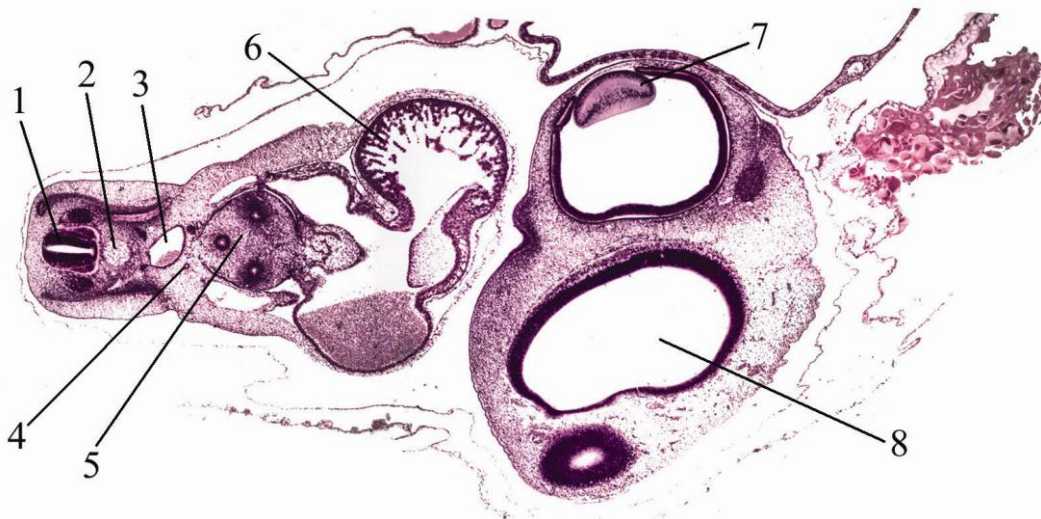


**Рис. 35. Алантоїс курки (тотальний препарат)**  
(за Масловою, Сидоровим, 2008)

1 – великі судини стінки алантоїса; 2 – капіляри стінки алантоїса

### **Робота 3. Вивчення зародка курки на стадії формування амніону, серозної оболонки і алантоїса.**

Розгляньте поперечний переріз препарату зародка курки через 96 годин після початку інкубації, забарвлення гематоксилін-еозином (рис. 36). В цей період завершується формування амніотичних складок та утворення амніону з ектодерми та парієтального листка мезодерми і формування серозної оболонки з ектодерми та парієтального листка мезодерми. Стає добре помітним алантоїс.



**Рис. 36. Поперечний зріз зародка курки на стадії 96 годин інкубації**  
Гематоксилін-еозин.

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



Найбільш великою ділянкою головного відділу зародка є порожнина середнього мозку. Формуються зачатки очей і кінцівок курячого ембріона. Утворення головного і шийного вигинів в ході розвитку призводить до того, що площина поперечного перерізу одночасно проходить як через область головного, так і тулубового відділів зародка [3].

У полі зору одночасно 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) [3].

**Замалюйте** поперечний переріз зародка курки через 96 годин після початку інкубації. Позначте видимі зародкові і позазародкові структури.

#### *Контрольні питання*

1. Що належить до зародкових оболонок?
2. Причини появи зародкових оболонок у хребетних тварин.
3. Як утворюється тулубова складка?
4. Жовтковий мішок, розвиток, будова його стінки, функції.
5. Амніон, розвиток, будова і функція.
6. Алантоїс, розвиток, будова і функція.
7. Серозна оболонка, розвиток, будова і функція.
8. Зародкова і позазародкова частини зародкових листків.
9. Поняття про епібласт, гіпобласт і презумптивні зони.
10. Філогенетична обумовленість утворення позазародкових органів.

#### **Лабораторна робота № 8. Розвиток ссавців**

**Мета:** вивчити особливості ембріогенезу плацентарних ссавців у зв'язку з розвитком зародка ссавців в тілі матері. Звернути увагу на процес імплантації, прослідкувати хід гастрюляції і подальший гістогенетичний розвиток зародкових та позазародкових зачатків.

**Обладнання:** мікроскопи, мікропрепарати, таблиці, атласи.

За своєю ембріологією **ссавці** складають дуже неоднорідну групу, в яку входять як *яйцекладні* (єхидна і качконіс), так і *живородні*. Слід зазначити, що живонародження є тим фактором, який змінює хід ембріогенезу. Серед ссавців існує ряд переходів у проходженні ембріональних процесів. Однією з основних змін, яка впливає на весь хід ембріогенезу, є те, що **яйцеклітини ссавців бідні на жовток** і належать до **оліголецитальних**, як і в ланцетника. Це викликано тим, що яйцеклітина, а точніше зигота та її наступні стадії, рано починає отримувати їжу з тіла матері, в якому вона розвивається [4].

