

**Державний вищий навчальний заклад
«Запорізький національний університет»
Міністерства освіти і науки України**

Н.І. Лебедєва

Біологія індивідуального розвитку

Лабораторний практикум

*для студентів освітньо-кваліфікаційного рівня «бакалавр»
напряму підготовки «Біологія»*

Затверджено

вченою радою ЗНУ

Протокол № 10 від 28.04.2015 р.

Запоріжжя

2015

УДК: 57(076.5)

ББК: Е0я73

Л 33

Лебедева Н.І. Біологія індивідуального розвитку: лабораторний практикум для студентів освітньо-кваліфікаційного рівня «бакалавр» напряму підготовки «Біологія». – Запоріжжя: ЗНУ, 2015. – 68 с.

Курс «Біологія індивідуального розвитку» є необхідною складовою підготовки кваліфікованих фахівців-біологів. Він надає студентам загальні відомості щодо закономірностей онтогенезу багатоклітинних організмів; механізмів контролю та регулювання процесів індивідуального розвитку тварин.

Лабораторний практикум складається із двох частин: теоретичної, в якій наведено відомості щодо особливостей ембріогенезу тварин, надано опис оригінальних фотографій мікропрепаратів, а також схеми, що пояснюють окремі процеси розвитку та практичної, в якій наведено мету лабораторного заняття, необхідні матеріали та обладнання, завдання для виконання, контрольні питання для перевірки знань студентів.

Видання розраховане на студентів освітньо-кваліфікаційного рівня «бакалавр» напряму підготовки «Біологія».

Рецензент

В.Ю. Задорожня, канд. біол. наук

Відповідальний за випуск

*В.І. Домніч, д-р біол. наук, проф.,
зав. каф. мисливствознавства та іхтіології*

ЗМІСТ

Вступ	4
Будова мікроскопа та правила роботи з ним	7
Теоретична частина	9
1 Гаметогенез – перед зародковий розвиток	9
2 Ранні етапи ембріогенезу	20
2.1 Запліднення	20
2.2 Дроблення	21
2.3 Гастрюляція	30
3 Формування осьових структур, морфогенез, гістогенез, органогенез	35
3.1 Органогенез	35
3.2 Позазародкові (провізорні) органи	40
Практична частина	46
Вимоги до оформлення лабораторного протоколу	46
<i>Лабораторна робота 1. Морфологія гонад та гамет</i>	48
<i>Лабораторна робота 2.</i>	50
2.1 Запліднення	50
2.2 Дроблення	51
2.3 Гастрюляція	52
<i>Лабораторна робота 3.</i>	53
3.1 Органогенез	53
3.2 Позазародкові (провізорні) органи	54
<i>Лабораторна робота 4. Дослідження ембріогенезу птаха на живому матеріалі</i>	55
<i>Лабораторна робота 5. Постембріональний розвиток</i>	56
Основні поняття та визначення	57
Рекомендована література	67

ВСТУП

Біологія індивідуального розвитку вивчає закономірності, механізми та рушійні сили онтогенетичного розвитку багатоклітинних організмів, починаючи від гаметогенезу та закінчуючи післязародковим розвитком; особливості морфо-фізіологічної будови зародків на послідовних стадіях розвитку. Розвиток перебуває під контролем генетичних факторів і чинників навколишнього середовища, та регулюється на рівні організму, органів і тканин, а також на клітинному, субклітинному та молекулярному рівнях. Тому завданнями біології індивідуального розвитку є дослідження макро- та мікрморфологічних, фізіолого-біохімічних, молекулярних та генетичних процесів під час розвитку та визначення факторів та механізмів, що контролюють і регулюють процеси розвитку на всіх етапах онтогенезу.

Не менш важливими є визначення певних онтогенетичних механізмів росту та морфогенезу, зокрема проліферації, міграції, диференціації клітин, апоптозу, індукції та компетенції, дистантних взаємодій клітин, тканин та органів (гуморальні та нервові механізми інтеграції). Усі ці процеси протікають у певних просторово-часових рамках із відповідною інтенсивністю, підкоряючись принципу цілісності організму, що розвивається. Отже, біологія індивідуального розвитку прагне з'ясувати ступінь і шляхи контролю з боку генома та рівень автономності різних процесів у ході онтогенезу.

Біологія індивідуального розвитку сформувалася у середині ХХ століття на основі ембріології на межі з цитологією, генетикою, фізіологією та молекулярною біологією, що надає можливість об'єднання різних підходів і методів для вирішення таких фундаментальних проблем, як способи реалізації генетичної інформації в індивідуальному розвитку, молекулярно-генетичні основи диференціації клітин, тканин і органів, механізми клітинних взаємодій і регуляторних процесів, що забезпечують цілісність організму, який розвивається тощо.

Розвиток організму – це ланцюг змін форм і функцій, які у живої матерії та у живих організмах відбуваються таким чином, що більш прості стани переходять послідовно у стани більш складні, набуваючи при цьому нові властивості. Ці зміни, що зумовлюють розвиток, можуть бути кількісними та якісними. Кількісні зміни об'єднуються під загальним поняттям – зростання; при цих змінах організм, що розвивається, збільшується в об'ємах, вазі тощо. Зміни властивостей структур та всього організму, що розвиваються, здійснюється шляхом послідовної диференціації.

Розвиток кожного індивідууму починається виникненням (закладкою) нової особини, і закінчується його смертю. Цей розвиток, обмежений у часі тривалістю життя окремої тварини, називається онтогенезом, або індивідуальним розвитком. Послідовність еволюційних змін, яких зазнає вся група тварин, називається філогенезом, або розвитком виду. Філогенетичний розвиток відбувається впродовж тривалого періоду. Його можна уявити як абстрактну лінію розвитку споріднених тварин, що побудована на базі

низхідної теорії, заснованої на багатьох спостереженнях порівняльної та експериментальної ембріології, а також на даних палеонтологічних досліджень.

Біологія індивідуального розвитку як навчальна дисципліна спрямована на опанування студентами необхідних знань щодо особливостей розвитку представників різних таксономічних груп тварин та молекулярно-генетичних механізмів індивідуального розвитку організмів. Вона розроблена з урахуванням того, що студенти вивчають загальні питання щодо особливостей анатомії, фізіології гістології та цитології у курсах нормативних та професійно спрямованих дисциплін, зокрема «Анатомії», «Фізіології людини та тварин», «Цитології» «Гістології» тощо. Ця дисципліна є складовою професійно-практичної підготовки фахівців-біологів та підґрунтям для вивчення професійно спрямованих дисциплін у подальшому.

Однією з форм практичної підготовки є лабораторна робота – вид навчального заняття, який спрямовано на поглиблення та закріплення теоретичних знань, практичних навичок, оволодіння сучасними методиками і технікою експерименту.

Дисципліна «Біологія індивідуального розвитку» повинна спиратися на лабораторне вивчення відповідного матеріалу, що забезпечує вирішення таких основних завдань:

- набуття навичок ембріологічних досліджень;
- закріплення та деталізація теоретичних знань щодо єдності походження тваринного світу та розгортання генетичної інформації в онтогенезі різних видів тварин;
- набуття навичок самостійної роботи із лабораторним обладнанням та мікропрепаратами (мазками, тотальними препаратами, гістологічними зрізами тощо).

Головними труднощами у вивченні курсу є опанування незвичних назв та урозуміння морфогенетичних процесів та структурних взаємозв'язків. Розвиток ембріону будь-якого виду тварин супроводжується низкою прогресивних явищ. Процеси, що відбуваються під час розвитку організмів, залежать від попередніх перетворень, а виникнувши, вони у свою чергу впливають на наступні етапи розвитку. Тому під час лабораторно вивчення дисципліни основну увагу студента необхідно спрямувати на вивчення особливостей топографії ембріонів та процесів формування різних систем органів – від недиференційованих первинних зачатків до структур дорослого організму. Знання попередніх стадій та визначення напряму процесів розвитку, умов перетворення певних структур є необхідною складовою, яка забезпечує глибоке розуміння процесів онтогенезу.

За дисципліною «Біологія розвитку» опубліковано достатньо навчально-методичної літератури, яка здебільшого має теоретичну спрямованість. Біологію індивідуального розвитку неможливо вивчати тільки теоретично. Об'ємний фактичний зміст, який накопичено цією наукою, отримано безпосереднім вивченням мікроскопічних препаратів. Тому ґрунтовно засвоїти запропоновану дисципліну студент зможе тільки шляхом самостійного вивчення мікропрепаратів. Необхідність у навчальному виданні, основною

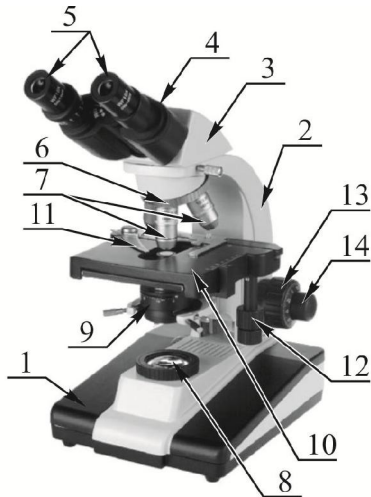
метою якого є організація виконання лабораторних робіт, підготовка студентів до самостійного вивчення ембріологічних препаратів послужило приводом для створення цього лабораторного практикуму. Лабораторний практикум із «Біології індивідуального розвитку» не дублює теоретичної частини курсу, а доповнює та поглиблює її.

Запропоноване навчальне видання дозволяє у повному обсязі розглянути закономірності розвитку організмів. Його основу складають оригінальні фотографії ембріологічних препаратів із колекції кафедри мисливствознавства та іхтіології біологічного факультету Запорізького національного університету. Препарати ілюструють основні етапи онтогенезу: морфофізіологічні та цитокінетичні особливості статевих клітин, особливості запліднення, дроблення, гастрюляції, нейруляції представників різних видів тварин, морфофізіологічні та цитокінетичні особливості ембріональних зачатків і структур, що виникають під час гістогенезу. Вивчення препаратів сприяє формуванню в студентів цілісного уявлення щодо особливостей розвитку організмів на різних етапах онтогенезу. Опис препаратів зроблено за єдиною схемою, що дозволяє детально розібратися з мікропрепаратом та знайти основні структури. До видання також включені рисунки, схеми та таблиці, що пояснюють та доповнюють викладений матеріал. Отже, лабораторний практикум допоможе студенту самостійно діагностувати препарати, що дуже важливо для підготовки фахівця-біолога.

До кожної теми надано питання до самопідготовки та контролю знань студентів, підбрано необхідне обладнання, визначено алгоритм роботи з біологічним матеріалом, порядок виконання кожної лабораторної роботи та звітності. Усе це дозволяє студентам краще засвоїти знання з біології індивідуального розвитку.

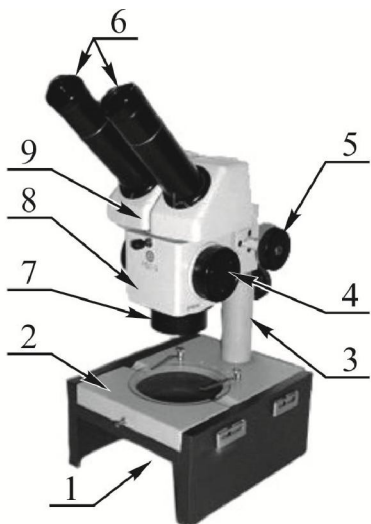
БУДОВА МІКРОСКОПА ТА ПРАВИЛА РОБОТИ З НИМ

Вивчення мікропрепаратів із біології індивідуального розвитку здійснюється за допомогою мікроскопа. Мікроскоп – це оптичний прилад, що дозволяє отримати зворотне зображення досліджуваного об'єкта та розглянути дрібні деталі його будови, розміри яких лежать за межами роздільної здатності ока.



- 1 - основа; 2 - штатив; 3 - насадка; 4 - похилий тубус;
5 - окуляри; 6 - револьверна система; 7 - об'єктиви;
8 - освітлювач; 9 - кондерсатор, діафрагма та світлофільтр;
10 - предметний столік; 11 - удержувачі препарату;
12 - гвинт, що пересуває препарат; 13 - макрогвинт;
14 - мікрогвинт

Рис. 1 - Будова світлового біологічного мікроскопу



- 1 - дзеркало; 2 - предметний столік; 3 - штатив;
4 - гинт для перелючення ступеня збільшення;
5 - гвинт для фокусування; 6 - окуляри; 7 - об'єктив;
8 - оптична голівка; 9 - бінокулярна насадка

Рис. 2 - Будова стереомікроскопу МБС

У навчальних лабораторіях зазвичай використовують світлові мікроскопи, на яких мікропрепарати розглядаються з використанням природного або штучного світла.

Найбільш поширеними світловими мікроскопами є БЮЛАМ, MICROmed (рис 1), МБР які надають збільшення у межах 56-1350 разів, та стереомікроскоп (МБС), який надає збільшення у межах 3,5-88 разів, але забезпечує об'ємне сприйняття об'єкту (рис. 2).

Враховуючи те, що детальне ознайомлення з будовою мікроскопа здійснюється на інших кафедрах, обмежимося стислою характеристикою приладу.

У мікроскопі виділяють дві системи: оптичну і механічну. До оптичної системи відносять об'єктиви, окуляри і освітлювальну систему (конденсор з діафрагмою та світлофільтром, дзеркало або електроосвітлювач).

Працювати із мікроскопом слід сидячи. Дивитися у мікроскоп обома очима. Як що мікроскоп монокулярний то дивитися потрібно одним оком (як правило лівим) не затуляючи друге. Інакше збільшується навантаження на очні м'язи, що призводить до

швидкого стомлювання, появи головного болю. Одну руку завжди потрібно тримати на гвинті. Це має особливо важливе значення при роботі з великим збільшенням, адже повертаючи мікрогвинт можна розглянути препарат «углибину».

При роботі з мікроскопом необхідно дотримуватися операції в наступному порядку:

1. Перед початком роботи необхідно перевірити наявність та стан всіх механізмів і, особливо, оптичних частин, витерти від пилу м'якою серветкою об'єктив та окуляр;
2. Мікроскоп встановити перед собою, трохи ліворуч на 2-3 см від краю столу. Під час роботи його не рухати;
3. Відкрити повністю діафрагму, підняти конденсор в крайнє верхнє положення, на малому збільшенні налаштувати освітлення поля зору. Надмірне освітлення погіршує чіткість зображення, тому завжди потрібно регулювати силу освітлення діафрагмою або ж конденсором, піднімаючи чи опускаючи їх. Категорично забороняється користуватись для освітлення прямими сонячними променями;
4. Одержуючи препарат, потрібно впевнитись у тому, що він не пошкоджений, визначити, де знаходиться покривне скельце. Щоб уникнути пошкодження мікропрепаратів або руйнування лінзи об'єктива препарат потрібно класти завжди покривним скельцем вверх;
5. Роботу із мікропрепаратом завжди починати із малого збільшення. Опустити об'єктив у робоче положення – на відстань 1-1,5 см від препарату;
6. Покласти мікропрепарат на предметний столик так, щоб досліджуваний об'єкт перебував під об'єктивом. Дивлячись збоку, макрогвинтом опускати об'єктив до відстані між нижньою лінзою об'єктива та мікропрепаратом близько 4-5 мм. Подальше фокусування зображення здійснювати за допомогою мікрогвинта. Розглядаючи увесь препарат, завжди потрібно пам'ятати про те, що мікроскоп дає не тільки збільшене, але й обернене зображення. Тому для того, щоб повернути зображення вверх, потрібно препарат розмістити унизу і, навпаки, якщо потрібно переставити у центр поля зору праву частину, то препарат потрібно переміщувати ліворуч.
7. Для вивчення об'єкта при великому збільшенні спочатку потрібно поставити обрану ділянку в центр поля зору мікроскопа при малому збільшенні. Потім не змінюючи фокус, повернути револьвер на об'єктив більшого збільшення так щоб він зайняв робоче положення. За допомогою мікрогвинта добитися чіткого зображення;
8. По закінченню роботи встановити мале збільшення, підняти об'єктив, зняти з робочого столика препарат, протерти чистою серветкою всі частини мікроскопа.

ТЕОРЕТИЧНА ЧАСТИНА

1. Гаметогенез – передзародковий розвиток

Період розвитку статевих клітин називають *гаметогенезом* або *передзародковим розвитком*. Не дивлячись на те, що стать зародка визначається хромосомним набором, отриманим зиготою під час запліднення, відмінності в будові жіночих та чоловічих первинних статевих клітин стають помітними лише при диференціюванні у статевих залозах – сім'яниках або яєчниках. Розвиток яйцеклітин називається *оогенезом*, а сперматозоїдів – *сперматогенезом*.

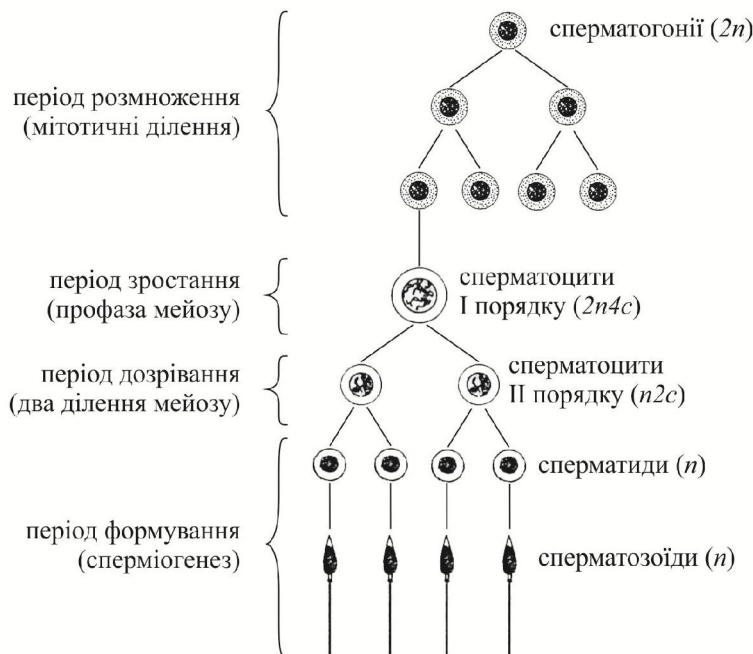
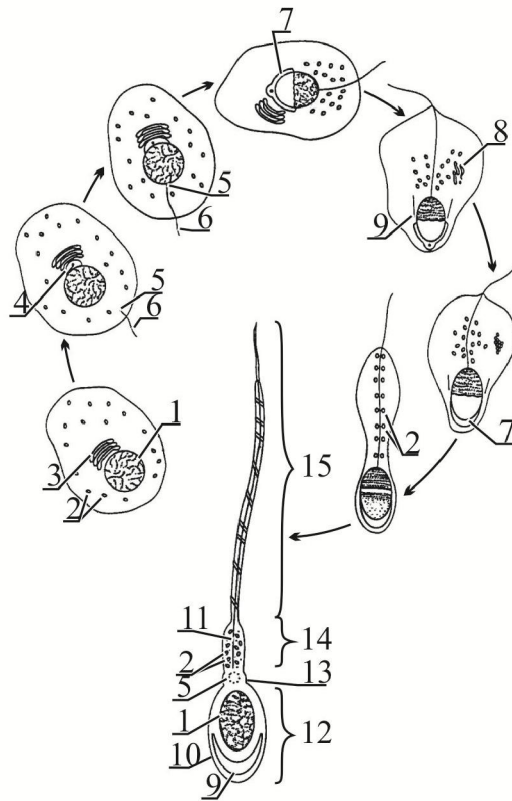


Рис. 1 - Схема гаметогенезу

У *сперматогенезі* виділяють 4 періоди (рис. 1): розмноження; зростання; дозрівання; формування (сперміогенез). Особливістю *періоду розмноження* є те, що цитотомія при діленнях сперматогоніїв повністю не завершується і між дочірніми клітинами залишаються *фузони*, які їх об'єднують у *синцитіальний клон*, що сприяє синхронізації розвитку статевих клітин і рівномірному розподілу продуктів експресії генів між усіма клітинами клону.

У *період зростання* *сперматоцити I порядку* дещо збільшуються в об'ємі, а в ядрах відбувається профаза мейозу. Під час *періоду дозрівання* клітини проходять два ділення дозрівання: *редукційне* та *екваційне*.

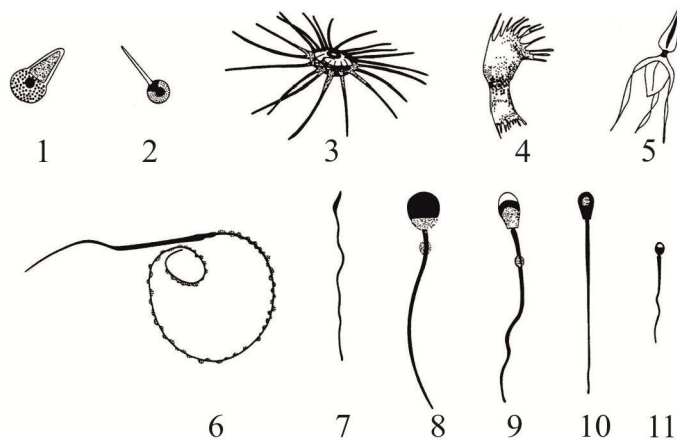
Сперматиди більше не діляться. Особливістю *періоду формування* (сперміогенезу) є те, що сперматиди – відносно невелика гаплоїдна недиференційована клітина, яка знаходиться у складі синцитіального клону, після складного розвитку набуває видоспецифічних ознак (рис. 2). Під час сперміогенезу ядро ущільнюється, хроматин конденсується та стає генетично інертним. З апарату Гольджи на апікальному кінці сперматозоїду, що формується, утворюється *акросома*, а з дистальної центріоль – джгутик, в основі якого спіралью розташовуються мітохондрії.



1 - ядро; 2 - мітохондрії; 3 - апарат Гольджі; 4 - акросомний пухирець; 5 - центріоль; 6 - джгутик; 7 - залишки апарату Гольджі; 8 - мікротрубочки; 9 - акросома; 10 - плазматична мембрана; 11 - аксонема; Сперматозоїд: 12 - голівка; 13 - шийка; 14 - середня частина; 15 - хвостик

Рис. 2 - Сперміогенез (за Y. Clermont, С.Р. Leblond, 1955)

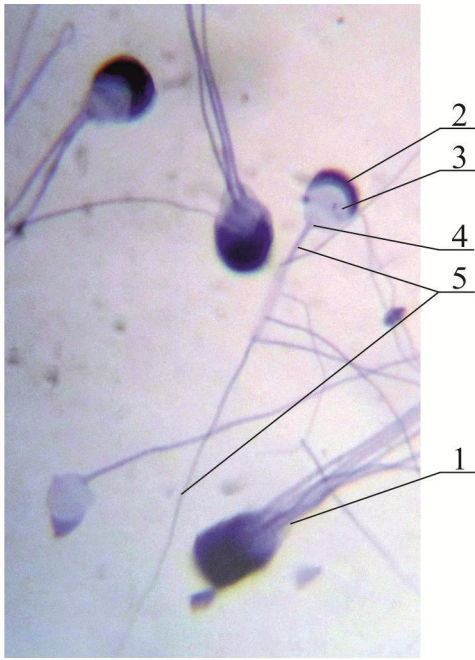
Форма та розміри зрілих сперматозоїдів різноманітні (рис. 3).