**Запліднення** яйцеклітини відбувається у **верхній третині яйцепроводу**.

**Дробіння** заплідненої яйцеклітини починається ще під час проходження її яйцепроводом. Як і в ланцетника, **перша борозна** дроблення проходить через

анімальний і вегетативний полюси. Дробіння у ссавців є **повним, рівномірним і асинхронним**.

Відмінності дробіння у ссавців у порівнянні з ланцетником полягають у кількості бластомерів, які утворилися: їх кількість не відповідає правильній геометричній прогресії. Так, зародок кролика на окремих стадіях представлений 3, 5, 7, 9-ма бластомерами. Це пояснюється тим, що бластомери ссавців неоднакові: одні з них **темніші** і розміщуються в *центрі*, а інші — **світліші** і розміщені на *периферії* [4].

*Світлі* діляться *швидше*, ніж темні, і тому займають поверхнєве положення. Через одночасне дроблення різних клітин зародок може складатись із непарної кількості бластомерів.

У результаті того, що світлі поверхнєві клітини діляться швидше, ніж центральні, між ними утворюється щілина, яка збільшується і перетворюється на порожнину. Тому зародок має вигляд клітинного пухирця, всередині якого знаходиться рідина, а на внутрішній поверхні його стінки розміщена групка темних клітин. Пухирець називається **трофобластом**.

Функцією його є живлення зародка за рахунок секрету, маткового молока, що виділяється слизовою оболонкою матки і заповнює порожнину трофобласта [4].

Група темних клітин, що розміщується на внутрішній поверхні трофобласта, називається **зародковим вузликом**, або **ембріобластом**, і є **власне зародком**.

Повним, рівномірним і асинхронним дробленням відбувається поділ зародка на **зародкові** (ембріобласт) і **позазародкові** (трофобласт) частини у ссавців.

З маткою зародок зв'язується не відразу. У корів лише на 17-ту добу стільності на зародковому пухирці з'являються ворсинки, які проникають у товщу слизової оболонки матки. У м'ясоїдних і гризунів такий зв'язок з'являється раніше. У людини зародковий пухирець проникає в лійку маткових залоз на 6-ту добу вагітності. Загальним для ссавців є те, що зародковий пухирець, який, розростаючись у боки, стає плоским і перетворюється на зародковий щиток, відщеплює другий шар клітин — ентодерму, а сам стає ектодермою. Такий спосіб утворення гастрული називається, як і в птахів — **делямінацією** [4].

Одночасно відбуваються великі зміни у **трофобласті**. Якщо в кролика і коня його форма у процесі інтенсивного росту змінюється незначною мірою і є овальною чи яйцеподібною, то в жуйних і свині він росте в довжину і перетворюється на замкнуту на обох кінцях трубку. Він є значно довшим від рога матки (у свині — до 0,5 м, у вівці — до 1,4 м), складається в ньому зигзагами і навіть може заходити в ріг протилежної сторони [4].

Подальший розвиток двошарового зародкового щитка у представників різних груп ссавців неоднаковий. У всіх рядах, за винятком рукокрилих і приматів, частина трофобласта, розміщена над зародковим щитком, розривається, частково відмирає і сповзає в боки, прикріплюючись до краю ектодерми. Таким чином, трофобласт перетворюється у продовження цього

листка. *Ентодерма*, що також входить до складу зародкового диска, розростається під ектодермою і, замикаючись на протилежному полюсі зародкового пухирця, *утворює первинний жовтковий мішок*. Усі подальші перетворення в ньому такі ж, як і в птахів [4].

У приматів *трофобласт* не розривається над зародковим щитком, а, навпаки, *потовщується*. Ектодерма, а за нею й ентодерма розростаються під трофобластом, у результаті цього зародок стає тришаровим і складається з ектодерми, ентодерми і трофобласта, що їх покриває.

У ссавців, як і в птахів, хордула утворюється спочатку як *первинна смужка з первинним вузликом і головним відростком*.

Вони є зачатками осьових органів, які розвиваються в основному так, як і у рептилій та птахів. Разом з ними, таким чином, розвивається і мезодерма.

На місці первинної смужки і первинного вузлика зародкові листки не розділені і становлять суцільну клітинну масу. У головному відростку ектодерма й ентодерма відокремлені і між ними розміщується сам відросток, який перетворюється в хорду [4].

*Нервова трубка* розвивається з *ектодерми* в ділянці головного відростка. Спочатку утворюються нервові валики, які згодом зливаються і перетворюються в трубку. При її замиканні, як і в нижчих хребетних, утворюється нервово-кишковий канал, а потім на місці первинного вузлика проривається анальний отвір.

Порівнюючи типи осьових органів у різних тварин (від ланцетника до ссавців), можна помітити, що основна схема цього процесу є незмінною. Різними є лише деталі, які залежать від того, що кількість жовтка у представників різних класів неоднакова.

Наступний за утворенням осьових органів процес — *сегментація і диференціація мезодерми* — не є чимось принципово новим порівняно з амфібіями і птахами, і проходить так, як описано вище. Як і в птахів, у ссавців зародок відокремлюється від жовтка і формується його тіло.

На *стадії хордули* зародок ссавців, як у рептилій і птахів, має форму пластинки. Розміщується ця пластинка на жовтку, а не у складі стінки зародкового пухирця, заповненого матковим молоком [4].

Утворення плідних оболонок у ссавців починається, як і в птахів, із появи жолобка, що утворює зародок і відокремлює його від незародкових частин. У результаті росту зовнішніх стінок жолобка утворюються *амніотичні складки*, які ростуть назустріч одна одній, зростаючись і утворюючи два мішки, що оточують зародок. Внутрішній є *амніоном*, а зовнішній — *хоріоном*, оскільки він вкритий ворсинками і за зовнішнім виглядом зовсім не схожий на гладеньку і блискучу серозу рептилій і птахів [4].

У *ветеринарній медицині хоріон* дуже часто називають *судинною оболонкою*. Однак, слід мати на увазі те, що видимі в ньому *кровоносні судини* належать до *алантоїсу*, що приріс до нього.

*Амніон* у ссавців, як і в птахів, являє собою тонкий мішок, заповнений прозорою амніотичною рідиною. Води тут немає, і тому назва «водяна оболонка», що дуже часто зустрічається в клініці, не відображає його змісту.

Те, що у ссавців зародок розвивається всередині зародкових оболонок, заповнених навколоплідними рідинами, має велике значення під час вагітності та *пологів*. По-перше, *амніотична рідина* відіграє *захисну роль*. При ударі у черевну порожнину вагітної самки тиск рідини буде розподілятися рівномірно, і це рівномірно стискуватиме й зародок, або ж буде пом'якшувати це стискування. По-друге, під час пологів за скорочення мускулатури матки *амніон* з іншими *плідними оболонками* відіграє роль *гідролічного клина*, що проникає в шийку матки і сприяє його розширенню. Тому так звані «сухі» пологи, що настають після передчасного розриву зародкових оболонок, завжди є складнішими і важчими від нормальних. Не слід також забувати і про *трофічну роль навколоплідних рідин* [4].

**Жовтковий мішок** у ссавців є, незважаючи на відсутність самого жовтка. Він майже не бере участі у функції живлення, він *містить маткове молоко*, існує в зародковому періоді недовго і редукується.

У коня і кролика жовтковий мішок в ділянці вегетативного полюса зростається з хоріоном. Тому в цих тварин зародковий пухирець не перетворюється на трубочку і зберігає овальну форму.

**Алантоїс** у ссавців з'являється, як і в птахів, у вигляді випинання кишкової трубки. У подальшому в ньому сильно розвиваються кровоносні судини, і він приростає до внутрішньої поверхні хоріона в тих ділянках, де хоріон кріпиться до матки, і судини алантоїса разом із ворсинками хоріона проникають у її слизову оболонку. Таким чином, *алантоїс є провідником кровоносних судин*, що забезпечують *обмін речовин* між організмом зародка і організмом матері. По судинах із кров'ю в зародок надходять кисень і трофічні речовини, а у зворотному напрямку — продукти обміну речовин, у тому числі й сечовина, яка не збирається в алантоїсі. Тому назва алантоїса, що використовується в акушерстві — сечова оболонка є нечіткою, незважаючи на те, що в подальшому невелика частина алантоїса входить до складу сечового міхура, що формується.

Зародкові оболонки ссавців зв'язуються, як було зазначено вище, зі слизовою оболонкою матки, у результаті чого утворюється **плацента**, яка являє собою **комплекс алантохоріона і слизової оболонки матки**.