1 - кінська аскарида; 2 - гострик; 3 - річковий рак; 4 - гіллястовусий рак; 5 - десятиногий рак; 6 - тритон; 7 - півень; 8 - морська свинка; 9 - свиня; 10 - бик; 11 - людина

Рис. 3 - Форми сперматозоїдів

Препарат 1. Сперматозоїди морської свинки (*Cavia porcellus*) (рис. 4).



1 - склеєні сперматозоїди; 2 - акросома;
3 - ядро; 4 - шийка; 5 - джгутик

Рис. 4 - Сперматозоїди морської свинки
(100x10, залізний гематоксилін)

Сперматозоїди морської свинки є джгутиковими гаметами. На малому збільшенні видно багато сперматозоїдів, деякі з них склеєні (внаслідок розвиненої здатності до аглютинації), тому складається враження, що один сперматозоїд має декілька джгутиків. Голівка сперматозоїду має грушоподібну форму, де передню третину займає акросома (1), що має форму ковпачка, а іншу – ядро (2), що оточене тонким шаром цитоплазми. Нижче розташовується шийка (3), у цитоплазмі якої знаходяться дві центріоль, що мають вид темних крапок. Джгутик (4) складається зі зв'язуючого та головного відділів. У зв'язуючому відділі (середня частина) розташовується аксонема (осьова нитка) та цитоплазма з великою кількістю мітохондрій, глікогену та інших макроергічних речовин. У кінцевому відділі аксонема вкрита тільки цитоплазматичною мембраною.

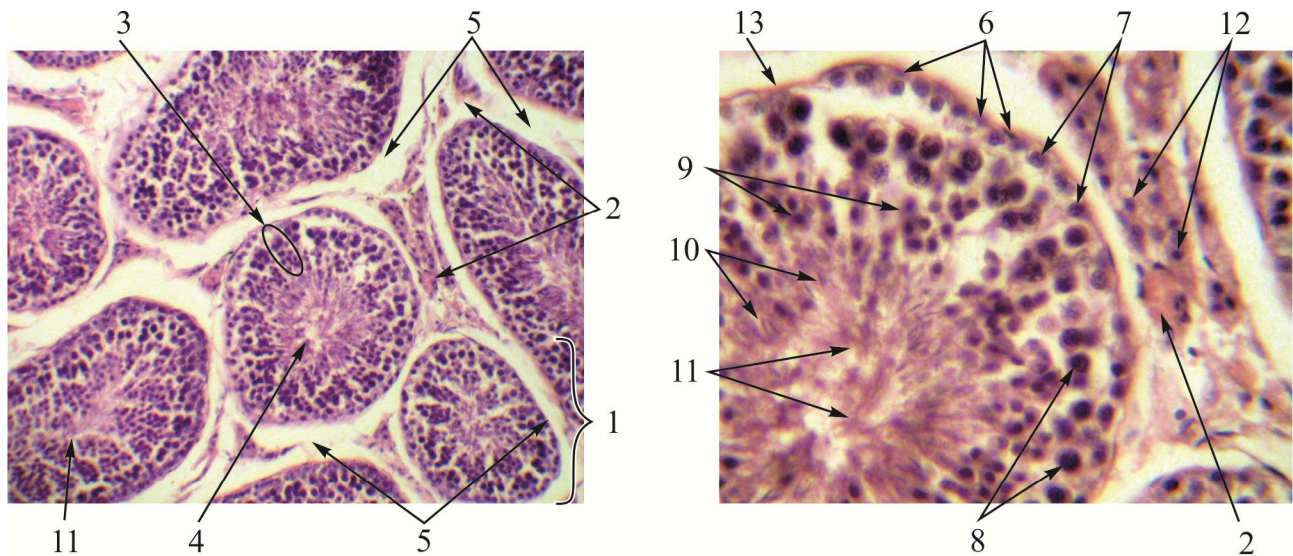
У тварин допоміжні соматичні клітини, які забезпечують хід сперматогенезу, створюють структури різної складності: від простих епітеліїв, що формують цисти, до дуже складних, які пов'язані відразу з декількома стадіями сперматогенезу.

У хребетних за гістологічною будовою виділяють чотири типи сім'яників (табл. 1).

Таблиця 1 – Морфологічні особливості сім'яників

Тип сім'яника	Особливості морфології	Представники
Фолікулярний	Структурно-функціональною одиницею органу є фолікул, який вистилають фолікулярні клітини. Між відростками цих клітин розташовуються статеві клітини. Після утворення сперматид у період формування статеві клітини втрачають зв'язок із фолікулярними клітинами та заповнюють просвіт	Круглороті
Фолікулярно-цистний	У фолікулах хрящових риб статеві клітини знаходяться у складі кишеньоподібних цист. Кожна циста утворена однією фолікулярною клітиною, а у хвостатих амфібій стінка цисти складається з декількох фолікулярних клітин. Статеві клітини у складі всіх цист одного фолікула розвиваються синхронно. У сусідніх фолікулах стадії сперматогенезу можуть бути іншими	Хрящові риби, хвостаті амфібії
Канальцево-цистний	Сім'яники складаються з каналців, в яких формуються цисти. Стінку цист утворюють декілька фолікулярних клітин. Статеві клітини розвиваються в каналцях усередині цист. До початку сперміогенезу стінка цисти руйнується, але контакт сперматид та фолікулярних клітин зберігається. Сперматиди, занурені у цитоплазму фолікулярної клітини, завершують процес формування, після чого відбувається сперміація – вихід сперматозоїдів у просвіт каналця	Костисті риби, безхвості амфібії
Канальцевий	Сперматогенез відбувається у звивистих сім'яних каналцях, в яких немає цист. Між фолікулярними (клітинами Сертолі) та статевими клітинами впродовж усього сперматогенезу зберігається складний взаємозв'язок. Статеві клітини розташовуються в мережі цитоплазматичних відростків клітин Сертолі, при цьому одна фолікулярна клітина пов'язана одночасно з гетерогенною популяцією статевих клітин. У базальній зоні каналця на базальній мембрані розташовані сперматогонії, у центральній – сперматоцити, в апікальній, глибоко імплантуючись у цитоплазму клітин Сертолі, – сперматиди. По мірі дозрівання статеві клітини зміщуються до просвіту каналця, де й відбувається їх сперміація	Рептилії, птахи, ссавці

Препарат 2. Сім'яники лисиця звичайна (*Vulpes vulpes*) (рис. 5).



1 - звивистий каналець сім'яника; 2 - кровоносні судини інтерстицію; 3 - сперматогенний епітелій; 4 - просвіт звивистого каналця; 5 - інтерстицій яєчка; 6 - ядра клітин Сертолі; 7 - ядра сперматогоніїв; 8 - ядра сперматоцитів I порядку; 9 - ядра сперматоцитів II порядку; 10 - сперматиди; 11 - джгутики сперматид та сперматозоїдів; 12 - клітини Лейдіга; 13 - базальна мембрана

Рис. 5 - Сем'яники лисці звичайної (10x16, 40x16, гематоксилін-еозин)

На препараті поперечного зрізу сім'яника лисиці звичайної на малому збільшенні помітні сім'яні каналця (1), між якими знаходиться сполучна тканина – інтерстицій яєчка (5), пронизаний кровоносними (2) та лімфатичними судинами, що містить клітини Лейдига (12), які продукують тестостерон. Стінка каналця складається зі сполучнотканинної основи, сперматогенного епітелію (3) – декількох шарів статевих клітин, що знаходяться на різних стадіях розвитку та пов'язаних із ними клітин Сертолі (6). На великому збільшенні помітні ядра клітин Сертолі мають овальну форму та розташовуються у базальній частині клітини. Клітини Сертолі у межах сперматогенного пласта не тільки підтримують та живлять статеві клітини різних стадій розвитку, а й впорядковують їх розташування. У центрі каналця є просвіт (4). Будова епітелію та склад його клітин мінливий і залежить від фази сперматогенезу. Розвиток чоловічих статевих клітин відбувається у напрямку від базальної мембрани каналця (13) до його просвіту. Сперматогонії (7) мають округлу форму, відносно великі ядра (на препараті помітні у вигляді щільних темних плям) та незначну кількість цитоплазми. Сперматоцити I порядку (8) найбільші за розмірами клітини у складі сім'яного каналця та мають велике ядро. На препараті від спермогоніїв вони відрізняються світлішим забарвленням та більшою кількістю цитоплазми. Сперматоцити II порядку (9) менші за розмірами та розташовуються ближче до просвіту каналця. Верхній ярус стінки каналця займають сперматиди (10): ранні – невеликі овальні клітини з контурами світлих ядер, та пізні – із темними ядрами та джгутиками.

В *оогенезі* виділяють періоди (рис. 6): розмноження; зростання; дозрівання.

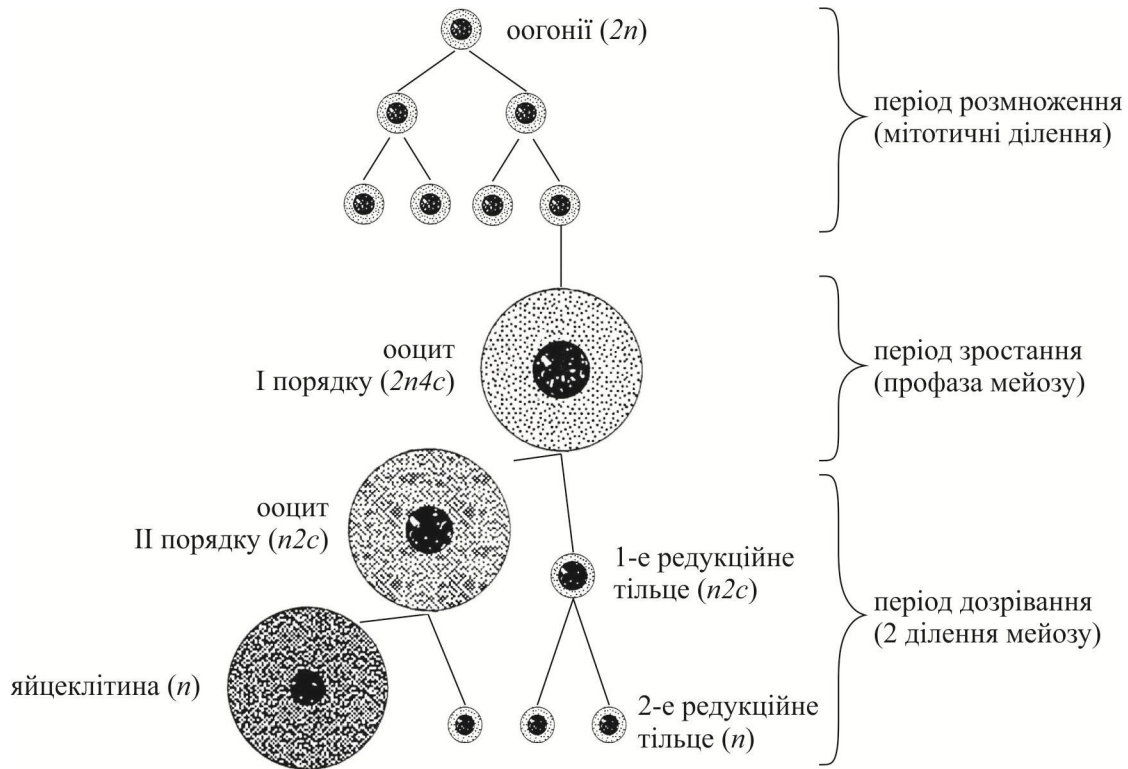
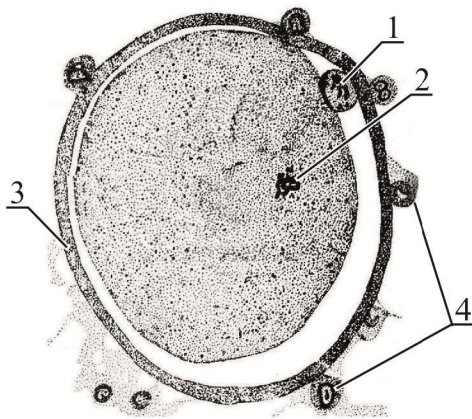


Рис. 6 - Схема оогенезу

У період *розмноження* диплоїдні *оогонії* здійснюють певне число митотичних ділень. Після чого розпочинається стадія зростання, що відбувається у два періоди: *превітелогенез* (незначне пропорційне збільшення маси ядра та цитоплазми) та *вітелогенез* (різке інтенсивне зростання цитоплазматичних компонентів та накопичення жовтку в ооциті).



- 1 - перше редукційне тільце; 2 - веретено другого ділення дозрівання; 3 - промениста оболонка; 4 - фолікулярні клітини

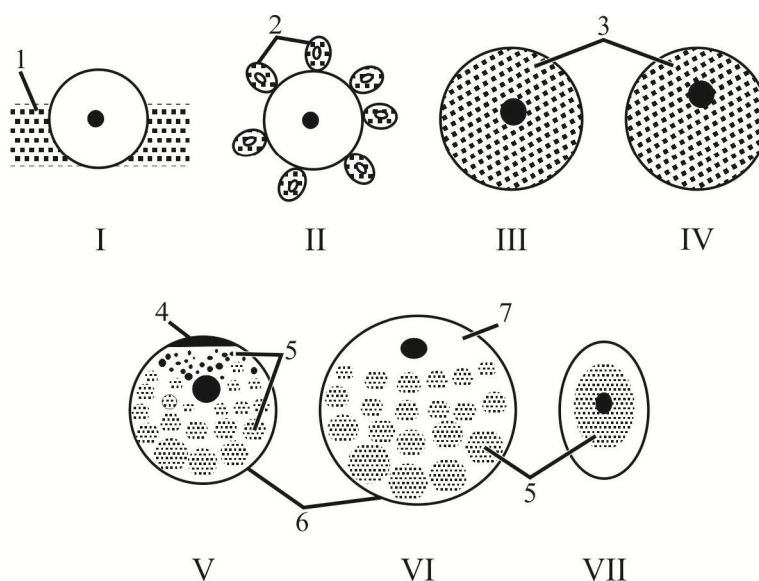
Рис. 7 - Ооцит другого порядку після овуляції (за Алмазовим, Сутуловим, 1978)

Особливістю заключної стадії оогенезу – періоду дозрівання – є асиметричне розділення цитоплазми: при кожному з двох ділень майже вся цитоплазма залишається в одній із сестринських клітин (*ооциті II та яйцеклітині*), та утворюються *редукційні тільця*, із незначним об'ємом цитоплазми (рис. 7).

У природі існує декілька типів живлення яйцеклітин: *солітарний* – яйцеклітина розвивається без участі допоміжних клітин (молоски, кишковопорожнинні, черви), *аліментарний* – статеві клітини

розвиваються при участі спеціальних клітин: цистоцитів (трофоцитів), що є потомками стоволових клітин при *нутриментарному* типі та соматичних (фолікулярних) клітин при *фолікулярному* типі живлення яйцеклітин.

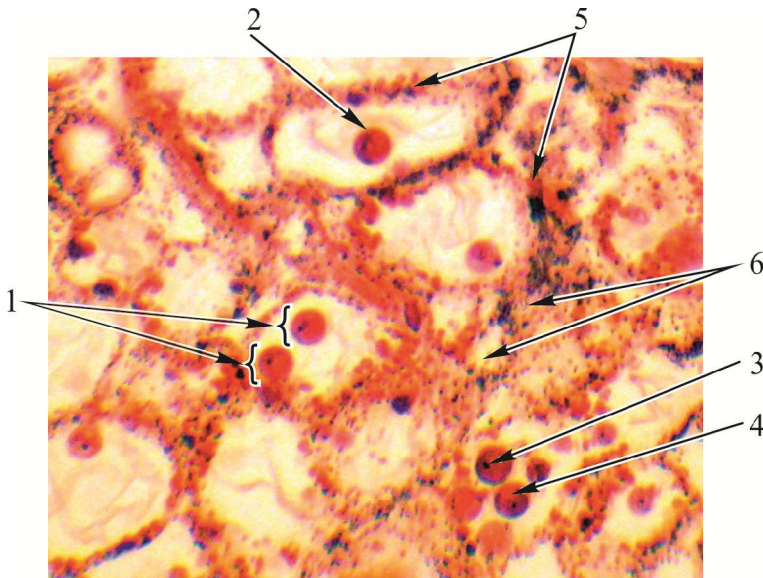
Яйцеклітини відрізняються між собою за кількістю жовтка та за характером його розподілу. Кількість жовтка в яйці видоспецифічно, строго детермінована та не залежить від умов живлення самиці. За кількістю жовтка яйцеклітини поділяються на: *полілецитальні* (*макролецитальні*) – багатожовткові (більшість членистоногих, риби, птахи); *мезолецитальні* – середньожовткові (амфібії, осетрові риби); *оліголецитальні* (*мікролецитальні*) – маложовткові (більшість черв'яків, молюсків, голкошкірі); *алецитальні* – безжовткові (плацентарні ссавці, деякі безхребетні – первиннотрахеїні). За розподілом жовтка розрізняють *телолецитальні*, *гомолецитальні* (*ізолецитальні*) та *центролецитальні* яйцеклітини (рис. 8).



I-II - алецитальні; III - первинно ізолецитальні; IV - вторинно ізолецитальні; V - помірно телолецитальні; VI - різко телолецитальні; VII - центролецитальні
 1 - жовток у вигляді рідини; 2 - клітини носії жовтка; 3 - жовткові зерна;
 4 - пігмент на анімальному полюсі; 5 - жовткові пластинки;
 6 - вегетативний полюс; 7 - активна ділянка цитоплазми

Рис. 8 - Типи яйцеклітин

Препарат 3. Статева залоза беззубки (*Anodonta cygnea*) (рис. 9).

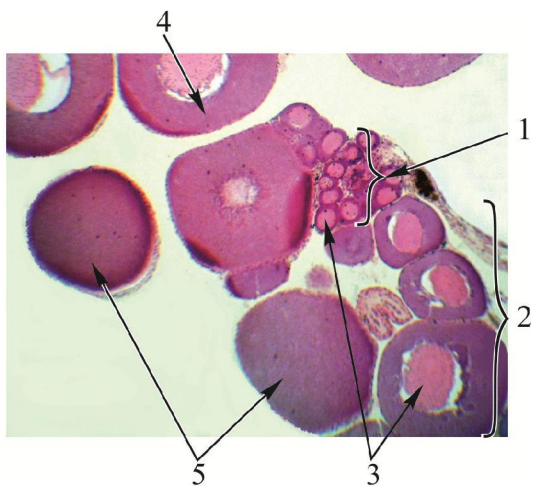


1 - ооцит; 2 - жовткова оболонка; 3 - ядро ооциту з ядерцем; 4 - цитоплазма ооциту з жовтковими включеннями та вакуолями; 5 - фолікулярні клітини мішечка; 6 - сполучна тканина залози

Рис. 9 - Статева залоза беззубки (4x10, гематоксилин-еозин)

На препараті поперечного зрізу яєчника беззубки на малому збільшенні добре помітні великі шароподібні клітини – ооцити (1) з яром та ядерцем (3), цитоплазма (4), яких має багато вакуоль та жовткових включень. Зовні від цитоплазми розташовується жовткова (первинна) оболонка (2). Розвиток яйцеклітин відбувається у фолікулярних мішечках, кожний з яких містить декілька гамет. Стінки мішечка утворюють невеликі фолікулярні клітини (5). Основою статевої залози беззубки є сполучна тканина (6).

Препарат 4. Яєчник трав'яної жаби (*Rana temporaria*) (рис.10).



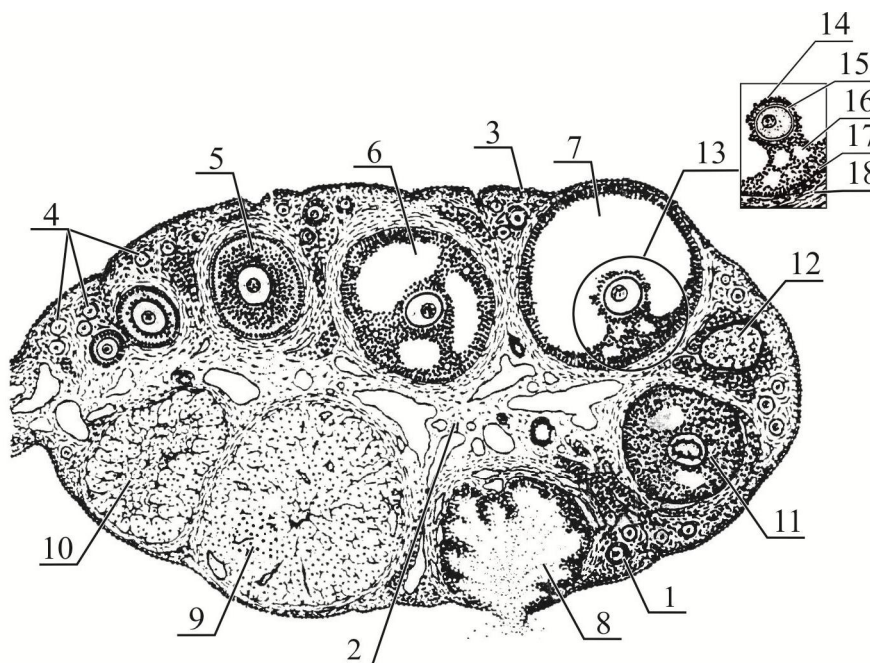
1 - ооцити на ранніх стадіях оогенезу; 2 - ооцити на пізніх стадіях оогенезу; 3 - ядро з ядерцями; 4 - вакуолізована цитоплазма; 5 - фолікулярні клітини

Рис. 10 - Яєчник жаби (4x10, гематоксилин-еозин)

Яйцеклітини трав'яної жаби мезолецитальні, а тип оогенезу – фолікулярний. На препараті поперечного зрізу яєчника жаби добре помітні ооцити, що мають різні розміри та забарвлення, які знаходяться на різних стадіях великого зростання (1, 2). В ооцитів на ранніх стадіях оогенезу цитоплазма базофільна та вакуолізована, а в зрілих менш базофільна, сильно вакуолізована та містить багато жовткових гранул, що досить рівномірно розподілені по об'єму клітини. Крупні

ядра ооцитів мають нерівні контури, гомогенну каріоплазму та багато ядерць. До цитоплазматичної мембрани ооцитів примикає первинна жовткова оболонка, що обмежується шаром невеликих фолікулярних клітин.

Яечник ссавців це парний, щільний орган; статеві залози змішаної секреції. Умовно в його будові виділяють корковий (1) та мозковий (2) шар (рис. 11). Корковий шар містить майже всі компоненти паренхіми, між якими розташовуються прошарки пухкої сполучної тканини – строма. Мозковий шар утворено стромою, елементи паренхіми у ньому майже відсутні, є тільки інтерстиціальні клітини.



1 - корковий шар; 2 - мозковий шар; 3 - оболонка яєчника; фолікули: 4 - примордіальний; 5 - первинний; 6 - вторинний; 7 - третинний; 8 - овуляція; 9 - активне жовте тіло; 10 - жовте тіло, яке дегенерує; 11, 12 - атрезія фолікулів; 13 - яйценосний горбик; 14 - променистий вінець; 15 - блискуча оболонка; 16 - ножка яйценосного горбка; 17 - зерниста оболонка фолікулу; 18 - тека

Рис. 11 - Схема будови яєчника ссавців

Строма яєчника розподіляється на щільну та м'яку строми. Щільна строма це білкова оболонка (3), що вкриває яєчник ззовні, утворена щільною волокнистою неоформленою сполучною тканиною. М'яка строма це інтерстиціальна пухка волокниста сполучна тканина.

Паренхіма яєчника утворена:

- інтерстиціальними клітинами, які розташовуються дифузно у стормі переважно у внутрішній теці та мозковому шарі;
- фолікулами на різних стадіях розвитку. Вони утворені ооцитом I порядку, що оточений фолікулярними клітинами, які продукують естрогенові гормони. Під час росту фолікула формується сполучнотканинна оболонка – тека (18). У залежності від ступеня зрілості фолікули розподіляють на:
 - примордіальні (4) – незрілі фолікули, які складаються з ооцитів I порядку, що оточені одним шаром плоских фолікулярних клітин;
 - первинні (5) – фолікули на початку росту (ооцит I порядку оточений декількома шарами кубічних фолікулярних клітин);

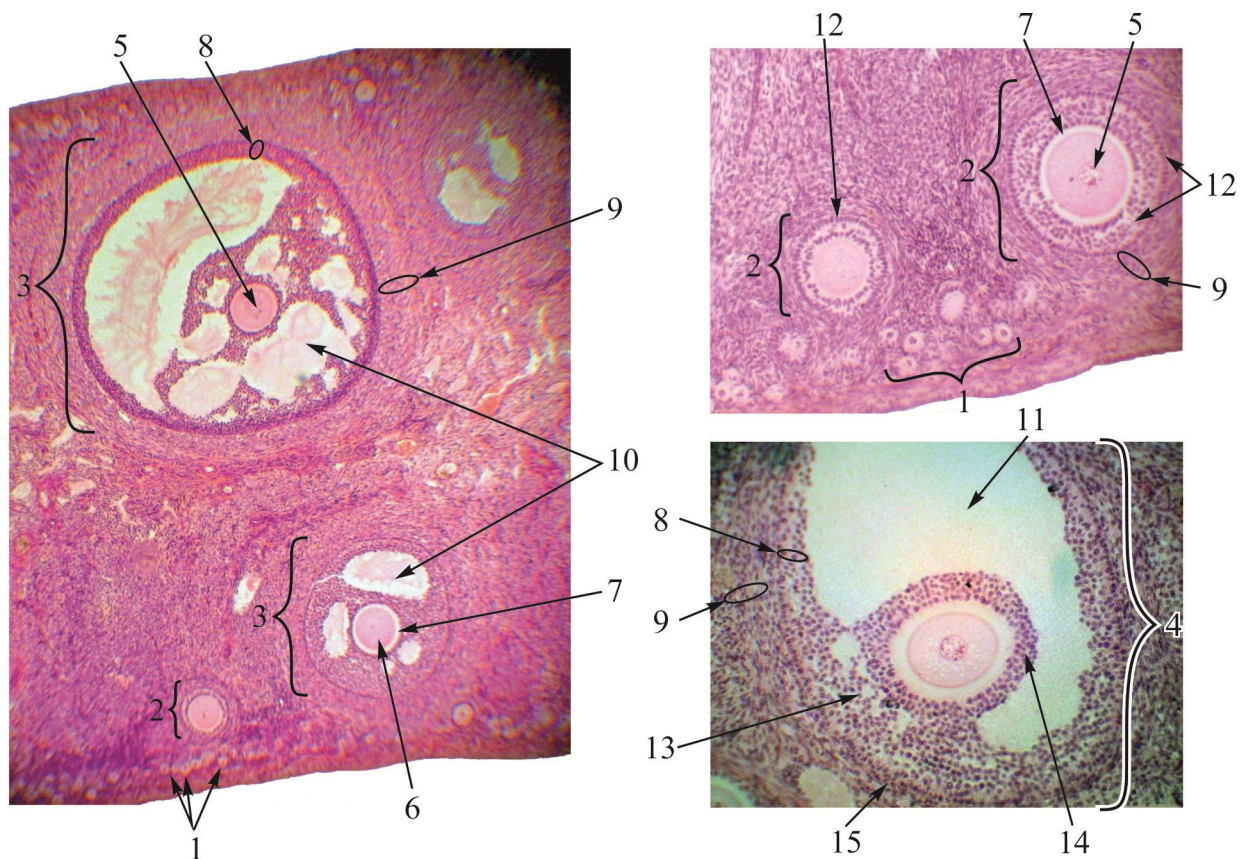
- вторинні (6) – більш зріла форма фолікулів (ооцит I порядку оточений декількома шарами фолікулярних клітин, між якими утворюються порожнини, що заповнені фолікулярною рідиною);
 - третинні, Граафові пухирці (7) – зрілі, готові до овуляції фолікули – у центрі таких фолікулів розташовується порожнина, що заповнена рідиною, а біля стінки – ооцит I порядку та фолікулярні клітини, що утворюють яйценосний горбок (*cumulus oophorus*) (13);
- жовтими тілами на різних стадіях розвитку (6, 10), які утворюються на місці овульованого фолікулу. Жовте тіло складається з лютеоцитів (перетворені фолікулярні клітини), що не утворюють специфічних структур, прошарків пухкої сполучної тканини. Лютеоцити продукують прогестерон;
 - білими тілами – залишками фолікулів та жовтих тіл, що заросли сполучною тканиною;
 - атретичними фолікулами (11, 12) – фолікули, що піддаються атрезії. У таких фолікулах є ознаки загибелі ооциту, гинуть фолікулярні клітини, зменшується об'єм фолікулярної рідини. Із часом атретичні фолікули заростають сполучною тканиною перетворюючись у біле тіло.

Препарат 5. Яєчник щура (*Rattus norvegicus f. domesticus*) (рис. 12).

На препараті поперечного зрізу яєчника щура добре видно корковий та мозковий шари. У корковому шарі можна побачити фолікули яєчника на різних стадіях розвитку. У целомічному (гермінативному, зародковому) епітелії розташовуються примордіальні фолікули (1), які вкриті шаром плоских фолікулярних клітин. У міру розвитку фолікулярні клітини перетворюються у кубічні, а надалі у призматичні, що вкривають ооцит декількома шарами (11). Первинні фолікули (2) мають оболонку з одного шару фолікулярних клітин. Глибше розташовуються вторинні (3) та третинні фолікули (4), що відрізняються кількістю шарів фолікулярних клітин, наявністю та кількістю порожнин (10). Під час росту ооциту I порядку виникає прозора (блискуча) оболонка – *zona pellucida* (7), зовнішня частина якої продукується фолікулярними клітинами, та по суті є вторинною оболонкою. Фолікулярна оболонка багатшарового фолікула називається зернистою – *zona granulosa* (8), зовні від неї формується зовнішня сполучнотканинна оболонка – *teca folliculi* (9).

У подальшому розвитку між фолікулярними клітинами утворюються порожнини (10), що заповнені фолікулярною рідиною та мають тенденцію до злиття. Після злиття порожнин в одну центральну порожнину – *antrum* (11) утворюється третинний (зрілий) фолікул – Граафов пухирець (4), який ззовні вкритий базальною мембраною (15) та сполучнотканинною оболонкою (9).

Порожнина фолікула обмежена зернистою оболонкою (8), що складається з декількох клітинних шарів. Підтримуючі ооцит клітини утворюють випинання всередину порожнини фолікула – яйценосний горбок (13). Сам ооцит оточений блискучою оболонкою та шаром фолікулярних клітин, що називається променистим вінцем – *corona radiata* (14).

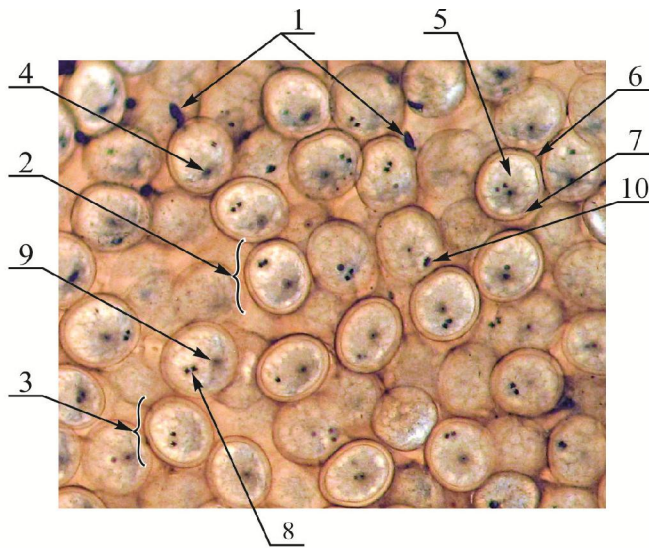


1 - примордіальні фолікули; 2 - первинний фолікул; 3 - вторинний фолікул;
 4 - Граафов пухирець (третинний фолікул); 5 - ядро ооциту; 6 - цитоплазма ооциту;
 7 - *zona pellucida* (блискуча оболонка); 8 - *zona granulosa* (зерниста оболонка);
 9 - *teca folliculi* (зовнішня сполучнотканинна оболонка); 10 - фолікулярні порожнини;
 11 - *antrum* (центральна порожнина теринного фолікулу); 12 - фолікулярні клітини;
 13 - яйценосний горбик; 14 - *corona radiata* (променистий вінець); 15 - базальна мембрана

Рис. 12 - Яйчник щура (4x16, 10x16, гематоксилин-еозин)

На завершальних стадіях формування Граафов пухирець, збільшується у розмірах, та наближується до поверхні яєчника. Потім стінка фолікула розривається, ооцит разом з оточуючими його фолікулярними клітинами потрапляє до черевної порожнини (*овуляція*), а на місці фолікула утворюється жовте тіло.

Препарат 6. Ділення дозрівання яйцеклітини кінської аскариди (*Ascaris megaloccephala*) (рис. 13).



1 - сперматозоїд на поверхні ооциту; 2 - ооцит I порядку; 3 - ооцит II порядку; 4 - ядро ооциту; 5 - цитоплазма ооциту; 6 - оболонка запліднення; 7 - перивітеліновий простір; 8 - веретено 1-го ділення дозрівання; 9 - голівку сперматозоїда, що деконденсується; 10 - веретено 2-го ділення дозрівання

Рис. 13 - Ділення дозрівання кінської аскариди (10x16, залізний гематоксилин)

На препараті поперечного зрізу матки кінської аскариди на малому збільшенні видна порожнина матки, що заповнена ооцитами (2, 3), між якими помітні маленькі клітини трикутної форми – сперматозоїди (1). На великому збільшенні в ооциті I порядку (2) видно голівку сперматозоїда (9), що проник до яйця та деконденсується. Цитоплазма (5) має пінисту будову, в якій помітні численні вакуолі, а також жовткові включення. Також на препараті добре помітні оболонка запліднення та перивітеліновий простір.

2 Ранні етапи ембріогенезу

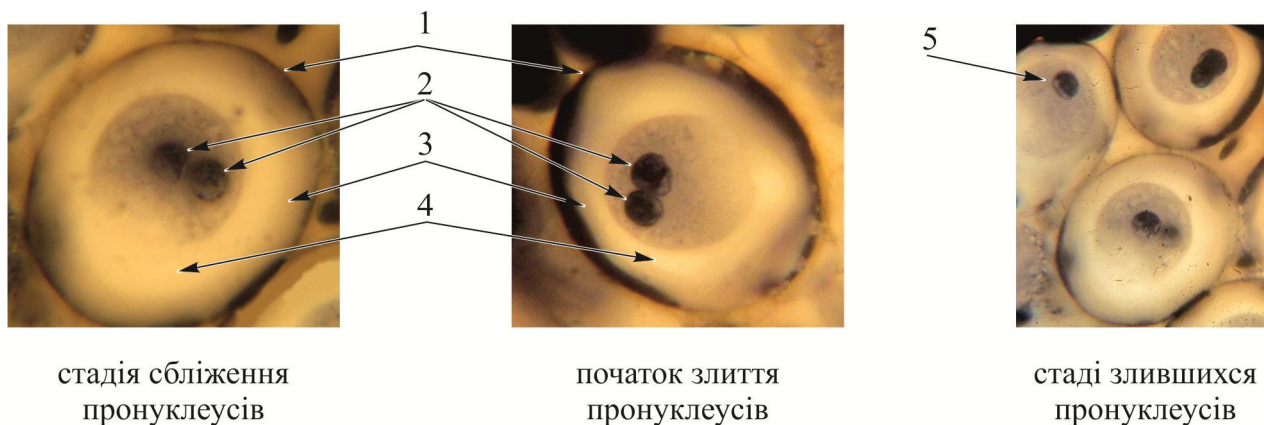
2.1 Запліднення

Запліднення – це злиття двох гаплоїдних клітин з утворенням диплоїдної зиготи. Процес запліднення складається з трьох послідовних фаз: дистантні взаємодії (зближення гамет); контактні взаємодії (*акросомна* та *кортикальна реакції*); сингамія (злиття гамет: плазмогамія, каріогамія).

У більшості тварин сперматозоїд входить в яйцеклітину цілком, де повертається шийкою вперед. Навколо центріолі виникає «полярне саяво», а центріоль стає органом руху. Утворюються пронуклеуси – ядерні оболонки зникають, а хромосоми в ядрі деспіралізуються. Перед зближенням пронуклеуси здійснюють складні рухи. Спочатку чоловічий пронуклеус, незалежно від положення жіночого, рухається всередину яйця перпендикулярно поверхні, цей відрізок шляху називається доріжкою проникнення. Потім обидва пронуклеуси починають рухатися один до одного, утворюється доріжка копуляції. Кінцева стадія зближення пронуклеусов – це утворення метафазної пластинки ділення зиготи.

Після проникнення сперматозоїда в яйцеклітину починається інтенсивне переміщення складових частин ооплазми – *ооплазматична сегрегація*, завдяки якій створюється певна просторова організація майбутнього зародка.

Препарат 1. Синкаріон у кінської аскариди (*Ascaris megalcephala*) (рис. 1).



1 - кутикула; 2 - чоловічий та жіночий пронуклеуси; 3 - оболонка запліднення;
4 - перивітеліновий простір; 5 - синкаріон (ядро зиготи)

Рис. 1 - Синкаріон кінської аскариди (100x10, залізний гематоксилин)

На препараті поперечного зрізу матки кінської аскариди на малому збільшенні добре помітна велика кількість яйцеклітин. Дроблення в аскариди повне, майже рівномірне, білатерально-симетричне та має детермінований характер.

На великому збільшенні в клітинах добре видно кутикулу (1), оболонку запліднення (3) та перивітеліновий простір (4). Чоловічий та жіночий пронуклеуси (2), що зближуються, не відрізняються один від одного. Пронуклеуси, що злилися, утворюють диплоїдне ядро зиготи – синкаріон (5).

Також на препараті можна побачити клітини, в яких відбувається процес мітозу ділення ядра зиготи, яким розпочинається дроблення.

2.2 Дроблення

Дроблення – це ряд мітотичних ділень, що безперервно відбуваються одне за одним, у результаті яких одна клітина – запліднене яйце – перетворюється на багатоклітинний комплекс.

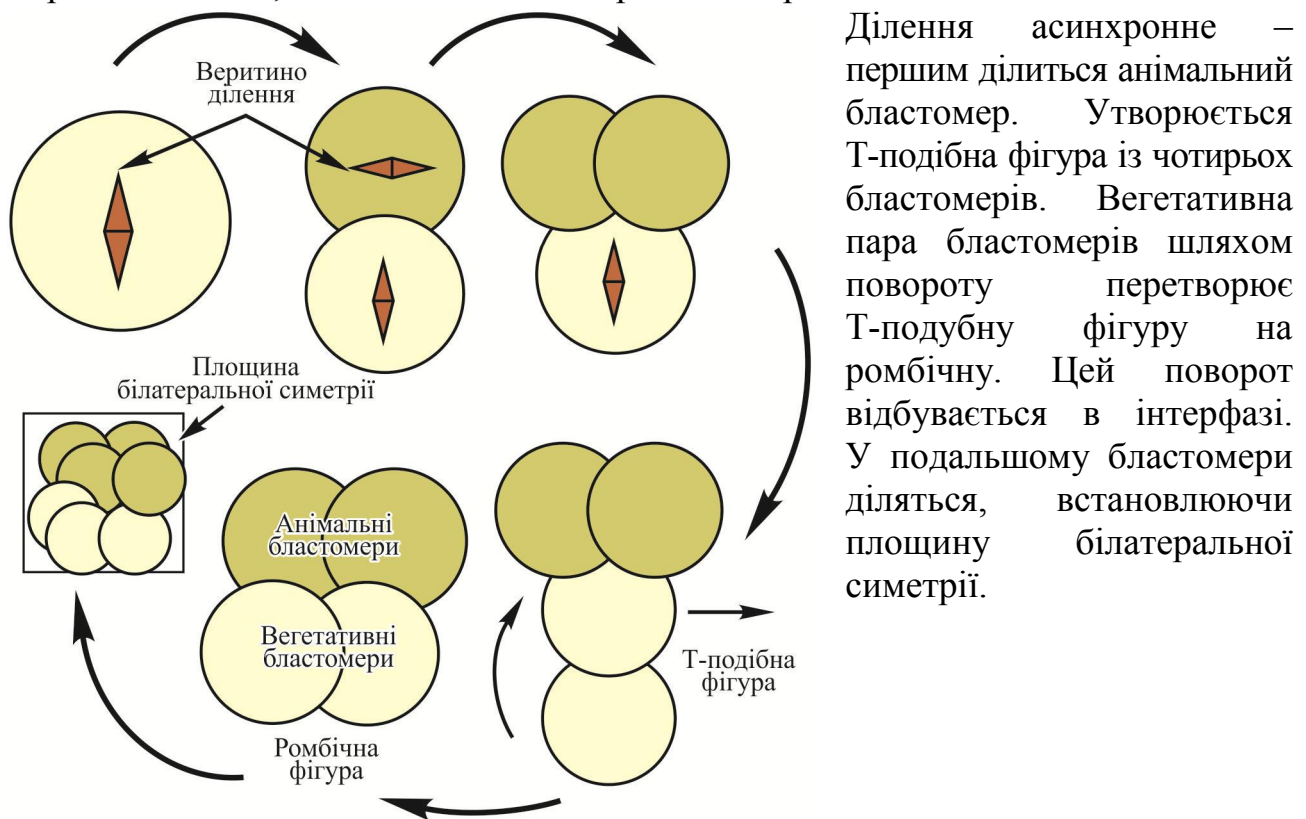
На особливості протікання дроблення впливають кількість, щільність, характер розподілу жовтка та активної цитоплазми в яйці. Жовток, будучи необхідним поживним резервом для розвитку зародка, у той же час є пасивним баластом, що затримує ділення. Чим більше в цитоплазмі жовткових включень, тим повільніше ділиться ця частина цитоплазми.

Дроблення може бути *голобластичне (повне)*, *меробластичне (неповне)*, *абластичне (поверхневе)*; за об'ємом бластомерів, що утворюються – рівномірним та нерівномірним, за тривалістю каріо- та цитотомії в різних

бластомерах – синхронним та асинхронним; за взаємним розташування бластомерів – радіальним, спіральним, білатеральним та анархічним.

Клітини, що утворюються під час дроблення називаються *бластомерами*. Вдавнення протоплазми називають *борознами дроблення*. Борозни, що проходять через анімальний та вегетативний полюси зиготи, називаються *меридіональними*, а борозна, що проходить перпендикулярно полярній осі зиготи через її середину – *екваторіальна*. Борозни, паралельні екваторіальній, називаються *широтними*; а ті, що проходять паралельно поверхні зародка, називаються *тангенціальними*. Спочатку бластомери прилягають один до одного, утворюючи скупчення клітин – *морулу*. Потім клітини відтісняються до периферії, утворюючи стінку – *бластодерму*, а в середині виникає порожнина – *бластоцель*. Період дроблення завершується стадією розвитку організму – *бластулою* (табл. 1).

У круглих черв'яків дроблення білатеральне, що характеризується наявністю однієї площини симетрії. На відміну від інших яєць, в аскариди 1-а борозна проходить екваторіально (рис. 1), у подальшому анімальний бластомер ділиться меридіональною, а вегетативний – широтною борознами.


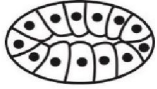



Ділення асинхронне – першим ділиться анімальний бластомер. Утворюється Т-подібна фігура із чотирьох бластомерів. Вегетативна пара бластомерів шляхом повороту перетворює Т-подібну фігуру на ромбічну. Цей поворот відбувається в інтерфазі. У подальшому бластомери діляться, встановлюючи площину білатеральної симетрії.