Морфологічно це пов'язані між собою частини слизової оболонки матки, хоріона і алантоїса, оскільки вони з'єднуються між собою тільки в тих місцях, де на хоріоні є ворсинки. Залежно від їх розташування, плацента має різні вигляди. По-різному здійснюється також зв'язок тканин та судин хоріона і алантоїса із судинною системою матки [4].

Описаний вище зв'язок хоріона з жовтковим мішком, який є у кролика і непарнокопитних, також здійснює обмін речовин між кров'ю матері і зародка.

Він називається **жовтковою плацентою**, на відміну від основної, чи **алантоїдної плаценти**, і відіграє допоміжну роль, хоч у кролика функціонує протягом усього внутрішньоутробного розвитку. Завершуючи характеристику загального ембріогенезу, слід сказати про подальший розвиток зародкових листків.

Зовнішній листок — **ектодерма** — є первинним покривом тварин. За рахунок ектодерми розвивається *епідерміс* та його похідні — *залози* та *рогові утворення шкіри*. Ектодерма бере участь в утворенні зубів. Шляхом випинання в напрямку до переднього кінця кишки з ектодерми утворюється *ротова порожнина*. Таким же чином відбувається розвиток і *заднього проходу*. За рахунок ектодерми у хребетних розвивається вся *нервова система* та *сприймаючий апарат органів чуття* (за винятком органа смаку).

Ентодерма дає початок *епітелію органів шлунково-кишкового тракту*, за винятком частини ротової порожнини та задньої частини прямої кишки. У вигляді жолобоподібного виступу вентральної стінки дванадцятипалої кишки утворюється печінка. З випинання стінки цієї кишки утворюється і *підшлункова залоза*.

За рахунок ентодерми відбувається розвиток *епітелію органів дихання*, закладаються та розвиваються такі залози, *як зубна та щитоподібна* [4].

**Мезодерма** дає початок багатьом тканинам — скелетній, м'язовій, крові. За рахунок зародкового листка утворюється скелет (строма) органів, відбувається розвиток сполучнотканинної частини шкіри.

Проміжна частина між сомітом та спланхнотомом (*сегментна ніжка*) дає початок *нирковим каналцям*; за рахунок прилеглої до зачатків первинної нирки мезодерми розвиваються *зачатки статевих залоз*. Мезодерма і мезенхіма, розвиваючись із неї, дають початок *серозним оболонкам* та їхнім похідним. З них утворюються *оболонки кишкової трубки, кровоносні і лімфатичні судини*.

Таким чином, на основі ембріогенезу різних видів тварин можна простежити, як із заплідненої яйцеклітини розвивається зародок, диференціюються утворені структури, яким чином складаються взаємовідносини між структурами, що розвиваються [4].

## ХІД РОБОТИ

### Робота 1. Вивчення розвитку зародкового міхура кроля

На ранніх стадіях розвитку плацентарних ссавців відбувається відокремлення зародкового вузлика від трофобласту з утворенням порожнини Бластоцисти.

*Замалюйте бластоцисту кроля*. Позначте: світлі бластомери трофобласт, темні бластомери ембріобласту (зародковий вузлик), порожнину бластоцисти [3].

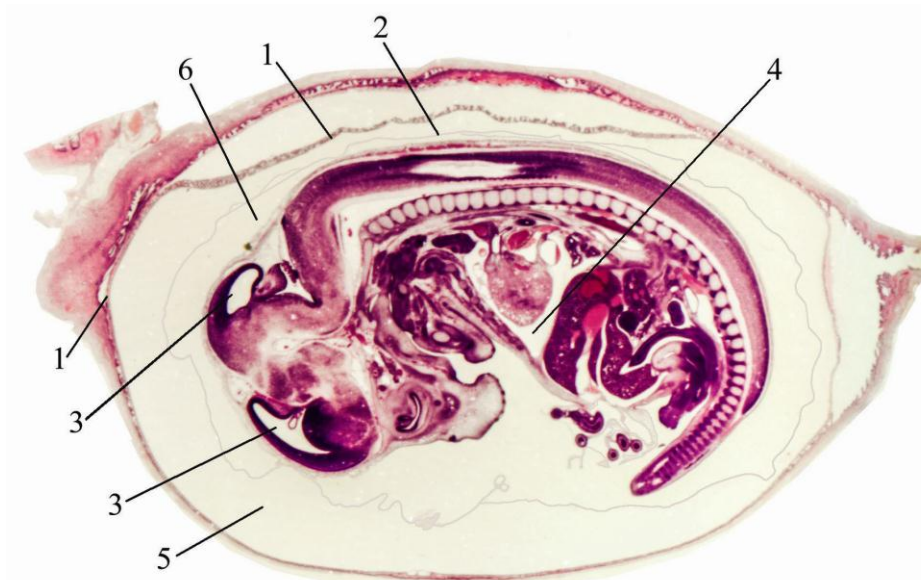
### Робота 2. Вивчення органогенезу зародка щура на сагітальному перерізі