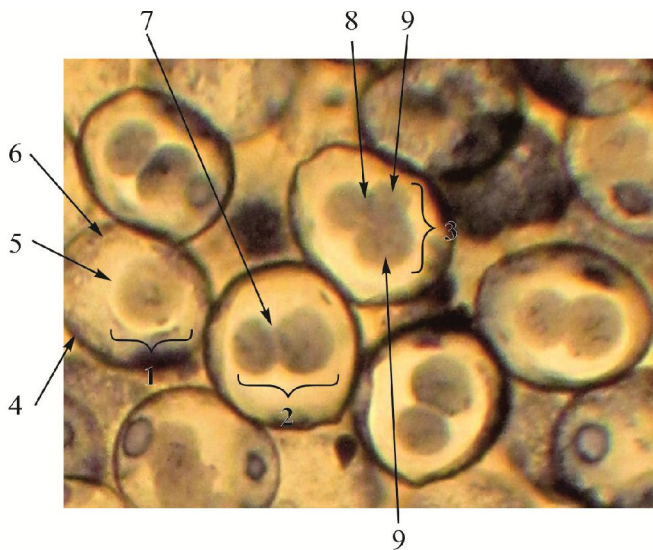
Рис. 1 - Схема дроблення зиготи кінської аскариди (за Г.Т. Маслова, А.В. Сидоров, 2008)

Таблиця 1 – Класифікація бластул

Тип яйцеклітин	Тип дроблення	Тип бластули	Будова бластули	Представники
Ізолецитальні, оліголецитальні	Повне рівномірне	<i>Целобластула</i> 	Форма сферична, або наближена до неї; одношарова бластодерма, складається з більш менш однакових циліндричних або кубічних клітин; великий бластоцель займає центральне положення	Голкошкірі, безчерепні
Ізолецитальні, оліголецитальні,	Анархічне	<i>Стеробластула</i> рівномірна  нерівномірна 	Форма сферична; бластодерма рівномірної товщини; бластоцель невеликий, розташований по центру у рівномірної стеробластули; клітини бластодерми відрізняються за розмірами, невеликий бластоцель зміщений до анімального полюсу в нерівномірної стеробластули	Черв'яки, молюски, деякі кишковопорожнинні
Алецитальні	Повне нерівномірне асинхронне	<i>Бластоциста</i> 	У бластоцисти розрізняють зовнішній шар клітин (трофобласт) та внутрішньоклітинну масу (ембріобласт або зародковий вузлик)	Ссавці
Мезолецитальні, телолецитальні	Повне нерівномірне	<i>Амфібластула</i> 	Форма сферична; бластомери (макро- та мікромери) різко відрізняються за розмірами та біохімічними властивостями вже на ранніх стадіях дроблення; бластодерма складається з декількох шарів клітин; анімальна частина – дах бластоцелі – тонший, ніж масивна вегетативна частина – дно бластоцелі; анімальні бластомери пігментовані, мають меншу кількість жовтка, ніж вегетативні	Осетрові риби, амфібії

Тип яйцеклітин	Тип дроблення	Тип бластули	Будова бластули	Представники
Полілецитальні, різко телolecитальні	Неповне дискоїдальне	<i>Дискобластула</i> 	Форма сферична; дах бластуді має вигляд невеликого багатоклітинного диска (бластодиск або бластодерма), а дно представлено об'ємною масою жовтка, який не роздробився; між бластодиском та жовтком є вузький простір – бластоцель	Акули, скати, костисті риби, рептилії, птахи
Полілецитальні, телolecитальні	Неповне дискоїдальне	<i>Плакула</i> 	Двошарова пластинка з щілиноподібною порожниною	Наземні олігохети
Полілецитальні, центролецитальні	Неповне поверхневе	<i>Перібластула</i> 	Форма еліпсоїдна; порожнина відсутня; бластодерма складається з одного, двох шарів клітин, які оточують жовток	Комахи, більшість інших членистоногих

Препарат 1. Дроблення зиготи кінської аскариди (*Ascaris megalcephala*) (рис. 2).



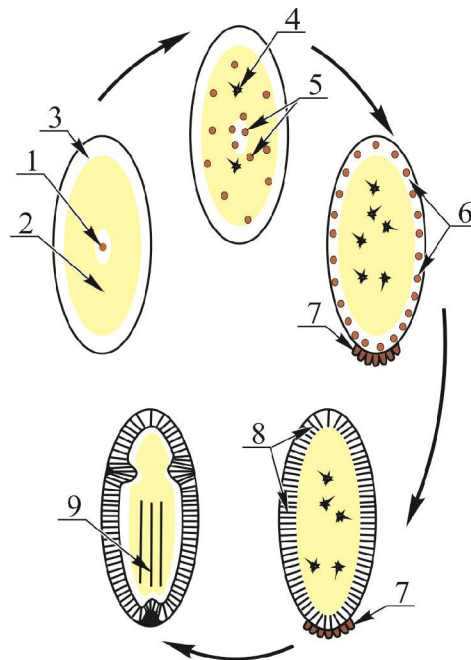
1 - зигота на початку 1-го ділення дроблення; 2 - стадія двох бластомерів; 3 - стадія трьох бластомерів; 4 - кутикула; 5 - перивітеліновий простір; 6 - оболонка запліднення; 7 - перша борозна дроблення (екваторіальна); 8 - друга борозна дроблення (меридіальна); 9 - бластомери

Рис. 2 - Дроблення зиготит кінської аскариди (10x16, залізний гемотаксилін)

Дроблення у аскариди повне, майже рівномірне, білатерально-симетричне, має детермінований характер. На препараті поперечного зрізу матки кінської аскариди на малому збільшенні помітні зародки на стадії 2-4 бластомерів.

Поверхнєве дроблення належить до меробластичного типу та характерно для полілецитальних, централецитальних яйцеклітин комах (рис. 3). У результаті цього дроблення утворюється *перібластула*.

Ядро зиготи (1), що утворюється після злиття пронуклеусів, навколо якого розташовується вільна від жовтка (2) цитоплазма, ділиться на багато ядер. Потім ядра разом із невеликою кількістю цитоплазми, які на цьому етапі називаються синергідами (5), мігрують до периферії, де рівномірно розташовуються у зовнішньому вільному від жовтка шарі цитоплазми – періплазмі (3). Тут ядра ще декілька разів діляться, розташовуючись досить близько одне від одного та утворюють синцитіальну бластодерму (6). Частина ядер залишається у жовтку, перетворюючись у вітелофаги (4), які приймають участь в утилізації жовтка.

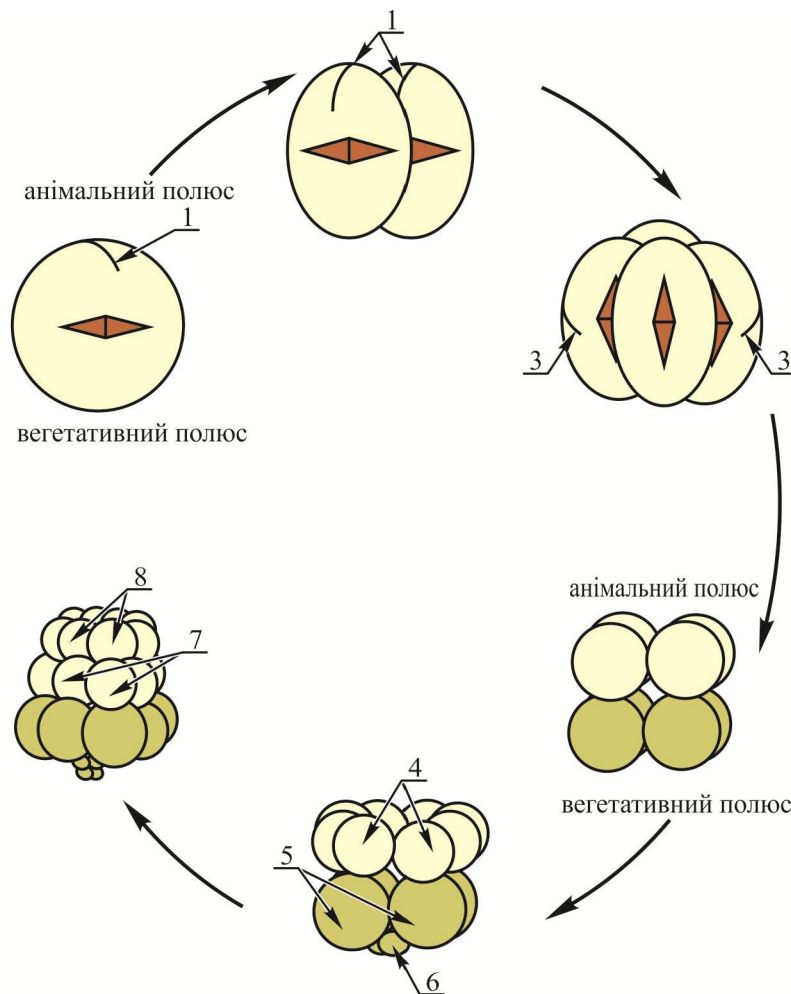


1 - ядро зиготи; 2 - жовток; 3 - періплазма; 4 - вітелофаг; 5 - синергіди; 6 - синцитіальна бластодерма; 7 - полярні клітини; 8 - клітинна бластодерма; 9 - зародкова смужка

Рис. 3 - Схема поверхневого дроблення

Ядра, що мігрують до заднього полюсу зиготи, оточені плазмалею та утворюють полярні клітини (7) зародка, які у майбутньому дають початок статевим клітинам організму. Потім цитоплазматична мембрана утворює вгинання (борозни дроблення), що розповсюджується від поверхні до жовтку та відокремлюють ядра періплазми одне від одного. Поява базальної мембрани завершує формування клітинної бластодерми – перидерми (8).

Яйцеклітини з невеликою кількістю жовтка, рівномірно розподіленого у цитоплазмі (оліголецитальні, гомolecитальні яйцеклітини), зазнають *повного рівномірного* радіально-симетричного дроблення. Такий тип дроблення характерний для голкошкірих (морські їжаки, морські зірки та інші) та безчерепних.



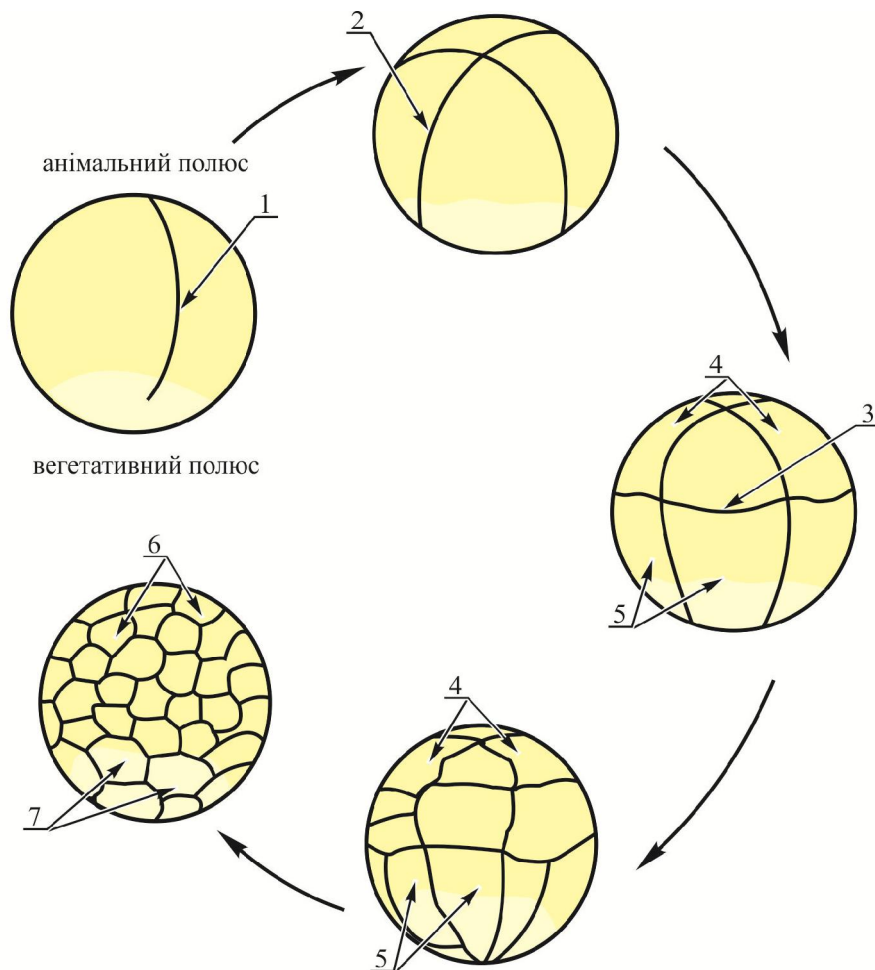
- 1 - борозна першого та другого меридіональних ділень дроблення;
- 3 - борозна третього екваторіального ділення дроблення; 4 - мезомери;
- 5 - макромери; 6 - мікромери; 7 - 1-й ярус анімальних бластомерів;
- 8 - 2-й ярус анімальних бластомерів

Рис. 4 - Схема повного рівномірного дроблення у морського їжака

У зиготі морського їжака борозна першого та другого ділення (1) проходить меридіонально, ортогонально одна до одної, а борозна третього ділення – екваторіально (3). Четверте ділення в різних ярусах бластомерів відбувається по-різному. В анімальному ярусі веретена ділення

розташовуються широтно, так що бластомери розділяються меридіонально на мезомери – клітини однакової величини (4). У вегетативному ярусі бластомерів веретена ділення розташовуються меридіонально та зміщені до вегетативного полюсу, так що борозни проходять широтно. У результаті такого ділення утворюються крупні клітини – макромери (5), а на вегетативному полюсі – дрібні клітини – мікромери (6). Далі мезомери діляться широтно, утворюючи два анімальних яруси (7, 8). Мікромери також діляться та примикають до макромерів. Надалі, зокрема у морського їжака після 8-го ділення, клітинний цикл подовжується, починається десинхронізація ділень дроблення.

Яйцеклітини з середньою кількістю жовтка, який нерівномірно розподілений уздовж анімально-вегетативної осі яйця (мезолецитальні, телолецитальні яйцеклітини), зазнають *повне нерівномірне дроблення* (рис. 5). Так дробляться яйцеклітини амфібій та осетрових риб. Внаслідок такого дроблення виникає зародок – *амфібластула*.



- 1, 2 - меридіональні борозни першого та другого ділень;
 3 - широтна борозна третього ділення; 4 -анімальні бластомери;
 5 - вегетативні бластомери; 6 - мікромери; 7 - макромери

Рис. 5 - Схем повного неравномірного дроблення амфібій

Перша борозна дроблення (1) є меридіональною. Жовток, зосереджений у вегетативній півкулі, утруднює дроблення, тому борозна першого ділення закладається на анімальному полюсі та повільно розповсюджується на вегетативну область. Як і при повному рівномірному дробленні, друга борозна дроблення (2) також ортогональна до першої та меридіональна. Третя борозна дроблення (3) – широтна, яка зміщена до анімального полюсу. У результаті утворюються 8 бластомерів: 4 анімальних (4) та 4 вегетативних (5), що значно відрізняються за розмірами. Далі утворюються дві меридіональні борозни. Через різницю у розмірах бластомерів та кількості жовтка, що в них міститься, спочатку діляться анімальні, а потім вегетативні бластомери, одночасно виникають дві широтні борозни. Спочатку верхня широтна борозна призводить до стадії 24 бластомерів, а потім нижня – до формування 64 бластомерів. Пізніше дроблення втрачає загальну правильність, незважаючи на збереження послідовності проходження борозен дроблення. У результаті утворюються бластомери різних розмірів: на анімальному полюсі дрібні – мікромери (6), а на вегетативному великі – макромери (7).

Препарат 2. Дроблення зиготи трав'яної жаби (*Rana temporaria*) (рис. 6).

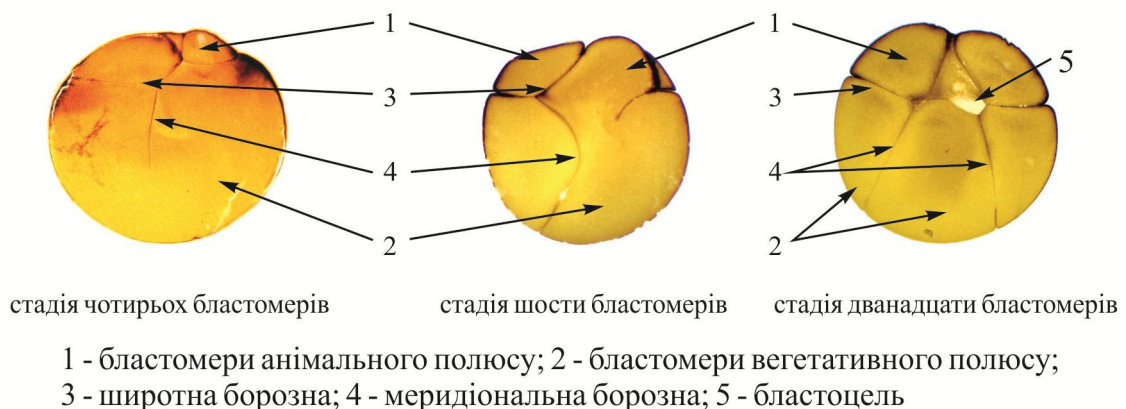
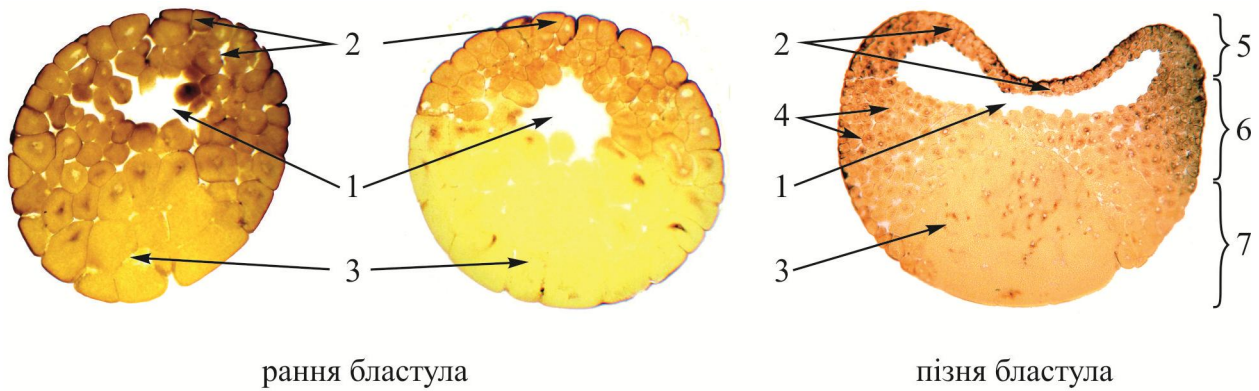


Рис. 6 - Стадії дроблення зиготи трав'яної жаби (10x10, гематоксілін-пікрофуксин)

На препараті зиготи трав'яної жаби, що дробиться, видно бластомери, що відрізняються за розмірами (1, 2), борозни дроблення (3, 4) та бластоцель (5) зміщений до анімального полюсу. Помітно відставання проходження борозен дроблення через переважаний жовтком вегетативний полюс.

Препарат 3. Бластула трав'яної жаби (*Rana temporaria*) (рис. 7).

На препаратах сагітального зрізу ранньої та пізньої бластули трав'яної жаби помітні бластоцель (1), що зміщений до анімального полюсу, пігментовані анімальні (2) та великі вегетативні (3) бластомери.

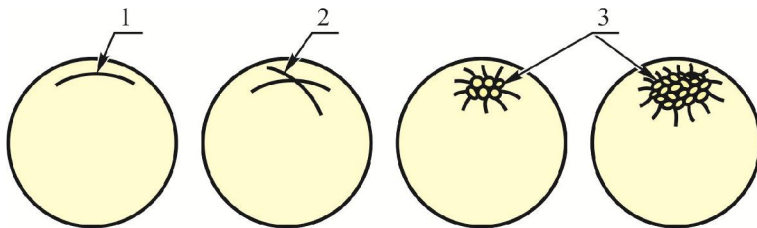


1 - бластоцель; 2 - мікримери анімального полюсу; 3 - макромери вегетативного полюсу; 4 - мезомери крайової зони; 5 - дах бластули; 6 - крайова зона бластули; 7 - дно бластули

Рис. 8 - Бластула трав'яної жаби
(4x16, 10x10, гематоксилин-пікрофуксин)

На стадії пізньої бластули чітко виділяються дах (5), що утворений дрібними клітинами анімального полюсу – мікримерами (1), крайова зона (6), що утворена мезомерами (4) та дно (7), що утворене макромерами вегетативного полюсу (3).

Яйцеклітини з великою кількістю жовтка, що розподілений нерівномірно уздовж анімально-вегетативної осі яйця (полілецитальні, різко телolecитальні яйцеклітини), зазнають *неповне дискоїдальне дроблення*. Так дробляться зиготи акул, скатів, костистих риб, рептилій та птахів (рис. 7). У результаті такого дроблення утворюється зародок – *дискобластула*.



1,2 - меридіональні борозни першого та другого ділень;
3 - бластодиск

Рис. 7 - Схема дискоїдального дроблення

Перша та друга борозни дроблення (1, 2) меридіональні та перпендикулярні одна до одної. Третя борозна також меридіональна, за якою йдуть широтні та тангенціальні борозни. У результаті на анімальному полюсі утворюється багаточаровий диск (3), що лежить на жовтку. По краю бластодиску та під ним залишаються клітини, що занурюються до жовтка утворюючи мероцити, які приймають участь у розрідженні жовтка.

Перша та друга борозни дроблення (1, 2) меридіональні та перпендикулярні одна до одної. Третя борозна також меридіональна, за якою йдуть широтні та тангенціальні борозни. У результаті на анімальному полюсі утворюється багаточаровий диск (3), що лежить на жовтку.

2.3 Гастрюляція

Гастрюляція це інтегрований процес міграції клітин, що призводить до різкого перерозподілу вмісту бластули, у результаті чого утворюються зародкові листки: ектодерма, ентодерма та мезодерма. Зародок, розчленований на зародкові листки називається *гастролюю*.

Із позицій реалізації плану будови організмів гастрюляція є проміжним етапом єдиного динамічного процесу, це ряд морфогенетичних рухів, у результаті яких перспективні зачатки тканин переміщуються до місця їх призначення відповідно до плану організації. Тобто клітини, які у майбутньому утворюють ентодермальні та мезодермальні органи потрапляють всередину зародка, тоді як клітини, з яких виникнуть шкіра та нервова система розташовуються по його поверхні. Також у цей період створюються умови для взаємодії між клітинами зародкових листків.

Під час гастрюляції виникають відмінності у клітинах та ранне диференціювання зародка, що пов'язано з експресією генів. Диференціальну активність генів у процесі гастрюляції відображають поняття:

- *компетентність* (здатність клітин до диференціації у декількох, небагатьох, напрямках);
- *детермінація* (стан, при якому клітина вже вступила на шлях певної диференціації та знаходиться в самому його початку).

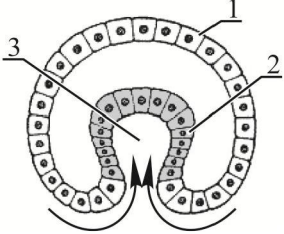
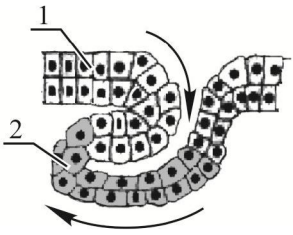
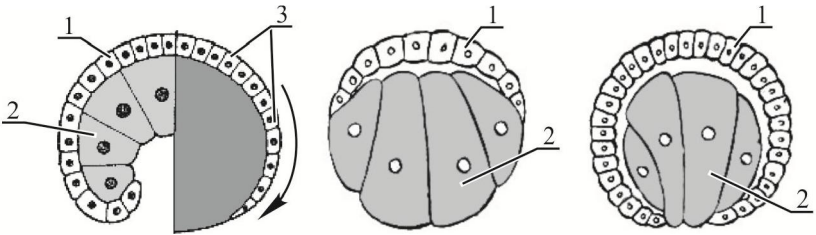
Виділяють декілька типів просторових переміщень клітин та утворення гаструл (табл. 1).

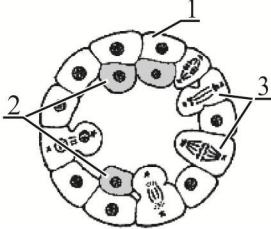
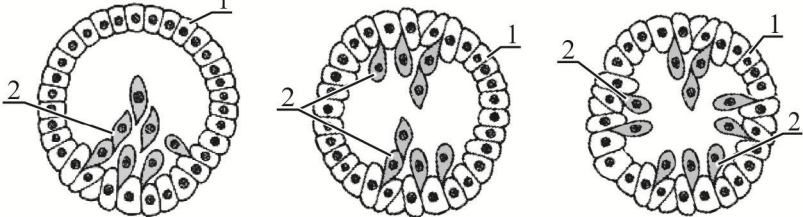
Під час гастрюляції, паралельно з нею або на наступному, зумовленому нею, етапі в усіх тварин, за винятком кишковопорожнинних, виникає мезодерма. Це сукупність клітинних елементів, які залягають між ектодермою та ентодермою. У результаті зародок стає тришаровим. У вищих хребетних тришарова будова зародків виникає вже у процесі гастрюляції, тоді як в інших типів, і зокрема нижчих хордових, у цей період утворюється лише двошаровий ембріон.

Існують чотири основних способи утворення мезодерми: телобластичний, ентероцельний (рис. 1), змішаний, ектодермальний.

При *телобластичному способі*, ще на стадії дроблення, відособлюються дві великі клітини – телобласти, які під час гастрюляції розташовуються на межі екто- та ентодерми. Внаслідок активного ділення телобластів утворюються клітини тяжи, що врастають між зовнішнім і внутрішнім зародковими листками. Такий спосіб закладки мезодерми характерний для первинноротих тварин.

Таблиця 1 – Типи гастрюляції

	Тип гастрюляції	Характеристика клітинних переміщень
Інвагінація	 <p>Стрілками показано рухи клітин; 1 – ектодерма; 2 – ентодерма; 3 – гастрюцель</p>	<p>Впинання однієї з ділянок бластодерми всередину цілим пластом; процес інвагінації характерний для видів із невеликою або середньою кількістю жовтка. У ланцетника впинаються клітини вегетативного полюсу, в амфібій інвагінація відбувається на межі анімального та вегетативного полюсів в області сірого серпа.</p>
Інволюція	 <p>Стрілками показано рухи клітин; 1 – ектодерма; 2 – ентодерма</p>	<p>Укручування всередину зародка зовнішнього пласта клітин, який збільшується в розмірах і розповсюджується по внутрішній поверхні клітин, які залишаються зовні.</p>
Епіболія	 <p>Стрілками показано рухи клітин; 1 – ектодерма; 2 – ентодерма; 6 – клітини анімального полюсу, які обростають вегетативний полюс, що перевантажений жовтком</p>	<p>Обростання дрібними клітинами анімального полюсу більш крупних клітин вегетативного полюсу, які відстають за швидкістю ділення та менш рухливі. Цей процес найбільш виражений в амфібій</p>

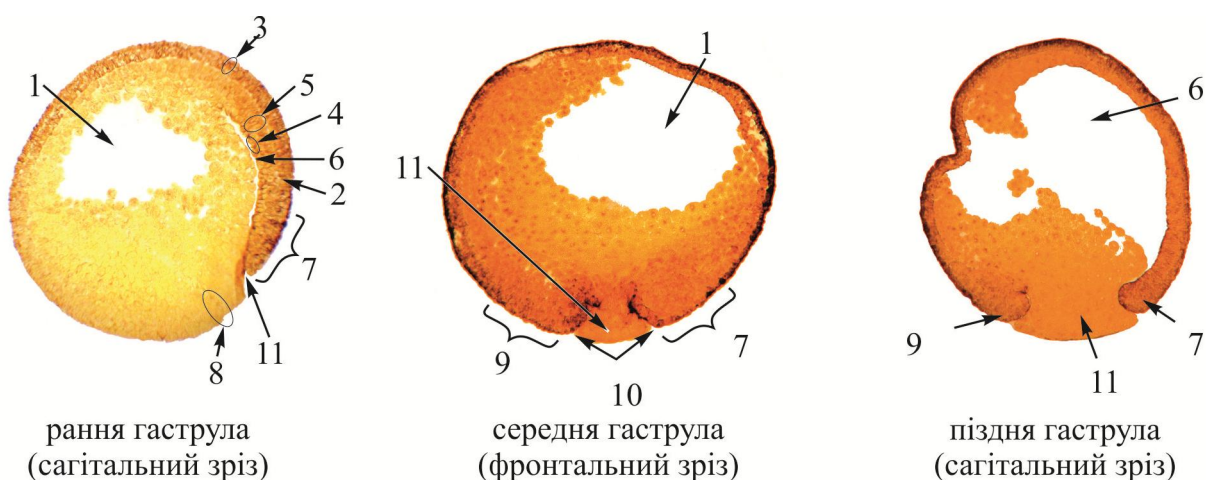
	Тип гастрляції	Характеристика клітинних переміщень
Деламінація	 <p>1 – ектодерма; 2 – ентодерма; 3 – клітини бластодерми, що діляться</p>	Розшарування клітин бластодерми на два шари, що лежать один над одним (можна спостерігати під час утворення дискобластули, зокрема у плазунів та птахів) спостерігається в ембріобласті плацентарних ссавців, приводячи до утворення гіпобласту та епібласту.
Імміграція	 <p>уніполярна біполярна мультиполярна</p> <p>1 – ектодерма; 2 – клітини, що переміщуються</p>	Переміщення груп або окремих клітин, не з'єднаних в єдиний пласт, клітини, які виселяються до порожнини бластули, утворюють ентодерму. Зустрічається у всіх зародків, але найбільш характерна імміграція для другої фази гастрляції у вищих хребетних.

У вигляді кишеньоподібних виростів із боків ентодерми наприкінці гастрюляції мезодерма утворюється при ентероцельному способі. Ці випинання відокремлюються від ентодерми та розташовуються між екто- та ентодермою з боків хорди. Таким способом мезодерма утворюється у голкошкірих та ланцетника.

В амфібій мезодерма утворюється змішаним (перехідним) способом: формується вона в процесі гастрюляції одночасно з екто- та ентодермою, а в її утворенні беруть участь обидва зародкових листка.

У хребетних тварин мезодерма утворюється з ектодерми під час другої фази гастрюляції. З ектодерми в простір між екто- та ентодермою мігрують утворенні клітини мезодерми.

Препарат 1. Гастроула трав'яної жаби (*Rana temporaria*) (рис. 1)

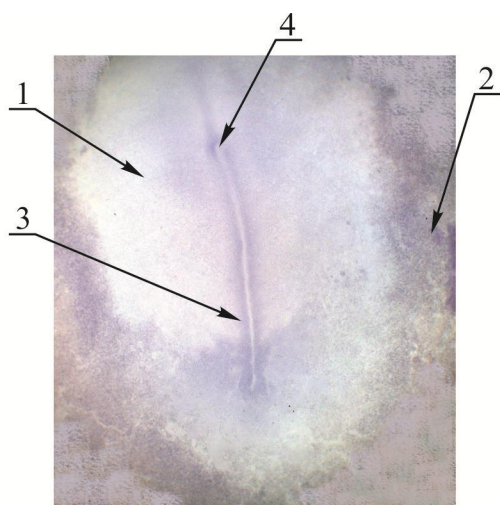


1 - бластоцель; 2 - делямінаційна борозна; 3 - ектодерма; 4 - мезодерма; 5 - ентодерма; 6 - гастроцель; 7 - дорсальна (спинна) губа бластопору; 8 - вентральна (черевна) губа бластопору (місце закладання); 9 - вентральна (черевна) губа бластопору; 10 - бластопор; 11 - жовткова пробка

Рис. 1 - Гастроула жаби (4x10, 10x10, гематоксилин-пікрофуксин)

На препараті сагітального зрізу ранньої гастроули трав'яної жаби добре помітне формування спинної (дорсальної) губи бластопору (7), що утворюється за рахунок рухів клітин поверхневого та підповерхневого шарів усередині гастроули. Через гастроцель (6), що формується, бластоцель (1), який зменшується у розмірах, дещо зміщено до черевного (вентрального) боку. На препараті середньої гастроули на дорсальному боці видно подальше підвертання матеріалу всередину зародка, край якого складають ентодерма (5) та мезодерма (4). Гастроцель стає глибше. На цій стадії вже сформовані дорсальна (7) та вентральна (9) губи бластопору (10), що закритий великим вегетативним бластомером не здатним до інвагінації – жовтковою пробкою (11).

Препарат 2. Зародок курки (*Gallus gallus f. domesticus*) 16 годин інкубації (рис. 2).



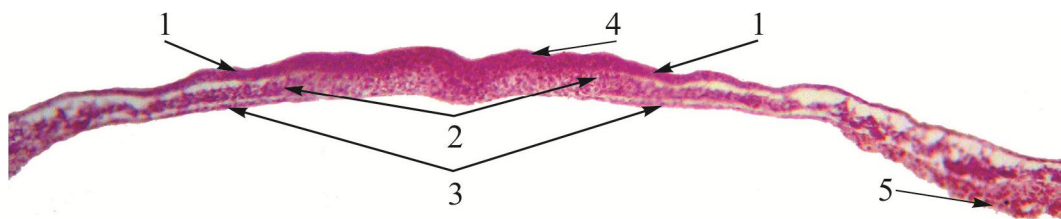
- 1 - *area pellucida*; 2 - *area opaca*;
3 - первинна смужка;
4 - гензенівський вузлик

Рис. 2 - Зародок курки 16 годин інкубації (4x10, гематоксилин)

На тотальному препараті зародка курки 16 годин інкубації добре помітні дві області зародкового диску: *area pellucida* – світле поле (1) та *area opaca* – темне поле (2). До цього моменту світле поле набуває грушоподібної форми. У центрі *area pellucida* вирізняється первинна смужка (3), яка подовжена у передньо-задньому напрямку та займає до $\frac{3}{4}$ довжини поля. Поступово вона набуває подовжене поглиблення, яке на краях оточене валиками, на препараті вони помітні як щільні тяжи на боках від первинної борозенки. Попереду від неї розташовується гензенівський вузлик (4). Зовнішні клітини світлого поля утворюють ектодерму.

В ектодермі в області первинної смужки та гензенівського вузлика розташовуються клітини мезодерми, що мігрують під ектодерму та утворюють третій зародковий листок. Надалі відбувається регресія первинної смужки, а клітини, що мігрують через гензенівський вузлик до голови зародка формують хордальний (головний) виріст.

Препарат 3. Первинна смужка зародка курки (*Gallus gallus f. domesticus*) (рис. 3).



- 1 - ектодерма, 2 - мезодерма; 3 - ентодерма; 4 - гензенівський вузлик; 5 - жовток (залишки)

Рис. 3 - Первинна смужка зародка курки (поздовжній зріз, 10x10, гематоксилин)

На препараті поздовжнього зрізу зародка курки на стадії дефінітивної первинної смужки (16-19 годин інкубації) видно екто- (1) та мезодерму (2); збоку від гензенівського вузлика (4) розташовуються клітини хорди, що направляються до головного відділу формуючи хордальний виріст. Його підстилає тонкий шар ентодерми (3) – *ентобласт*. На краях зрізів помітні зернисті скупчення – гранули жовтку (5).

3 Формування осьових структур, морфогенез, гістогенез, органогенез

3.1 Органогенез

Під час органогенезу продовжуються локальні переміщення клітин, відбувається проліферація, адгезія, сортування клітин та апоптоз.

У цей період центральними подіями є розгортання генетичної інформації, на основі чого відбуваються індукційні взаємодії та продовжується диференціювання клітин.

З ектодерми утворюються шкірні покриви з різними похідними – лускою, пір'ям, роговими щитками, волоссям; нервовий гребінь, із клітин якого утворюються меланобласти шкіри, вісцеральний скелет черепа, ганглії уздовж нервової трубки; нервова трубка з мозковими пухирями та органами чуття.

У хордових тварин одним із перших органогенезів є процес формування центральної нервової системи (ЦНС). У зв'язку з наочністю її утворення та вагомість ЦНС цей процес виокремлюють у період розвитку, що отримав назву *нейруляція*, а зародок, який утворюється – *нейрула*. Під час нейруляції на спинному боці зародка утворюються нервові (медулярні) валики, що обмежують широку дорсальну смужку ектодерми – *нервову пластинку*. Нервові валики підводяться, зближуються та зростаються, що призводить до утворення *нервового гребеня*. Одночасно нервова пластинка згортається у трубку. Обидві структури занурюються під ектодерму, яка змикається над ними та дає початок епідермісу.

Мезодерма спочатку утворює однорідний шар клітин між екто- та ентодерми. Потім вона диференціюється на *соміти* та *спланхнотомі*. Зовнішня сторона сомітів яка звернена до ектодермі, представлена дерматомом (майбутня дерма), центральна частина – міотомом (майбутня скелетна мускулатура), прилегла до хорди частина представлена склеротомом (майбутній осьовий скелет). Соміти через *нефротомі* зв'язані з парієтальним та вісцеральним листками мезодерми бокових пластинок. Між парієтальним та вісцеральним листками утворюється *целом* (вторинна порожнина тіла). В амфібій вісцеральний листок приростає до кишки та іншим внутрішнім органам, а парієтальний – зсередини до стінки тіла. У птахів до моменту закладки осьових органів відсутні кишкова трубка та вентральна стінка тулуба. Вони утворюються у результаті формування тулубної складки.

Із мезодерми на межі соміта та спланхнотома-нефротома утворюються нирки. У задній половині тіла з матеріалу бічної пластинки мезодерми утворюється статевий зачаток.

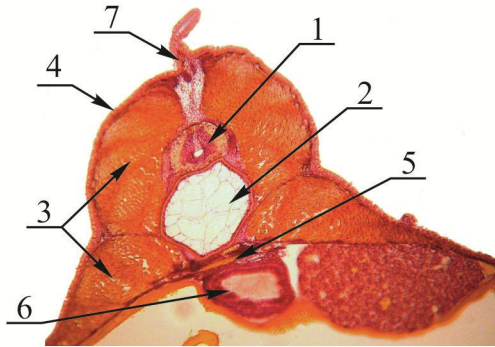
Частина клітин мезодерми переміщуються до проміжку між ембріональними зачатками, що призводить до утворення пухкої клітинної маси – *мезенхіми*.

Мезодерма індукує утворення в ектодермі зачатків кінцівок.

Із ентодерми утворюється вистілка травного тракту та травних залоз (печінки та підшлункової залози), а також органів дихання – зяброві кишені та їх похідні – зяброві щілини риб.

У хребетних із пари зябрових кишень утворюються зовнішні слухові отвори, порожнина середнього вуха та євстахієви труби, із другої пари – мигдалини, за рахунок третього, четвертого та п'ятого зябрових кишень – тимус та парашитовидні залози. Із глотковою кишкою пов'язаний розвиток ендостилю та щитовидної залози.

Препарат 1. Зародок форелі (*Salmo trutta*) (рис. 1).

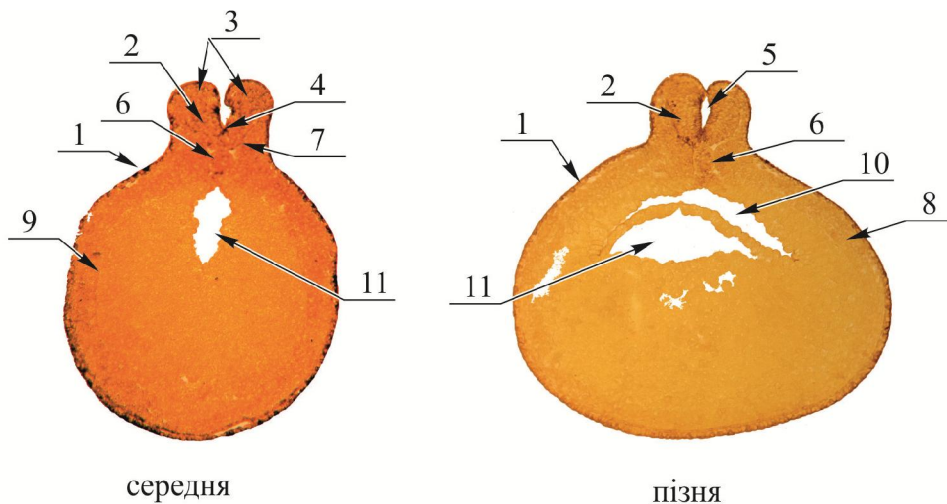


1 - нервова трубка; 2 - хорда; 3 - міомери, що розділені міосептами; 4 - зародкова ектодерма; 5 - зародкова ентодерма; 6 - кишкова трубка; 7 - плавець спинний

На препараті поперечного зрізу зародка форелі на стадії нейрули добре видно сформовану нервову трубку (1) та хорду (2). На цій стадії розвитку чітко диференціюється зародкова ектодерма (4) та ентодерма (5), мезодерма представлена міомерами, що розділені міосептами (3). Під хордою ближче до жовтка розташовується кишкова трубка (6).

Рис. 1 - Зародок форелі (10x10, гематоксилин-пікрофуксін)

Препарат 2. Нейрула трав'яної жаби (*Rana temporaria*) (рис. 2).



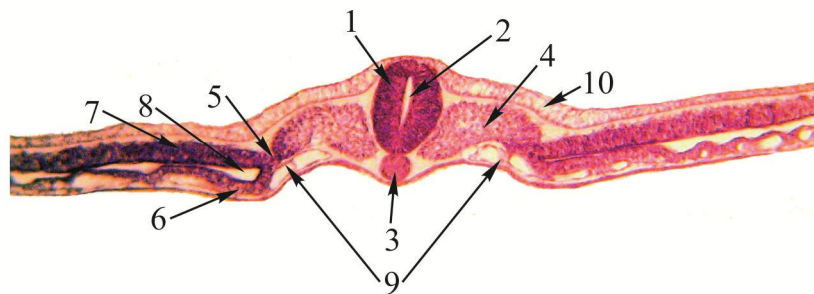
1 – ектодерма; 2 – нервова пластинка; 3 – нервові валіки; 4 – нервовий жолобок; 5 – невроцель; 6 – хорда; 7 – мезодерма; 8 – пластинка латеральної мезодерми; 9 – ентодерма кишечника; 10 – гастроцель; 11 – рудимент бластоцелі

Рис. 2 - Нейрула трав'яної жаби (*Rana temporaria*) (10x10, гематоксилин-пікрофуксін)

На препараті поперечного зрізу середньої нейрули трав'яної жаби добре видно нервова пластинка (2) та нервові валики (3), що зближуються та нервовий жолобок (4), нижче якого знаходиться хорда.

На препараті поперечного зрізу пізньої нейрули видно нервову трубку, яка утворилася у наслідок зімкнення нервових валиків, із невроцелом (5) усередині. Під хордою видно гастрощель (10). Бластицель (11) майже повністю редукований. Продовжується диференціювання мезодерми, становиться помітною бокова пластинка латеральної мезодерми (8).

Препарат 3. Соміти, хорда та нервова трубка зародка курки (*Gallus gallus f. domesticus*) (рис. 3).



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

Рис. 3 - Соміти, хорда, та нервова трубка зародка курки
(10x10, гематоксилин)

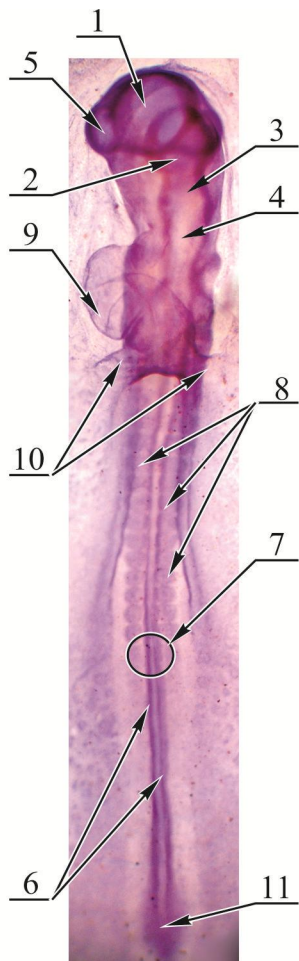
Препарат поперечного зрізу зародка курки у період 26-36 годин інкубації ілюструє стадії формування сомітів.

Нервова трубка (1) у цей період розвитку курки має овальну форму зі щілиноподібним невроцелом (2). Під нею розташовується хорда (3). По боках від нервової трубки та хорди видно соміти (4), нефротом (5) та спланхнотом (6, 7). Парієтальний листок спланхнотому (7) звернений до ектодерми, а вісцеральний (6) – до ентодерми. Між листками спланхнотому розташовується целом (8).

В області нефротому проходить вольфов канал – вивідний проток видільної системи. Середня кишка ще не зімкнена, тому кишкова ентодерма поступово переходить у жовткову ентодерму (позазародкова частина ентодерми). У подальшому периферичний позазародковий матеріал ектодерми, ентодерми та спланхнотому буде формувати тулубні та амніотичні складки, а також стінку жовткового міхура.

Препарат 4. Зародок курки (*Gallus gallus f. domesticus*) 44 години інкубації, тотальний препарат (рис. 4).

На тотальному препараті зародка курки на 44-й годині інкубації добре видно, що ембріональний мозок перетяжками розподілений на чотири відділи: передній (1), проміжний (2), середній (3), задній (4).

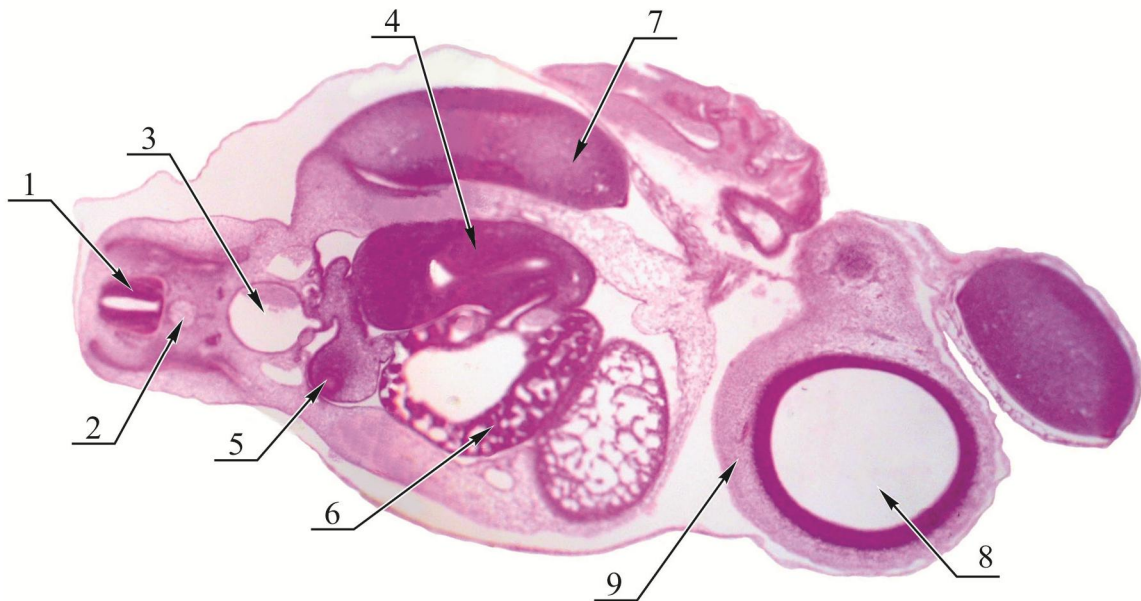


Із боків від проміжного мозку розташовуються очні пухирці (5). Задній мозковий пухир без різкої границі переходить у спинний мозок. На цій стадії добре видно сегментація мезодерми на соміти (8), зачаток серця (9) та жовткові вени (10). На задньому кінці тіла помітні залишки нервових валиків (6) та первинної смужки (11).