Для ссавців характерні всі види провізорних органів, виявлені у групи вищих хребетних: амніон, жовтковий мішок, алантоїс і хоріон. Поступово відбувається відособлення тіла зародка від позазародкових оболонок і остаточне формування осьових органів, а також диференціація мезодерми [3].

Вивчіть препарат сагітального перерізу зародка щура під лупою або на малому збільшенні мікроскопа (рис. 37). Зверніть увагу на шкірний епітелій, головний мозок і внутрішні органи. У головній частині зародка знайдіть

порожнини мозкових міхурів (передню і задню). У тулубовому відділі розгляньте спинний мозок і ряд первинних хребців. Під мозковим вигином знайти крупний зачаток язика, нижче – серце, дорсальніше від якого видно перерізані структури зачатка легені. Звернути увагу на великий зачаток печінки, який розташований під серцем. Нижче від зачатка печінки трапляються перерізані петлі кишечника [3].

*Замалюйте препарат.* Позначте видимі зародкові і позазародкові структури.



**Рис. 37. Сагітальний переріз зародка щура, забарвлення гематоксилін-еозином (за Масловою, Сидоровим, 2008):**

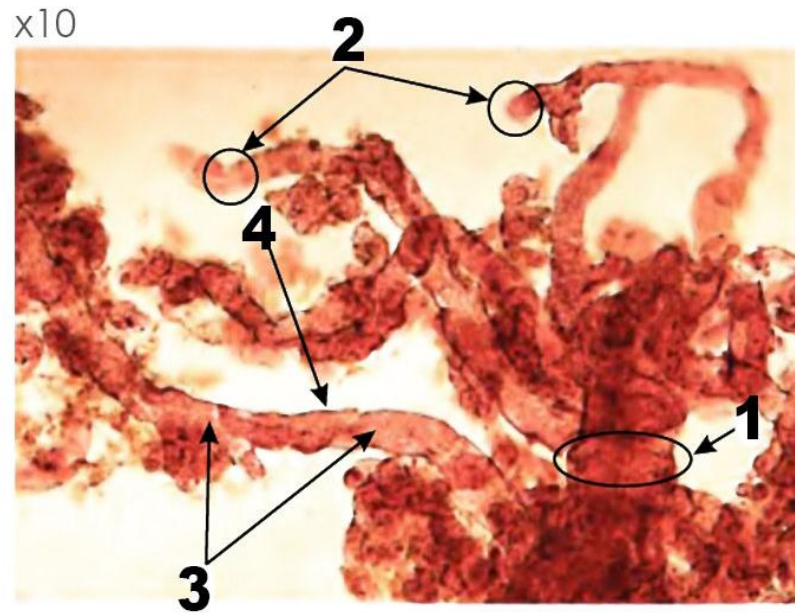
1 — хоріон; 2 — амніотична оболонка; 3 — порожнина головного мозку;  
4 — целом; 5 — екзоцелом; 6 — амніотична порожнина

### **Робота 3. Вивчення ворсинки хоріону людини**

Розгляньте тотальний препарат ворсинки хоріону людини (рис. 38). Препарат виготовлений з плаценти людини, що відійшла при пологах (рис. 39). До цього часу клітини цитотрофобласта майже повністю редукуються, а добре помітні ядра стають частиною синцитіотрофобласта [5].