- 1 - передній мозок; 2 - проміжний мозок;
- 3 - середній мозок; 4 - задній мозок;
- 5 - очні пухирці; 6 - нервові валики;
- 7 - невропор; 8 - соміти; 9 - зачаток серця;
- 10 - жовткова вена; 11 - первинна смужка

Рис. 4 - Зародок курки 44 години інкубації
(4x10, гематоксилин)

Препарат 5. Зародок курки (*Gallus gallus f. domesticus*) 96 години інкубації (рис. 5).

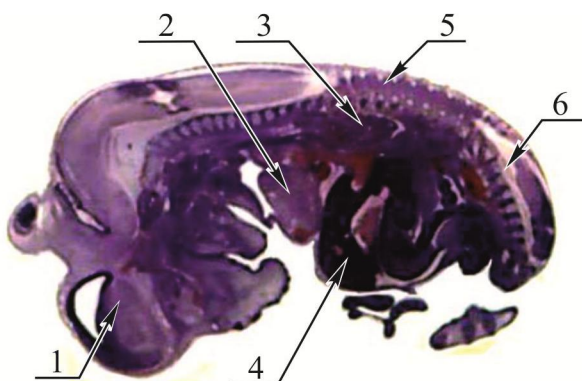


1 - нервова трубка (рівень спинного мозку); 2 - хорда; 3 - аорта; 4 - зачаток серця;
5 - вольфово тіло (первинна нирка); 6 - жовткові вени; 7 - зачаток передньої кінцівки;
8 - порожнина мозкового пухиря; 9 - мезенхима

Рис. 5 - Зародок курки 96 години інкубації (4x10, гематоксилин)

На тотальному препараті зародка курки на 96-й годині інкубації можна побачити різні органи ембріону в залежності від напрямку зрізу. У випадку попадання до зрізу головної частини зародка мозкові порожнини (8), а також нервова трубка (1), хорда (2), аорта (3), зачаток серця (4).

Препарат 6. Зародок щура (*Rattus norvegicus f. domesticus*) (рис. 6).



1 - мозковий пухирь; 2 - серце; 3 - легені;
4 - печінка; 5 - тіло хребця; 6 - спинний мозок

Рис. 6 - Зародок щура
(4x10, гематоксилин-еозин)

На препараті добре помітні деякі органи зародка, зокрема мозкові пухирці, серце, легені, печінка, спинний мозок, тіло хребців. Крім того можна розрізнити кінцівки, ротову порожнину, шлунок тощо.

3.2 Позазародкові (провізорні) органи

Позазародкові (провізорні) органи утворюються в ембріогенезі ряду представників хребетних для забезпечення життєво важливих функцій (дихання, живлення, виділення, рух тощо).

Жовтковий мішок має ентодермальне походження, вкритий вісцеральною мезодермою та безпосередньо пов'язаний із кишковою трубкою зародка. У представників *Anamnia* він виконує всі необхідні функції – живлення, виділення, дихання. У рептилій та птахів жовтковий мішок виконує лише трофічну функцію, а у *Placentalia* знов усі функції.

У представників *Amniota* *амніон* це ектодермальний мішок навколо зародка, заповнений амніотичною рідиною, що захищає його від висихання, механічних пошкоджень та створює найсприятливіше для розвитку зародка природне водне середовище.

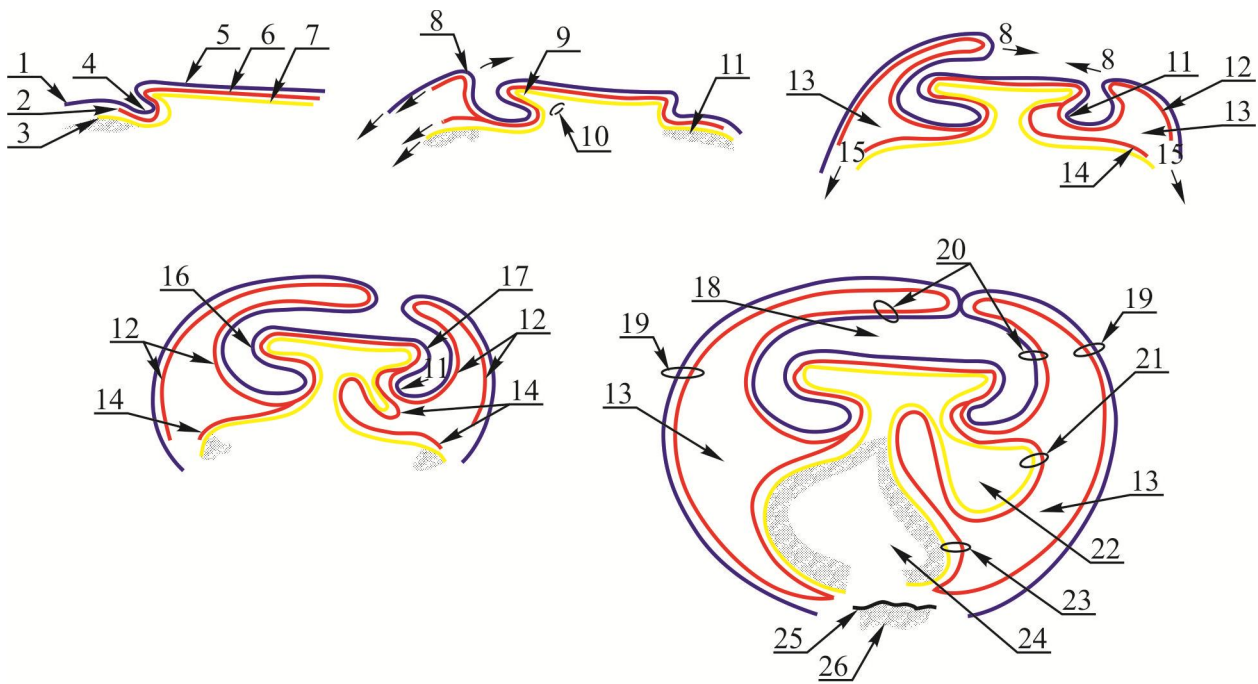
Хоріон (сероза) – зовнішня зародкова оболонка, що прилягає до шкарлупи або материнських тканин, яка у різних груп тварин виконує різні функції, так в яйцєродних – це функція газообміну, а у ссавців – це газообмін, живлення, виділення, синтез гормонів тощо.

Алантаїс це мішкоподібний виріст вентральної стінки задньої кишки, що утворений ентодермою зсередини та спланхноплеврою зовні. У рептилій і птахів алантаїс швидко доростає до хоріону та виконує функції газообміну й виділення. У ссавців алантаїс також добре розвинений, і разом із хоріоном утворює хоріоалантаїсну плаценту. Для вищих ссавців характерне більш менш щільне прикріплення зародка до стінок матки. В основі імплантації зародка лежить занурення вторинних ворсинок хоріону в стінку матки, у результаті чого утворюється плацента, яка складається із зародкової (ворсинки хоріону) та материнської (більш менш змінені стінки матки) частин.

Формування позазародкових (провізорних) органів та оболонок є характерною рисою ембріонального розвитку вищих хребетних: рептилій, птахів, ссавців.

Тулубна складка утворюється з ектодерми та парієтального листка мезодерми на межі зародкового та позазародкового матеріалу (рис. 1). Вершина складки спрямована всередину і проходить між тілом зародка та жовтковим мішком.

У міру просування тулубної складки тіло зародка трохи підіймається над жовтком і втягує всередину зародкову (кишкову) ентодерму – утворюється вентральна стінка тулуба та кишкова трубка, яка залишається з'єднаною з жовтковим мішком за допомогою жовткового (пупкового) стебельця. Жовтковий мішок утворюється з позазародкової ентодерми та вісцерального листка мезодерми, які оточують жовток. Виникає тулубна складка у головного кінця, а потім поступово розповсюджується до каудального кінця зародка.



1 - позазародкова ектодерма; 2 - позазародкова мезодерма; 3 - позазародкова ентодерма; 4 - головна складка; 5 - ектодерма зародка; 6 - мезодерма зародка; 7 - ентодерма зародка; 8 - амніотична складка; 9 - головна кішка; 10 - передкишкові ворота; 11 - каудальна складка; 12 - парієтальний лист позазародкової мезодерми; 13 - позазародковий целом; 14 - вісцеральний листок позазародкової мезодерми; 15 - край обрастання клітинами жовтка; 16 - головний відділ зародка; 17 - каудальний відділ зародка; 18 - порожнина амніону; 19 - хоріон (сероза); 20 - стінка амніону; 21 - стінка алантоїсу; 22 - порожнина алантоїсу; 23 - стінка жовткового мішка; 24 - жовток; 25 - жовткова оболонка; 26 - білок

Рис. 1 - Послідовні стадії утворення позазародкових оболонок
(за Голиченков В.А., Иванов Е.А., Никерясова Е.Н., 2004)

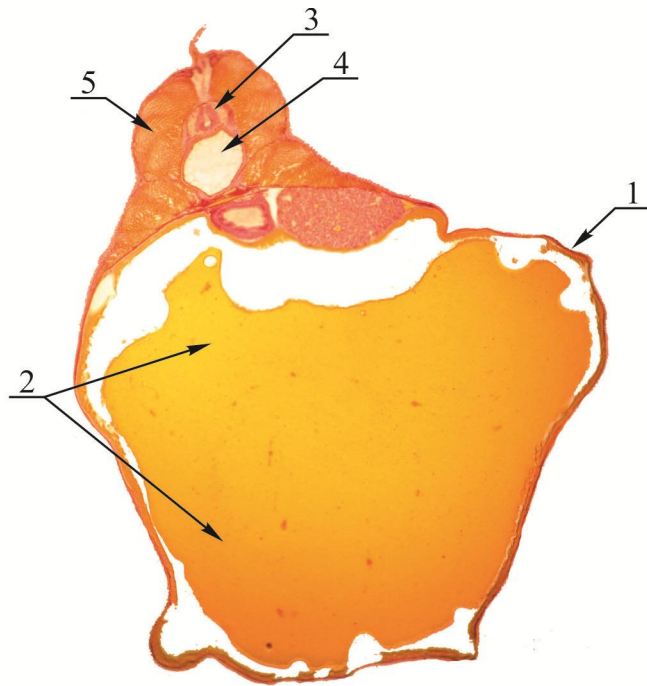
Паралельно з утворенням тулубної виникає амніотична складка, вершина якої спрямована вгору (є дві амніотичні складки – головна та каудальна, які ростуть назустріч одна одній). Амніотичні складки змикаються над тілом зародка. В їх утворенні беруть участь ектодерма та парієтальний листок мезодерми.

У результаті виникають дві оболонки: амніотична, що оточує амніотичну порожнину, та хоріон (серозна оболонка), що обмежує позазародковий целом (екзоцелом). Амніотична порожнина з'єднується з екзоцеломом за допомогою серозно-амніотичного каналу, що знаходиться в каудальному кінці зародка.

Коли жовткове стебельце досить широке, із вентральної стінки задньої кишки виникає сліпий ентодермальний виріст, вкритий вісцеральним листком несеgmentованої мезодерми, – алантоїс. Він розростається та займає увесь простір між амніоном, жовтковим мішком та хоріоном. Розростаючись, він поступово займає простір екзоцелому. Алантоїс це ємність для кінцевих продуктів азотистого обміну, а разом із розвиненою серозною оболонкою бере участь у газообміні.

У результаті зрощення стінок алантоїсу з серозною оболонкою (хоріоном) утворюється хоріоалантоїс із розвиненою сіткою кровоносних судин.

Препарат 1. Зародок форелі (*Salmo trutta*) (рис. 2).



Препарат поперечного зрізу зародка форелі, добре ілюструє формування жовткового мішку (1) – позазародкового органу, який забезпечує переробку накопичених поживних речовин, що складається із позазародкової екто-, мезо- та ентодерми. Зародок розташовується безпосередньо на жовтку (2).

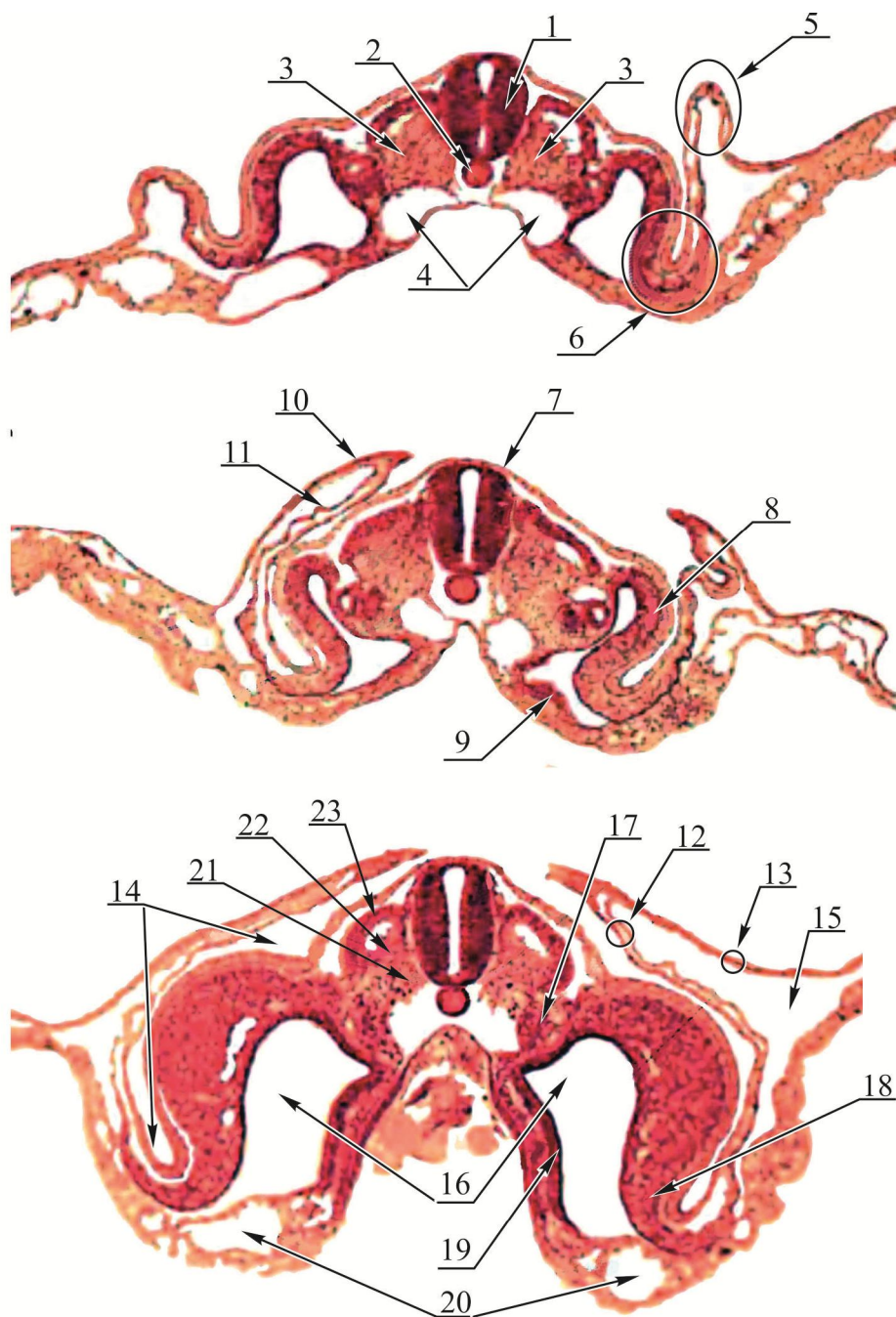
1 - жовтковий мішок; 2 - жовток; 3 - нервова трубка;
4 - хорда; 5 - міомери

Рис. 2 - Зародок форелі
(4x10, гематоксилин-пікрофуксін)

Препарат 2. Тулубна складка зародка курки (*Gallus gallus f. domesticus*) (рис. 3).

На препараті поперечного зрізу зародка курки на стадії 50-56 годин інкубації крім екто-, ентодерми, нервової трубки, хорди можна прослідкувати утворення тулубної та амніотичної складок, а також диференціювання сомітів .

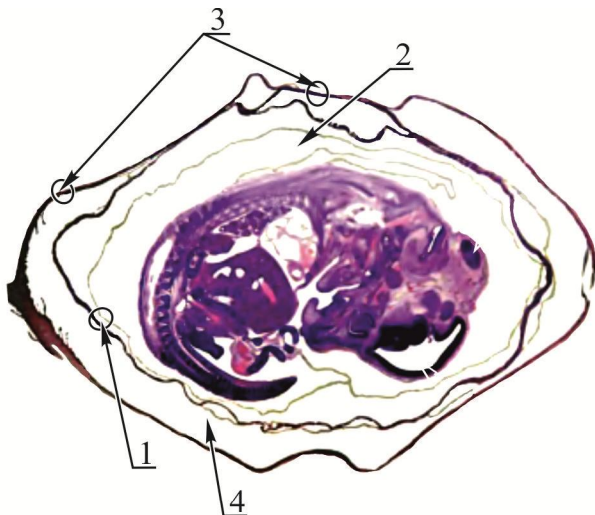
Дорсальна частина соміту диференціюється в дерматом, який у подальшому дає початок сполучнотканинному шару шкіри. Центральна частина перетворюється в міотом, з якого в подальшому формується скелетна мускулатура. Вентромедіальна частина дає початок склеротому – зачатку кісткового осьового скелету та всіх видів сполучної тканини (безпосередньо сполучнотканинної, хрящової, кісткової). Із нефротомів послідовно утворюється декілька поколінь нирок: пронефрос, мезонефрос та метанефрос.



1 - нервова трубка; 2 - хорда; 3 - соміт; 4 - аорта; 5 - амніотична складка; 6 - тулубна складка; 7 - зародкова ектодерма; 8 - парієтальний листок зародкової мезодерми; 9 - вісцеральний листок зародкової мезодерми; 10 - позазародкова ектодерма; 11 - парієтальний листок позазародкової мезодерми; 12 - амніотична оболонка; 13 - серозна оболонка; 14 - амніотична порожнина; 15 - екзоцелом; 16 - целом; 17 - пронефрос; 18 - парієтальний листок несеgmentованої зародкової мезодерми; 19 - вісцеральний листок несеgmentованої зародкової мезодерми; 20 - кровоносні судини жовткового мішку; 21 - склеротом; 22 - міотом; 23 - дерматом

Рис. 3 - Тулубна складка зародка курки (10x10, гематоксилин)

Препарат 3. Зародок щура (*Rattus norvegicus f. domesticus*) (рис. 4).



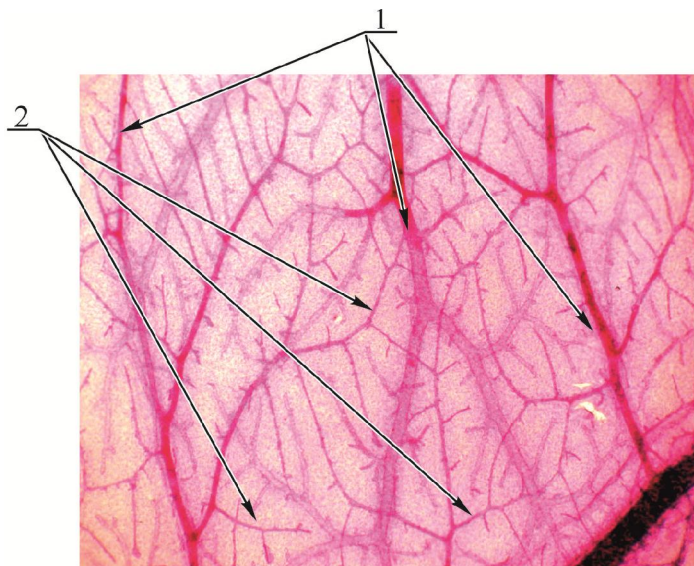
1 - амніотична оболонка; 2 - амніотична порожнина;
3 - хоріон; 4 - екзоцелом

Рис. 4 - Зародок щура (4x10, гематоксилин-еозин)

На препараті сагітального зрізу зародка щура видно всі провізорні органи, які характерні для *Amniota*: амніон (1, 2) хоріон (3) та екзоцелом (4). Позазародкова мезодерма, що мігрує, тонким шаром оточує амніотичний та жовтковий пухирці. Вона займає простір між трофобластом та первинним жовтковим мішком. У каудальній частині зародка позазародкова мезодерма формує сполучну ніжку – щільний тяж клітин, який зв'язує амніотичний та жовтковий пухирці з

трофобластом. Тіло зародка поступово відокремлюється від позазародкових оболонок, формуються осьові органи, а також диференціюється мезодерма.

Препарат 4. Алантоїс курки (*Gallus gallus f. domesticus*) (рис. 5).



1 - великі судини стінок алантоїса; 2 - дрібні судини (капіляри) стінок алантоїса

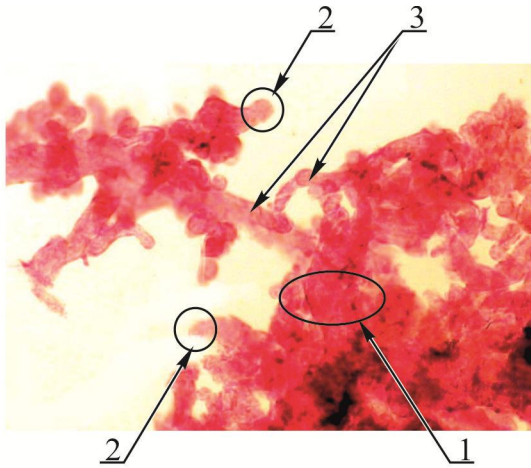
Рис. 5 - Алантоїс курки (4x10, гематоксилин-еозин)

На тотальному препараті алантоїса курки добре видно розвинену сітку кровоносних судин (1, 2). Стінка алантоїсу складається з двох частин – внутрішньої, яка представлена ентодермою кишки, та зовнішньої, яка сформована вісцеральним листком несегментованої мезодерми, що утворює кровоносне русло алантоїсу.

Алантоїс розростається у порожнину екзоцелому та з часом зростається з мезодермою серозної оболонки утворюючи хоріоалантоїс, який забезпечує високий рівень газообміну,

приймає участь в утилізації кальцію шкарлупи, а також є органом накопичення продуктів азотистого обміну. Із зародком хоріоалантоїс зв'язаний пупковими артеріями та венами.

Препарат 5. Ворсинки хоріону людини (*Homo sapiens sapiens*) (рис. 6).



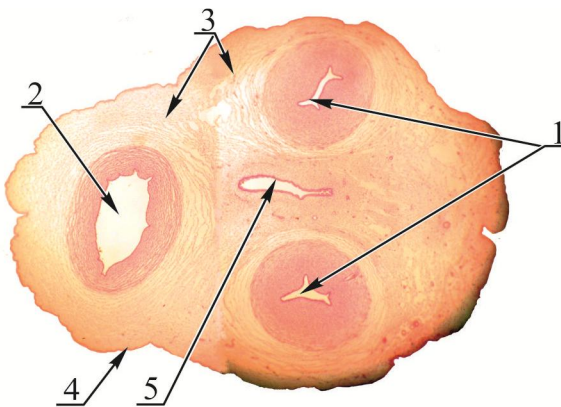
1 - стовбурова ворсинка; 2 - кінцеві ворсинки;
3 - мезенхімні клітини

Рис. 6 - Ворсинки хоріону (4x10, кармін)

відходять від стовбурових та вільно лежать у міжворсинчатому просторі та омиваються кров'ю материнського організму.

Пупковий канатик забезпечує зв'язок ембріону з плацентою. Джерелом його формування є мезенхіма амніотичної ніжки та жовткового мішка. Зв'язок кровоносної системи зародка із судинами хоріону забезпечується через алантоїс, позазародкова мезенхіма якого утворює кровоносні судини пуповини.

Препарат 6. Пуповина свині (*Sus scrofa f. domesticus*) поперечний зріз (рис. 7).



1 - просвіт пупкової артерії; 2 - просвіт пупкової вени;
3 - сполучна тканина пуповини; 4 - амніотична ектодерма;
5 - залишки алантоїдної ніжки

Рис. 7 - Пуповина свині (4x10, гематоксилин-еозин)

Артеріями тече венозна кров від плоду до плаценти, а венами до плоду тече артеріальна кров.

Тотальний препарат виготовлено з посліду людини, що відійшов під час пологів. До цього часу клітини цитотрофобласту майже повністю редукуються, а добре помітні ядра стають частиною синцитотрофобласту.

На малому збільшенні добре помітні третинні ворсинки хоріону, тобто ворсинки, в які вросли кровоносні судини. Вони розподіляються на стовбурові (1) – товсті, прикріплені до базальної децидуальної оболонки (видозміненої тканини материнського організму в місцях проникнення в матку клітин хоріона) та кінцеві (2) – тонкі, які

Після утворення тулубної складки поверхня пупкового канатика вкрита амніотичною ектодермою (4). Згодом жовтковий мішок та алантоїс поступово редукуються. У пупковому канатику проходять дві артерії (1) та одна вена (2), що оточені драглистою речовиною – мезенхімою, яка містить багато основної речовини та сполучнотканинні клітини.

ПРАКТИЧНА ЧАСТИНА

Вимоги до оформлення лабораторного протоколу

Лабораторна робота з «Біології індивідуального розвитку» виконується студентом самостійно у складі підгрупи під час лабораторних занять відповідно навчальному плану та розкладу.

На початку лабораторного практикуму викладач доводить до відома студентів наступне:

- місце та значення лабораторного практикуму в процесі вивчення даної дисципліни, його мету та завдання;
- об'єм лабораторного практикуму, порядок підготовки та виконання завдань лабораторного заняття, вимоги до оформлення лабораторного протоколу;
- порядок відпрацювання лабораторної роби при пропуску заняття;
- порядок допуску та складання заліку з дисципліни;
- правила техніки безпеки під час лабораторних занять.

Кожна лабораторна робота складається з теоретичної та практичної частин, а також контрольних заходів. У зв'язку з тим, що опанування знаннями з особливостей розвитку багатоклітинних організмів тісно пов'язане із вивчення мікропрепаратів, виконання кожної лабораторної роботи потребує теоретичної підготовки, рівень якої перевіряється на початку кожного заняття.

Після визначення рівня теоретичних знань, студенти самостійно виконують завдання лабораторної роботи (розглядають препарати, живі об'єкти, таблиці, виконують необхідні рисунки, схеми, формулюють узагальнення), а результати фіксують у лабораторному протоколі.

Вивчення ембріологічних мікропрепаратів супроводжується обов'язковим їх змальовуванням. Тому, студент повинен мати м'який простий олівець. Можна використовувати кольорові олівці, але тільки відповідно до дійсних кольорів деталей препарату. Робити рисунки кульковими ручками не дозволяється. При замальовуванні препарату потрібно дотримуватись масштабу. Розмір рисунки повинен бути достатнім, щоб показати деталі мікропрепарату. Розміщувати рисунок на сторінці потрібно так, щоб залишалось місце для позначень. Деталі препарату вказують на рисунку цифрами, а під ним наводять позначення.

Кожний рисунок повинен мати чіткий заголовок, де вказується назва препарату, вид тварини, з якої взято матеріал, збільшення, спосіб виготовлення та пофарбування препарату.

Рисунок може бути виконаним тільки в тому випадку, якщо студент розібрався у препараті, розуміє його. Тому й потрібна теоретична підготовка до кожної лабораторної роботи. Студент повинен спочатку теоретично засвоїти що ілюструє певний мікропрепарат, що можна та потрібно знайти на ньому. Разом з тим, замальовування препаратів покращує закріплення зорового враження, допомагає краще розібратись в особливостях будови та деталях топографії зародків на різних етапах розвитку тварин, запам'ятати їх.

Для виконання лабораторних робіт студенту знадобляться: альбом формату А4, простий та кольорові олівці, ластик, ручка, лінійка.

Кожна лабораторна робота виконується відповідно до наведених завдань, а її результати оформлюються письмово, дотримуючись наступних вимог:

- у заголовку наводяться дата виконання, номер та назва лабораторної роботи;
- мета роботи;
- виконані завдання за ходом роботи: матеріал надається у доступній формі, логічно та послідовно; рисунки повинні мати назву та бути розбірливими, відображати основні особливості досліджуваного об'єкта; підписи до рисунків – розбірливими та акуратними.

Виконані та оформлені належним чином роботи підписуються викладачем.

Лабораторна робота 1. Морфологія гонад та гамет

Мета: ознайомитися та вивчити морфологічні особливості гонад та гамет.

Матеріали та обладнання: постійні препарати, мікроскоп, методична література.

Хід роботи

Завдання 1. Розгляньте стадії формування сперматозоїдів. Складіть схему сперматогенезу та зробіть підписи до неї. Зробіть узагальнення щодо особливостей окремих стадій сперматогенезу.

Завдання 2. Розгляньте на запропонованих препаратах та рисунках будову й ультрабудову сперматозоїдів. Зробіть рисунок «Будова сперматозоїда» позначивши: голівку; шийку; середню частину; хвостик; ядро; мітохондрії; апарат Гольджі; центріоль; джгутик; акросому; плазматичну мембрану; аксонему. Зробіть узагальнення щодо особливостей ультрабудови сперматозоїда та функціональної ролі різних його відділів.

Завдання 3. Розгляньте стадії формування яйцеклітин. Складіть схему оогенезу та зробіть підписи до неї. Зробіть узагальнення щодо особливостей окремих стадій оогенезу.

Завдання 4. Розгляньте на запропонованих препаратах та рисунках будову яйцеклітин. Заповніть таблиці 1 «Класифікація яйцеклітин» та 2 «Порівняльна характеристика яйцеклітин хордових». Зробіть узагальнення щодо особливостей їх будови.

Таблиця 1 – Класифікація яйцеклітин

Типи яйцеклітин	Характеристика	Приклади
<i>за кількістю жовтка</i>		
Первинно оліголецитальна		
Мезолецитальна		
Полілецитальна		
Вторинно оліголецитальна		
Алецитальні		
<i>за розподілом жовтка</i>		
Ізолецитальні		
Помірно телolecитальні		
Різко телolecитальні		
Центролецитальні		

Таблиця 2 – Порівняльна характеристика яйцеклітин хордових

Ознаки	Безчерепні (ланцетник)	Хрящові риби	Костисті риби	Амфібії	Рептилії	Птахи	Ссавці
Форма							
Тип							
Оболонки							
первинна							
вторинна							
третинні	-						

Завдання 5. Заповніть таблицю 3 «Загальна характеристика статевих клітин». Зробіть узагальнення щодо особливостей яйцеклітин та сперматозоїдів тварин.

Таблиця 3 – Загальна характеристика статевих клітин

Показники	Ізогамія		Анізогамія		Оогамія	
	яйце-клітина	спермій	яйце-клітина	спермій	яйце-клітина	спермій
Форма та розміри						
Здатність до руху						
Особливості будови						
Біологічна роль у процесі запліднення						
Приклади						

Завдання 6. Заповніть таблиці 4 «Морфологічні особливості сім'яників» та 5 «Морфологічні особливості яєчників». Зробіть узагальнення щодо особливостей будови сім'яників різних груп тварин.

Таблиця 4 – Морфологічні особливості сім'яників

Тип сім'яника	Особливості морфології	Представники

Таблиця 5 – Морфологічні особливості яєчників

Тип	Особливості морфології	Представники

Завдання 7. Розгляньте на запропонованих препаратах та рисунках будову сім'яника ссавців. Зробіть рисунок «Сім'яники ссавця» позначивши: сперматогонії; ядра клітин Сертолі; сперматоцити; сперматиди; сперматозоїди у просвіті сім'яного каналця. Зробіть узагальнення щодо особливостей будови гонад.

Завдання 8. Розгляньте на запропонованих препаратах та рисунках будову сім'яника ссавців. Зробіть рисунок «Яєчники ссавця» позначивши: корковий та мозковий шари, фолікули: примордіальний, первинний, вторинний та третинний фолікул; активне жовте тіло; жовте тіло, яке дегенерує; овуляція. Зробіть узагальнення щодо особливостей будови гонад.

Контрольні питання:

1. У чому полягають особливості сперматогенезу?
2. У чому полягають особливості структурної організації сперматозоїдів?
3. У чому полягають особливості оогенезу?
4. У чому полягають особливості структурної організації яйцеклітини?
5. У чому полягають відмінності оогенезу від сперматогенезу?
6. Оболонки яйцеклітини: первинні, вторинні, третинні.

Лабораторна робота 2

2.1. Запліднення

Мета: ознайомитися та вивчити особливості запліднення у різних організмів.

Матеріали та обладнання: постійні препарати, мікроскоп, таблиці, методична література.

Хід роботи

Завдання 1. Розгляньте форми дистантних взаємодій. Заповніть таблицю 1 «Дистантні взаємодії гамет під час запліднення». Зробіть узагальнення щодо особливостей запліднення у різних організмів та факторів, які підвищують ймовірність їх зіткнення.

Таблиця 1 – Дистантні взаємодії гамет під час запліднення

Форма	Характеристика	Представники

Завдання 2. Розгляньте акросомну та кортикальну реакцію. Зробити узагальнення щодо особливостей їх протікання у різних організмів.

Завдання 3. Розгляньте постійний препарат «Синкаріон аскариди». Знайдіть та замалюйте яйцеклітини, в яких завершився процес ділення дозрівання.

Контрольні питання:

1. Що таке запліднення?
2. Які фази можна виділити у процесі запліднення?
3. Які форми дистантних взаємодій Ви знаєте? Опишіть їх механізми.
4. У чому полягають особливості акросомної реакції?
5. У чому полягають особливості кортикальної реакція?
6. Яким чином реагує яйцеклітина на проникнення сперматозоїда? У чому полягають особливості цієї реакції у різних тварин?

2.2 Дроблення

Мета: ознайомитися та вивчити морфологію дроблення яєць, визначити особливості цього процесу у різних видів тварин.

Матеріали та обладнання: постійні препарати, мікроскоп, таблиці, методична література.

Хід роботи

Завдання 1. Розгляньте типи дроблення. Заповніть таблицю 1 «Класифікація типів дроблення». Зробіть узагальнення щодо залежності типів дроблення від кількості та розташування жовтка в яйцеклітині й особливостей дроблення у різних видів тварин.

Таблиця 1 – Класифікація типів дроблення

Тип яйцеклітин	Тип дроблення	Симетрія дроблення	Особливості морфології	Представники

Завдання 2. Розгляньте постійний препарат «Дроблення яйцеклітин аскариди». Необхідно знайти та замалювати початкові етапи дроблення.

Завдання 3. Розгляньте постійний препарат «Дроблення у трав'яної жаби». Замалюйте різні стадії дроблення позначивши: бластомери анімального та вегетативного полюсів, широтні та меридіональні борозни, бластоцель що утворюється.

Завдання 3. Розгляньте постійні препарати бластул трав'яної жаби. Замалюйте бластули на різних стадіях розвитку, позначивши: бластоцель, макромери, мікромери, мезомери, дах та дно бластули, крайову зону бластули.

Завдання 4. Розгляньте класифікацію бластул. Заповніть таблицю 2 «Класифікація бластул». Зробіть узагальнення щодо їх особливостей.

Таблиця 2 – Класифікація бластул

Тип яйцеклітин	Тип дроблення	Тип бластули	Будова бластули	Представники

Контрольні питання:

1. У чому полягає біологічне значення дроблення?
2. У чому полягають особливості клітинних циклів під час дроблення?
3. У чому полягають особливості просторової організації дроблення?
4. Як впливає кількість та розподіл жовтка на дроблення?
5. За якими ознаками класифікують типи дроблення?
6. Дайте характеристику типам дроблення.
7. У чому полягає зв'язок будови бластул із морфологією дроблення?
8. У чому полягають особливості дроблення у ссавців?

2.3 Гастрюляція

Мета: ознайомитися та вивчити особливості гастрюляції у різних видів тварин.

Матеріали та обладнання: постійні препарати, мікроскоп, таблиці, методична література.

Хід роботи

Завдання 1. Розгляньте основні типи клітин та переміщення клітинних пластів, що забезпечують процес гастрюляції. Надайте характеристику морфологічним рухам та процесам. Заповніть таблицю 1 «Порівняльна характеристика гаструл».

Таблиця 1 – Порівняльна характеристика гаструл

Тип бластул	Характеристика рухів клітин	Тип гаструли	Представники

Завдання 2. Розгляньте способи закладки мезодерми. Зробіть узагальнення щодо особливостей закладки мезодерми у різних видів тварин.

Завдання 3. Розгляньте постійні перепрати зародка трав'яної жаби на різних стадіях гастрюляції. Визначте анімальний та вегетативний полюси зародка, а також його дорсальний та вентральний боки. Порівняйте зміщення пігментованого матеріалу на дорсальному та вентральному боках у результаті епіболії. Зверніть увагу на зміщення дорсальних колбоподібних клітин у напрямку анімального полюсу, на положення головної ентомеридерми, що мігрує по даху бластоцелі, та на колбоподібні клітини вентральної губи.

На великому збільшенні розгляньте область формування дорсальної губи бластопору та ділянку даху бластоцелі. Зверніть увагу на розподіл пігменту в клітинах цих областей.

На стадії пізньої гаструли зверніть увагу на положення мезодермальних клітин, що підвернулися всередину через дорсальну та вентральну губи бластопору. Знайдіть порожнини гастроцелі та бластоцелі, жовткову пробку.

Замалуйте зародок трав'яної жаби на різних стадіях гастрюляції, позначивши: бластоцель та гастроцель; ект-, енто- та мезодерму; дорсальну та вентральну губи бластопору; бластопор; жовткову пробку. Зробіть узагальнення щодо особливостей гастрюляції в амфібій.

Завдання 4. Розгляньте тотальні препарати зародка курки 16 та 23 годин інкубації. На малому збільшенні визначте *area pellucida* та *area opaca*, а також передній та задній кінці зародка. Зверніть увагу на великі темні (жовткові) гранули в області *area opaca* та скупчення клітин, що мігрують до первинної смужки в області *area pellucida*. Замалуйте зародок, позначивши: зародковий щиток; гензенівський вузлик; первинну смужку, світле та темне поле зародка.

Завдання 5. Розгляньте препарат первинної смужки зародка курки. На малому збільшенні визначте ектодерму, ентодерму, мезодерму, жовток. Замалуйте зародок, позначивши: екто-, енто- та мезодерму; первинну смужку; жовток. Зробіть узагальнення щодо особливостей гастрюляції у птахів.

Контрольні питання:

1. Надайте характеристику способам гастрюляції.
2. Які типи гаструл виділяють?
3. Які способи закладки мезодерми виділяють?
4. У чому полягають особливості морфогенетичних рухів під час гастрюляції?
5. У чому полягають особливості гастрюляції у різних тварин?

Лабораторна робота 3

3.1 Органогенез

Мета: ознайомитися та вивчити особливості формування первинних зачатків осьових структур та органогенезу в різних груп тварин.

Матеріали та обладнання: постійні препарати, мікроскоп, таблиці, методична література.

Хід роботи

Завдання 1. Розгляньте особливості будови нейрули різних тварин. Зробіть узагальнення щодо особливостей нейруляції у різних видів тварин.

Завдання 2. Розгляньте постійний препарат «Зародок форелі». На малому збільшенні розгляньте розташування дорсального та вентрального боків зародка, визначте межі зародкових листків. Знайдіть нервову трубку, хорду, міомери, кишкову трубку, спинний плавець. На великому збільшенні розгляньте будову клітин перелічених структур. Замалуйте зародок форелі, позначивши перелічені вище структури.

Завдання 3. Розгляньте препарати зародка трав'яної жаби на різних стадіях нейруляції. На малому збільшенні розгляньте розташування дорсального та вентрального боків зародка, визначте межі зародкових листків. Знайдіть нервову трубку, соміти, пластинку латеральної мезодерми та закладку хорди. На великому збільшенні розгляньте будову клітин перелічених структур. Замалуйте нейрулу трав'яної жаби, позначивши: екто-, енто- та мезодерму, нервову пластинку, нервові валики, невроцель, хорду, гастроцель, рудимент бластоцелі.

Завдання 4. Розгляньте постійний препарат зародка курки 26-36 годин інкубації. На малому збільшенні визначити нервову трубку, невроцель, соміт, целом, хорду, сегментовану ніжку, вісцеральний та парієтальний листки мезодерми, ектодерму та ентодерму. Зробіть рисунок, позначивши зазначені вище структури.

Завдання 5. Розгляньте тотальний препарат зародка курки (44 та 96 годин інкубації) під лупою чи на малому збільшенні мікроскопа. Замалуйте зародок курки на стадії 44 годин інкубації, позначивши: відділи головного мозку, очні пухирі, положення заднього невропору, підрахуйте та запишіть кількість сомітів, рівень розташування зачатку серця та жовткових вен. Зробіть висновок щодо особливостей органогенезу в птахів.

Завдання 6. Розгляньте сагітальний зріз зародка щура під лупою чи на малому збільшенні мікроскопа. Визначте органи, що видно на препараті. Зробіть висновок щодо особливостей органогенезу в ссавців.

Контрольні питання:

1. Дайте характеристику похідним зародкових листків.
2. У чому полягає біологічне значення нейруляції?
3. Зачатки яких органів розвиваються під час нейруляції?
4. У чому полягають відмінності зародків із голобластичним та меробластичним розвитком?
5. Як середовище визначає характер онтогенезу?
6. На яких стадіях розвитку спостерігається найбільша схожість у різних груп тварин?
7. Про що свідчать схожість та відмінність стадій розвитку хребетних?
8. Які морфогенетичні процеси відбуваються під час органогенезу?
9. У чому полягають особливості розвитку кінцівок?
10. У чому полягають особливості розвитку травної системи?
11. У чому полягають особливості розвитку видільної системи?
12. У чому полягають особливості розвитку судинної системи?

3.2 Позазародкові (провізорні) органи

Мета: ознайомитися та визначити особливості будови позазародкових органів різних груп тварин.

Матеріали та обладнання: постійні препарати, мікроскоп, таблиці, методична література.

Хід роботи

Завдання 1. Розгляньте постійний препарат «Зародок форелі». На малому збільшенні визначте межі позазародкових екто-, мезо- та ентодерми, знайдіть нервову трубку, хорду, міомери, жовток. Замалуйте зародок форелі, позначивши перелічені вище структури.

Завдання 2. Розгляньте препарати поперечного зрізу зародка курки на стадії 50-56 годин інкубації, на яких можна прослідкувати утворення тулубної та амніотичної складок, а також диференціювання сомітів. Замалуйте зародок курки, позначивши: нервову трубку, хорду, соміти, аорту, амніотичну та тулубну складки, парієтальний та вісцеральний листки зародкової та позазародкової мезодерми, зародкову та позазародкову ектодерми, амніотичну оболонку, серозну оболонку, амніотичну порожнину, екзоцелом, целом, пронефрос, парієтальний та вісцеральний листок несегментованої зародкової мезодерми, склеротом, міотом, дерматом.

Завдання 3. Розгляньте сагітальний зріз зародка щура. Визначте хоріон, екзоцелом, амніотичну оболонку та амніотичну порожнину. Зробіть висновок щодо особливостей утворення та будови провізорних органів ссавців.

Завдання 4. Розгляньте особливості формування позазродкових (провізорних) органів та оболонок у різних видів тварин. Заповніть таблицю 1 «Порівняльна характеристика провізорних органів». Зробіть висновок щодо особливостей утворення та будови провізорних органів у різних видів тварин.

Таблиця 1 – Порівняльна характеристика провізорних органів

Назва	Утворення	Будова	Функції

Завдання 5. Розгляньте особливості будови плаценти ссавців. Заповніть таблицю 2 «Порівняльна характеристика різних типів плацент ссавців». Зробіть висновок щодо особливостей будови різних типів плацент у різних видів тварин.

Таблиця 2 – Порівняльна характеристика провізорних органів

Тип плаценти	Особливості будови	Представники

Контрольні питання:

1. Що таке провізорні органи? Дайте їх морфофункціональну характеристику.
2. У яких тварин вперше з'являються провізорні органи та з чим це пов'язано?
3. Опишіть процес формування провізорних органів у птахів.
4. Які особливості формування провізорних органів характерні для ссавців?
5. Яку будову має плацента? Які типи плацент Ви знаєте?

Лабораторна робота 4. Дослідження ембріогенезу птаха на живому матеріалі

Мета: дослідити по стадійно процес ембріонального розвитку птахів.

Матеріали та обладнання: лупа з підсвічуванням, бінокляри, мікроскопи, чашки Петрі, очні ножиці, пінцети, препарувальні голки, фільтрувальний папір, шприци, фізіологічний розчин, дистильована вода.

Хід роботи

Завдання 1. Проведіть розтин яйця та визначте стадію ембріонального розвитку зародка птаха. Розгляньте положення ембріона всередині яйця, судинне поле та стан зародкових оболонок.