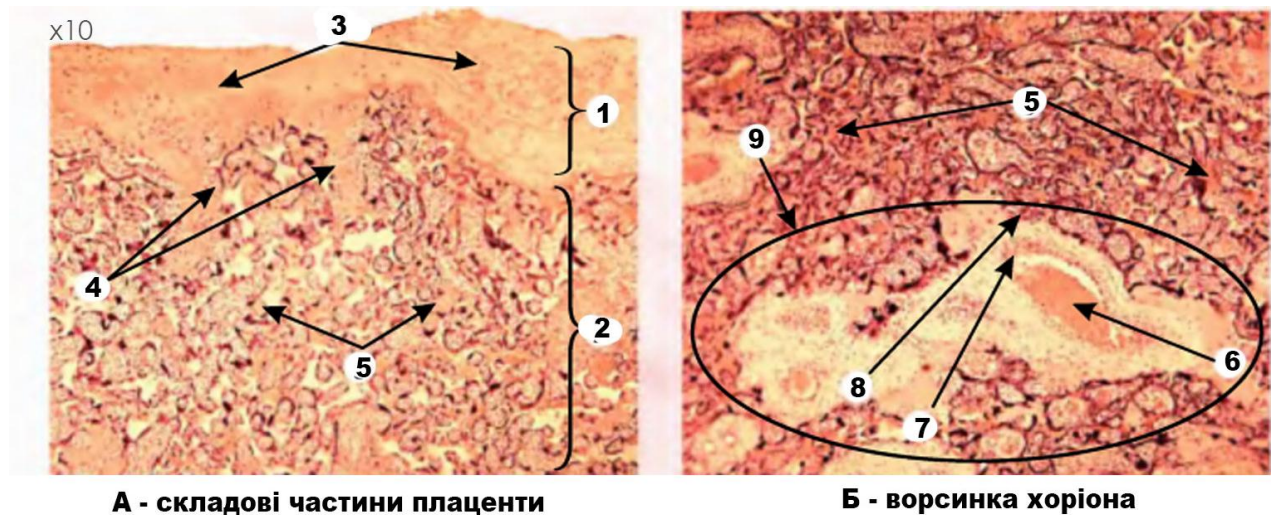
На малому збільшенні мікроскопа добре помітні третинні ворсинки хоріону, тобто ворсинки, в які вже вросли кровоносні судини (плодові капіляри). Ці ворсинки мають велику кількість відгалужень, що нагадують пальцеподібні вирости (рис. 38). Третинні ворсинки можна поділити на дві групи: якірні, або стовбурові, і кінцеві. Перші з них, як правило, товщі, прикріплені до базальної децидуальної оболонки (видозміненої тканини материнського організму в місцях проникнення в матку клітин хоріону). Другі – тонші, вони відходять від стовбурових ворсинок і вільно лежать у міжворсинчастому просторі, де омиваються кров'ю материнського організму [5].

*Замалюйте третинні ворсинки хоріону. Позначте стовбурові і кінцеві ворсинки хоріону, мезенхімні клітини та ядра синцитіотрофобласта.*



**Рис. 38. Ворсинка хоріону (тотальний препарат). Забарвлення гематоксилін-еозином. (за Масловою, Сидоровим, 2008)**

1 – стовбурава ворсинка хоріону; 2 – кінцева ворсинка хоріону; 3 – мезенхімні клітини; 4 – ядра синцитіотрофобласта.



**А - складові частини плаценти**

**Б - ворсинка хоріона**

**Рис. 39. Плацента**

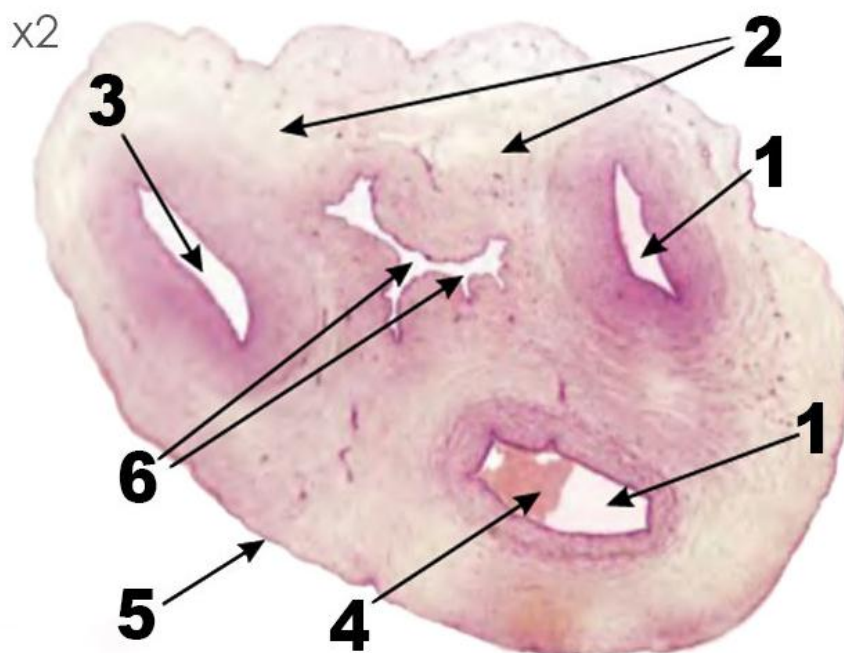
1 – материнська частина плаценти; 2 – плацента плоду; 3,4 – ендометрій матки; 5 – гемохоріальні порожнини; 6 – клітина крові плоду; 7 – ендотелій кровоносної судини; 8 – синцитіотрофобласт; 9 – ворсинка хоріона.

#### **Робота 4. Вивчення будови пупкового канатика свині**

Розгляньте препарат поперечного перерізу пупкового канатика (пуповини) свині (забарвлення гематоксилін-еозином). Поверхня пуповини

вкрита амніотичним епітелієм. Позазародкова сполучна тканина, що складає строму пупкового канатика, має драглистий характер. До її складу входять дві артерії, які несуть кров від тіла зародка, і одна вена, що несе кров до тіла зародка. Крім того, у складі пупкового канатика є жовтковий мішок у вигляді вузької щілини, що вистелена плоским епітелієм, та алантоїс у вигляді невеликої порожнини, що вистелена кубічними клітинами (рис. 40) [3].

**Замалюйте** пупковий канатик свині. Позначте: основні судини, алантоїс, жовтковий мішок.



**Рис. 40. Пуповина свині**

1 – просвіт пупкової артерії; 2 – сполучна тканина пуповини; 3 – просвіт пупкової вени; 4 – кров'яні тільця; 5 – амніотична ектодерма; 6 – залишки алантоїдної ніжки.

### **Робота 5. Вивчення будови амніона людини**

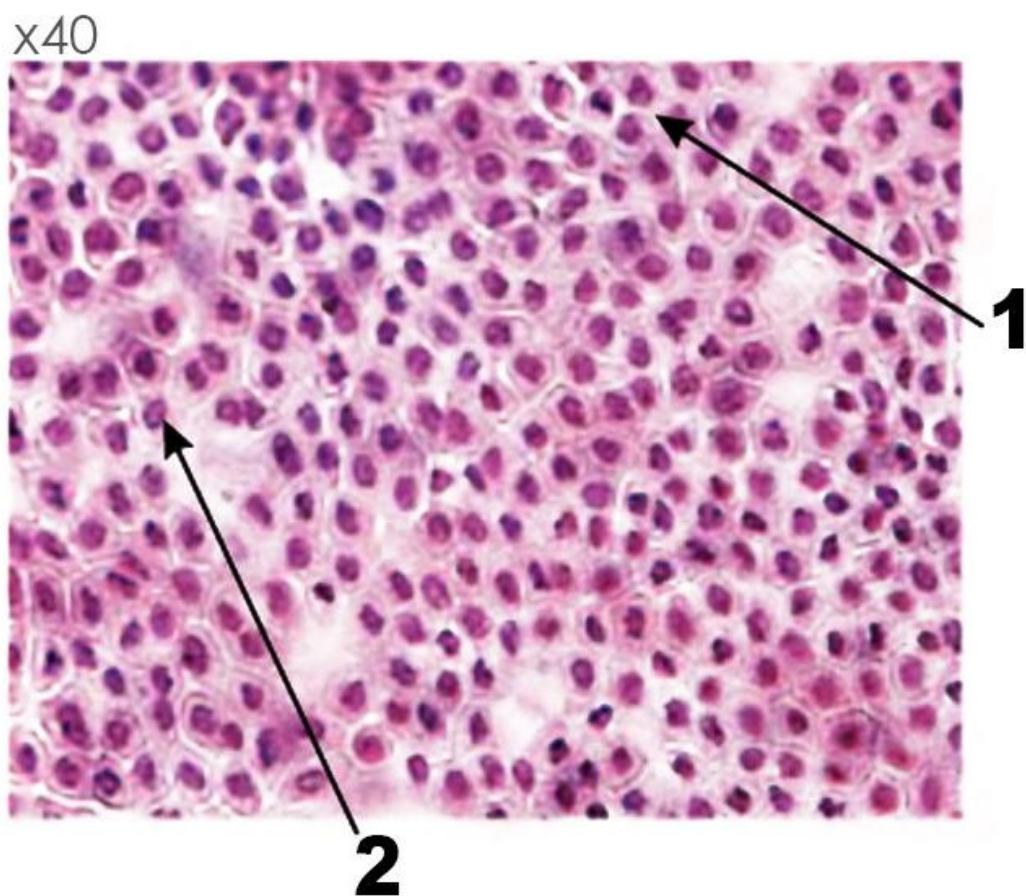
Розгляньте на малому і великому збільшенні мікроскопа тотальний препарат амніона людини (забарвлення гематоксилін–еозином). Амніотична оболонка у зародка людини має ектодермальну природу і утворюється в результаті розходження клітин епібласта, тобто шизоцельним шляхом.

На великому збільшенні мікроскопа помітні численні клітини амніотичної оболонки з великими темними ядрами. Мембрани цих клітин щільно примикають одна до одної (рис. 41).

Амніон має двошарову будову. У цьому можна легко переконатися при уважному розгляді стінки амніона на великому збільшенні. Якщо маніпулювати мікрогвинтом і змінювати фокусну відстань, можна бачити по черзі епітеліальний пласт і сполучнотканинну строму [3].



*Замалюйте* клітини амніотичної оболонки людини. Позначте ядра клітин амніона і їх мембрани.



**Рис. 41.** Амніон людини (тотальний препарат).  
Забарвлення гематоксилін-еозином

1 – мембрана сусідніх клітин; 2 – ядра клітин амніона.

## Література

1. Алмазов, И. В. Атлас по гистологии и эмбриологии / И. В. Алмазов, А. С. Сутулов. М. : Медицина, 1978. С. 81–105.
2. Газарян, К. Г. Биология индивидуального развития животных / К. Г. Газарян, Л. В. Белоусов. М. : Высш. школа, 1983. С. 135-141.
3. Зінченко О. П., Щепна Л. В. Біологія індивідуального розвитку: Методичні рекомендації до виконання лабораторних робіт. Луцьк : Медія, 2014. 32 с.
4. Ігнатенко І. А. Біологія індивідуального розвитку: навч. посібник для студентів денної та заочної форми навчання. Черкаси; ПП. «Дар-Гранд», 2011. 123 с.
5. Корчинський О. В. Методичні вказівки до лабораторних занять з Біології індивідуального розвитку. Ужгород: Патент, 1983. 33 с.
6. 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.
7. Максимів Д. В. Біологія індивідуального розвитку тварин: навчальний посібник. Львів: Видавничий центр ЛНУ ім. Івана Франка. 2001. 139 с.
8. Маслова Г. Т. Краткий атлас по биологии индивидуального развития: учеб. пособие [Текст] / Г. Т. Маслова, А. В. Сидоров. Минск: БГУ, 2008. 108 с.

Додаткова:

9. Белоусов Л. В. Основы общей эмбриологии [Текст] / Л. В. Белоусов. М.: Изд-во МГУ, Наука, 2005. 368 с.
10. Бодемер Ч. Современная эмбриология [Текст] / Ч. Бодемер. М.: Мир, 1971. 446 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. Токин Б. П. Общая эмбриология [Текст] / Б. П. Токин. М.: Высш. школа, 1987. 480 с.

*Навчальне видання*

**А.Т. Дудинська, Ф.Ф. Куртяк, Я.С. Гасинець**

# **БІОЛОГІЯ ІНДИВІДУАЛЬНОГО РОЗВИТКУ**

*Навчально-методичний посібник*

**для студентів біологічного факультету ДВНЗ «УжНУ»**

Формат 60x84/16. Гарнітура Times New Roman  
Ум.друк.арк. 3,48. Обл.вид.арк. 2,51.  
Зам. №60. Наклад 100 прим.

Видавництво УжНУ «Говерла».  
88000, м.Ужгород, вул.Капітульна, 18.  
E-mail: [goverla-print@uzhnu.edu.ua](mailto:goverla-print@uzhnu.edu.ua)

*Свідоцтво про внесення до державного реєстру  
видавців, виготівників і розповсюджувачів видавничої продукції  
Серія 3т № 32 від 31 травня 2006 року*

**Біологія індивідуального розвитку: навчально-методичний посібник / А.Т. Дудинська, Ф.Ф. Куртяк, Я.С. Гасинець. – Ужгород: Вид-во УжНУ «Говерла», 2021. – 60 с. ISBN 978-617-7825-47-9**

Посібник є розробкою за навчальною дисципліною «Біологія індивідуального розвитку», що викладається для студентів біологічного факультету УжНУ. У даному посібнику розкрито основні теоретичні відомості, методичні вказівки до виконання лабораторних робіт. До кожної лабораторної роботи наведена тема, мета, обладнання, короткий теоретичний опис, хід виконання роботи з ілюстраціями об'єктів, питання для контролю знань що розглядаються.

**УДК 591.3**