На ранніх стадіях розвитку (2-3 доба) для дослідження зародка необхідно приготувати тотальні препарати. Для цього з фільтрувального паперу вирізують кільце (діаметр: 20-25 мм зовнішній і 15 мм внутрішній), яке накладають на

бластодиск. Папір прилипає до вітелінової мембрани, зародок при цьому опиняється в центрі кільця. Ножицями обрізають мембрану по периметру кільця, пінцетом знімають зародок, промивають його у фізіологічному розчині та поміщують на предметне скло для розгляду.

На більш пізніх стадіях розвитку вміст яйця виливають у чашку Петрі, де зручно розглядати зародкові оболонки (амніон, жовтковий мішок та алантоїс). Для дослідження зародка його слід відокремити від вмісту яйця та перенести в іншу чашку Петрі. Для кращої контрастності при розгляді зародка, що має прозоре тіло, у чашку Петрі можна додати кілька крапель дистильованої води та метиленового синього.

Заповніть таблицю 1 «Морфологічні зміни зародка птаха під час ембріогенезу».

Таблиця 1 – Морфологічні зміни зародка птаха під час ембріогенезу

Стадія ембріонального розвитку	Характерні ознаки

Лабораторна робота 5. Постембріональний розвиток

Мета: ознайомитися та вивчити особливості постембріонального розвитку різних груп тварин.

Матеріали та обладнання: постійні препарати, мікроскоп, таблиці, методична література.

Хід роботи

Завдання 1. Розгляньте особливості постембріонального розвитку тварин. Заповніть таблицю 1 «Характеристика постембріонального розвитку тварин». Зробіть узагальнення щодо особливостей постембріонального розвитку тварин різних таксономічних груп.

Таблиця 1 – Характеристика постембріонального розвитку тварин

Тип розвитку	Тип метаморфозу	Особливості постембріонального розвитку	Представники

Контрольні питання:

1. У чому полягають особливості прямого розвитку та розвитку з метаморфозом?
2. У чому полягають особливості метаморфозу гідроїдних поліпів?
3. У чому полягають особливості метаморфозу голкошкіряних?
4. У чому полягають особливості метаморфозу асцидій?
5. У чому полягають особливості метаморфозу комах?
6. У чому полягають особливості метаморфозу нижчих хребетних?

ОСНОВНІ ПОНЯТТЯ ТА ВИЗНАЧЕННЯ

Абревіація – втрата видом у ході його еволюції або особиною у процесі онтогенезу ознак або фаз розвитку, що були у предків, наприклад зникнення у ссавців зябрових щілин у ході еволюції і заростання їх у процесі ембріонального розвитку, редукція хвоста у зародків людини.

Агамія – відсутність статі. Агамними видами називають види нижчих рослин і тварин, що розмножуються без запліднення. Агамні види зустрічаються і серед хребетних тварин, наприклад деякі форми кавказьких ящірок.

Агамогонія – безстатеве розмноження, яке відбувається шляхом поділу, брунькування тощо.

Алантаїс – одна із зародкових оболонок амніот. У нижчих амніот (плазунів і птахів) бере участь у газообміні та екскреції, а у вищих амніот (ссавців) алантаїс разом із серозою утворюють хоріон.

Амітоз – ділення ядра, а згодом і клітини, шляхом поділу ядєрця з подальшою перетяжкою всього тіла ядра без утворення хромосом і ахроматинового веретена, як це спостерігається при мітозі.

Амніон (амніотична оболонка) – одна з оболонок амніот, позазародковий орган, що створює рідинне середовище для розвитку плоду. Розвивається у вигляді складки ектодерми та мезодерми. Складається з одношарового епітелію та сполучної тканини, що пов'язує амніон із хоріоном.

Амніоти (*Amniota*) – вищі хребетні тварини (плазуни, птахи, ссавці), пристосовані до розвитку на суші, у яких на ранніх стадіях розвитку утворюється амніон.

Анамнії – хребетні тварини, у яких на ранніх стадіях розвитку не утворюється амніон. До анамнії належать круглороті, риби, земноводні.

Андрогенез – форма розмноження організмів, при якій у розвитку зародка бере участь ядро чоловічої гаметети, характерна деяким видам комах, наприклад, наїзники *Habrobracon*, та рослин, зокрема кукурудза, деякі сорти тютюну.

Апоптоз – генетично запрограмована форма загибелі клітин у результаті активних внутрішньоклітинних процесів.

Базальний – відноситься до основи, розташований біля основи, звернений до неї, наприклад базальний кінець клітини, базальні тільця тощо.

Бластодерма (зародковий диск) – шар однотипних клітин, що утворюється у результаті поверхневого дроблення яйця та розташовується на жовтку. На черевному боці зародка бластодерма утворює поздовжнє потовщення – зародкову смужку. З клітин бластодерми, які розташовуються між поверхневим шаром і жовтком, утворюється зачаток ентодерми. З цього моменту бластодерма стає ектодермою.

Бластомери – клітина зародка, що утворюється в результаті дроблення заплідненої яйцеклітини – зиготи.

Бластопор – отвір, за допомогою якого порожнина двошарового зародка з'єднується із зовнішнім середовищем. У первинноротих тварин (черви, молюски, членистоногі) бластопор перетворюється у рот, у вторинноротих (плечоногі, голкошкірі, хордові) на місці бластопору утворюється анальний отвір, а на передньому кінці тіла формується ротовий отвір.

Бластоцель – первинна порожнина тіла тварини на стадії бластули, яка не має власних стінок. Утворюється між бластомерами.

Бластула – фаза зародкового розвитку багатоклітинних тварин, якою завершується процес дроблення. Утворюється одношаровий зародок, який має форму диска або порожнистої кулі, у якій розрізняють бластодерму і бластоцель, який заповнено рідиною.

Вентральний – черевний, відноситься до черевного боку тіла тварини, звернений до нього.

Вісцеральний листок мезодерми, вісцеральна спланхномезодерма – внутрішній, звернений до ентодерми, листок мезодерми, спланхнотома.

Вітелогенез (велике, трофоплазматичне зростання) – різке інтенсивне зростання цитоплазматичних компонентів та відкладання жовтку в ооциті. За походженням жовток може бути ендогенним та екзогенним. Екзогенний синтез жовтка характерний для більшості тварин, а ендогенний для кишковопорожнинних, молюсків, глошкірих.

Вториннороті – група тварин (плечоногі, голкошкірі, хордові), у яких при ембріональному розвитку рот утворюється не з бластопору, а на протилежній стороні зародка.

Гамети – статеві, або репродуктивні, клітини з гаплоїдним набором хромосом – яйцеклітини та сперматозоїди. Гамети однакової величини називаються ізогамети, неоднакової – анізогаметами, великі – макрогаметами, дрібні – мікрогаметами. Гамети забезпечують передачу спадкової інформації від батьків нащадкам. В результаті злиття різностатевих гамет утворюється зигота з диплоїдним набором хромосом.

Гаметогенез – процес утворення та розвитку статевих клітин – гамет. Розмноження та диференціювання жіночих статевих клітин – *оогенез*, чоловічих – *сперматогенез*.

Гастропор – отвір, через який порожнина зародку на стадії гастрული з'єднується із зовнішнім середовищем.

Гастроцель – порожнина зародка на стадії гастрული – первинна травна порожнина.

Гастрола – фаза зародкового розвитку багатоклітинних тварин, наступна за бластулою, яка є двошаровим утворенням, зовнішній шар гастроли – ектодерма, внутрішній – ентодерма.

Гастроляція – складний процес розмноження, переміщення і диференціювання клітинного матеріалу зародка, що приводить до утворення зародкових листків - ектодерми, ентодерми і мезодерми і початку формування осьових зачатків органів.

Гетерогамія – тип статевого процесу, при якому зливаються гамети, що відрізняються за зовнішнім виглядом та розміром – оогамія.

Гетерогенез – зміна способів розмноження у організмів впродовж двох або більше поколінь.

Гетерогонія – чергування статевих та партеногенетичних поколінь. Характерна для безхребетних тварин.

Гіногенез – особлива форма статевого розмноження, під час якого після запліднення не відбувається злиття ядер статевих клітин, а в подальшому розвитку бере участь тільки ядро яйцеклітини, або запліднення не відбувається, а сперматозоїд лише активує яйцеклітину до подальшого розвитку. При гіногенезі виникає організм з гаплоїдним набором хромосом, що має лише материнські ознаки. Зустрічається дуже рідко, відомий для деяких круглоротих, червів, риб та амфібій.

Гоноцити (первинні статеві клітини) – ембріональна клітина, з якої згодом утворюються статеві клітини – сперматозоїди та яйцеклітини.

Деламінація – спосіб гастроляції шляхом розшарування єдиного пласта бластодерми на два шари клітин – зовнішній – ектодерму та внутрішній – ентодерму.

Дерматом – дорсо-латеральна ділянка сомита, що є зачатком сполучнотканинної основи шкіри.

Дорсальний – спинний, що відноситься до спинної сторони тіла тварини, звернений до неї.

Дроблення – ряд послідовних мітотичних ділень бластомерів без зростання дочірніх клітин. Дроблення закінчується утворенням бластули.

Ектодерма – зовнішній зародковий листок 3-шарового зародка. Ектодерма утворює нервову трубку, головний мозок, зубну емаль, епідерміс.

Ембріогенез – процес зародкового (ембріонального) розвитку організму.

Ембріон (зародок) – організм тварини у ранні періоди розвитку – від початку дроблення яйця до виходу з яйцевих оболонок або з материнського організму.

Ембріонізація – це виникнення в процесі еволюції здатності до проходження частини стадій розвитку під захистом материнського тіла або спеціальних оболонок.

Ентодерма – внутрішній зародковий листок 3-шарового зародка. У первинноротих ентодерма вистилає порожнину первинної кишки, з якої утворюється середня кишка та всі її додаткові залози. У вторинноротих утворює внутрішній шар кишкової трубки. У хребетних з ентодерми розвивається слизова оболонка всього кишечнику та пов'язані з ним залози (печінка, підшлункова залоза та інші), а у риб також плавальний міхур і внутрішні зябра, а у вищих хребетних – легені. Ентодерма та її похідні у хордових тварин здійснюють індукційний вплив на розвиток хордомезодерми і деяких похідних ектодерми.

Живородіння – спосіб відтворення потомства, при якому зародок розвивається у материнському організмі. Характерно для ссавців (крім єхидні та качкодзьоба), деяким плазунам (черепахи, ящірки, змії), амфібіям (жаби і саламандри) та акулоривим рибам.

Жовтковий мішок – позазародковий орган, який з'являється в еволюції вперше у риб; має ентодермальне походження, вкритий вісцеральною мезодермою та безпосередньо з'єднаний із кишковою трубкою зародка; у зародків із значною кількістю жовтка приймає участь у живленні.

Закон біогенетичний – онтогенез є коротке та швидке повторення філогенезу, у ході якого індивідуальний розвиток є джерелом нових напрямів еволюції, а вона відображається на онтогенезі. Закон сформулював Е. Геккель (1866 р.) на основі ідей Ч. Дарвіна та досліджень Ф. Мюллера, тому носить назву біогенетичного закону Геккеля-Мюллера.

Закони Бера – узагальнення закономірностей зародкової організації та ембріонального розвитку різних класів хребетних тварин: загальне утворюється у зародку раніше, ніж спеціальне; зародки різних класів спочатку подібні, а потім відхиляються у розвитку один від одного: «зародок подібної тваринної форми ніколи не буває схожий на іншу тваринну форму, а лише на її зародка».

Запліднення, сінгамія – злиття чоловічої (сперматозоїд) і жіночої (яйце) статевих клітин, у результаті якого утворюється зигота. Розрізняють зовнішнє та внутрішнє запліднення. Запліднення забезпечує об'єднання у нащадків спадкових задатків батьківських організмів.

Зигота – початкова стадія розвитку зародка; одноклітинний організм, що утворюється у результаті злиття гамет з диплоїдним набір хромосом.

Ізогамія – примітивна форма статевого процесу, при якому зливаються дві однакові морфологічно і за величиною гамет.

Імплантація – занурення заплідненого яйця (зародка) вищих ссавців у слизову оболонку матки; зазвичай відбувається на ранніх стадіях його розвитку (наприклад, у людини на сьому добу після запліднення).

Каріогамія – злиття пронуклеусів (ядер) двох клітин під час запліднення.

Кон'югація – різні форми статевого процесу у деяких водоростей, нижчих грибів та інфузорій. У бактерій кон'югація – це контакт між двома клітинами,

під час якого генетичний матеріал однієї переноситься до іншої. *Кон'югацією хромосом* називається їх попарне з'єднання в процесі мейозу; в цей період гомологічні хромосоми обмінюються гомологічними ділянками, тобто відбувається *кросинговер*.

Копуляція – з'єднання двох особин під час статевого акту; копуляцією також називають злиття двох гамет, що майже не відрізняються, у разі відмінності статевих клітин їх злиття називається *заплідненням*.

Макрогамета – жіноча статеві клітина або особина (у найпростіших), зазвичай нерухома та більша за чоловічу.

Макромери – великі бластомери, що утворюються під час нерівномірного дроблення яйця.

Мезенхима – зародкова сполучна тканина більшості багатоклітинних тварин. Виникає за рахунок клітин, які виселяються із різних зародкових листків: екто-, енто- і мезодерми. З мезенхіми утворюються власне сполучна тканина, кровоносні судини та їх ендотелій, клітини крові, м'язи, вісцеральний (внутрішній) скелет, пігментні клітини, нижній шар сполучнотканинної частини шкіри.

Мезодерма – середній зародковий листок, який утворюється шляхом виселення та диференціювання клітин ектодерми (хордові) і первинної смужки (ссавці та людина), розташованої у вигляді шару клітин між екто- та ентодермою.

Мейоз – процес розподілу дозріваючих статевих клітин (гамет), у результаті якого відбувається зменшення (редукція) числа хромосом.

Метаморфоз – процес перетворення ювенільних (личинки або німфи) фаз розвитку у дорослих тварин, що супроводжується анатомо-морфологічною та фізіологічною перебудовою організму.

Мікрогамета – чоловіча статеві клітина, більш дрібна, ніж макрогамета та зазвичай рухлива.

Мікромери – дрібні клітини на анімальному полюсі бластули, з яких утворюється зовнішній шар (ектодерма) двошарова стадії розвитку зародка багатоклітинних тварин.

Мікропіле – отвір в оболонці яйця ряду видів тварин (комах, павукоподібних, деяких молюсків, риб та інших), через яке в нього проникає сперматозоїд.

Міотом – дорсомедіальна частина соміта, що дає начало стовбурним міогенним клітинам, з яких розвивається скелетна м'язова тканина.

Моноспермія – проникнення та запліднення яйцеклітини однією чоловічою гаметою (сперматозоїдом, спермием). Це основний тип запліднення у більшості рослин і тварин.

Морула – багатоклітинний зародок, представлений щільним скупченням бластомерів без відокремленої порожнини.

Морфогенез - процес розвитку структур організму в онтогенезі та філогенезі.

Нейрула – зародок на стадії нейруляції.

Нейруляція – стадія розвитку зародка хордових тварин, наступна за гастрюляцією, на якій відбувається формування нервової трубки та осьових структур.

Неотенія – здатність організмів до розмноження на ранніх стадіях розвитку, наприклад, на личинкових стадіях. Характерна для аксолотля – личинки амбістоми, деяких членистоногих (павукоподібних і комах), червів та багатьох рослин (мохоподібних, папоротей та інших).

Нервова трубка – ембріональний зачаток тканин всієї нервової системи.

Нефротом – сегментована частина мезодерми, розташована між сомітами та спланхнотомом, з якої розвивається сечостатева система.

Онтогенез – індивідуальний розвиток організму від запліднення яйцеклітини, початку життя органу вегетативного розмноження, ділення материнської особини, до кінця життя особини.

Оогамія – тип статевого процесу, при якому у заплідненні беруть участь гамети, що відрізняються друг від друга за анатомо-морфологічними та фізіологічними ознаками. Зустрічається у багатьох рослин та багатоклітинних тварин.

Оогенез – утворення жіночих статевих клітин – яйцеклітин.

Органогенез – процес формування та розвитку органів протягом індивідуального життя – онтогенезу.

Осіменіння – процес зближення статевих клітин, який забезпечує їх зустріч, передусє заплідненню. Залежно від того, де відбувається виділяють зовнішнє та внутрішнє осіменіння.

Парістальний – пристінковий, розташований або прилягаючий до стінок якої-небудь порожнини тіла, наприклад, черевної порожнини.

Партеногенез (незаймане розмноження) – одна з форм статевого розмноження, коли жіночі статеві клітини розвиваються без запліднення. Партеногенез поширений серед комах (попелиці, бджоли), ракоподібних, коловерток, найпростіших, як виняток зустрічається навіть у рептилій (деякі ящірки). Розрізняють партеногенез природний і штучний, а також постійний, облігатний і циклічний. При партеногенезі народжується потомство, як правило, однієї статі – тільки самиці (*телітокія*) або тільки самці (*аррентокія*) народження потомства двох статей (*амфітокія*, *дейтеротокія*) зустрічається рідко (попелиці). Партеногенетичне розмноження на личинкової стадії розвитку (деякі мухи) називається *педогенезом*.

Педогенез (дитяче розмноження, личинкове розмноження) – форма партеногенезу, при якій незапліднені яйцеклітини, що дають початок новому поколінню, розвиваються ще в тілі личинок. Спостерігається у деяких безхребетних тварин (мух, морських ракоподібних).

Первиннороті – групи тришарових тварин (крім голкошкірих, плечоногих, хордових) у яких рот при ембріональному розвитку утворюється із бластопору, тобто первинного отвору, що з'єднує порожнину тіла із зовнішнім середовищем.

Перібласт – багатоядерна цитоплазматична структура, що розташовується між зародком та жовтком і дозволяє зародку використовувати поживні запаси.

Плазмогамія – злиття цитоплазми під час запліднення.

Плацента (послід, дитяче місце) – позазародковий орган ссавців, що складається з плодової частини – хоріальних ворсинок (хоріона ворсинчастого), які розростаються, та материнської частини – видозміненої слизової оболонки матки, це орган зв'язку зародка з тілом матері в період внутрішньоутробного розвитку у плацентарних ссавців, а також сальп, живородні акули.

Полігамія (поліандрія, полігінія) – запліднення жіночої особини багатьма чоловічими. Зустрічається у комах і птахів (деякі курячі, колібрі, кулики).

Поліспермія – проникнення в яйцеклітину при заплідненні кількох сперматозоїдів. Спостерігається у рослин та представників окремих груп тварин (молюсків, павуків, комах, голкошкірих, акулорих риб, птахів, деяких ссавців).

Поліембріонія – розвиток з однієї яйцеклітини 2-х або більше зародків. При цьому яйцеклітина, що дробиться, дає початок декільком морулам, які розвиваються у самостійні зародки. Всі вони однойцеві двійні, трійні однієї статі. Поліембріонія поширена серед наїзників, кишковопорожнинних, мохуваток, личинковохордових, зустрічається у кільчастих черв'яків та ссавців (у броненосців). У рослин поліембріонія відносять до вегетативного розмноження.

Превітелогенез (мале або цитоплазматичне зростання) – незначне пропорційне збільшення маси ядра та цитоплазми.

Пронуклеус – гаплоїдні ядра гамет у складі зиготі.

Полюс анімальний – частина яйця, що містить найбільшу кількість цитоплазми. На анімальному полюсі знаходиться клітинне ядро перед заплідненням.

Полюс вегетативний, поживний - область яйця, у якій розташований жовток (найбільш багата поживними речовинами область).

Регенерація – відновлення організмом втрачених або пошкоджених органів та тканин, а також відновлення цілого організму з його частин.

Регенерація клітин і тканин буває фізіологічна (природний процес оновлення) і репаративна (відновлення після ушкодження).

Редукційне (полярне) тілце – утворюється у процесі оогенезу в результаті першого та другого мейотичного поділу. Полярне тіло має гаплоїдний набір хромосом.

Ріст – збільшення маси індивіда, його органів (частин), що відбувається внаслідок збільшення числа та розмірів клітин і неклітинних утворень; у рослин нерідко триває все життя, у тварин зазвичай обмежений у часі та регулюється головним чином гормонами. Має добову, сезонну та іншу ритмічність; може відбуватися з неоднаковою швидкістю у різних органів та змінювати пропорції тіла особини; в цьому значенні ріст, як чисто кількісний процес, протиставляється розвитку.

Розвиток – незворотний, закономірно спрямований процес взаємопов'язаних кількісних та якісних змін особини з моменту народження до її смерті. Розрізняють розвиток зародковий, або ембріональний та постембріональний розвиток; прогресивний (з розвитком нових органів і систем) і регресивний (із зникненням окремих органів і їх систем, наприклад, з редукцією органів у паразитичних червів) розвиток; прямий та непрямий розвиток.

Розмноження – відтворення собі подібних, що забезпечує безперервність і спадкоємність життя з її видовою специфікою та загальною фізико-хімічною єдністю. Характерна та обов'язкова властивість усього живого. Розрізняють безстатеве, включаючи вегетативне та статеве розмноження. У деяких груп живого відбувається чергування статевого та безстатевого розмноження.

Розмноження безстатеве – виникнення двох і більше особин в результаті поділу або брунькування одноклітинних та інших нижчих організмів, а також внаслідок спороутворення та відокремлення групи соматичних клітин, здатних до подальшого самостійного існування.

Розмноження вегетативне – розвиток нової особини або частини колонії з частинки материнського організму. Розрізняють брунькування (гідра прісноводна) та фрагментацію, в ході якої з частини тіла регенерує самостійна особина (моськи зірки, черви). Множинне брунькування без відділення від батьківських особин (корали) призводить до утворення колоній. Вегетативне розмноження широко поширене у рослин та тварин (кишковопорожнинних, губок, плоских і деяких кільчастих червів). До вегетативного розмноження відносяться також штучні його форми – живцювання та прищеплювання.

Розмноження статеве – розвиток нової особини, як правило, з зиготи, що утворюється від злиття жіночих і чоловічих статевих клітин, тобто в результаті запліднення. Характерно для всіх еукаріот. До статевого розмноження відносять також партеногенез та його різновиди.

Сагітальний – розташований у передньо-задньому напрямку, що йде уздовж тіла; середина сагітальна площина – площина, що ділить тіло поздовжньо на рівні праву та ліву половини.

Серозна оболонка – оболонка, що вистилає поверхню внутрішніх порожнин тіла (очеревина, плевра).

Сингамія – злиття чоловічої та жіночої статевих клітин рослин і тварин, синонім запліднення.

Синкаріон – ядро дроблення або ядро зиготи, яке утворюється у результаті злиття чоловічого та жіночого пронуклеусів. Оболонки пронуклеусів у місцях їх контактів руйнуються, а їх вміст об'єднується під загальною ядерною оболонкою.

Соміти – ділянки (сегменти) дорсального відділу мезодерми, які з'являються у процесі диференціювання мезодермального пласта.

Сперматогенез (спермагенез) – утворення чоловічих статевих клітин (сперматозоїдів) у нижчих рослин в антеридіях, у вищих рослин – у пилковій трубці, у тварин у сім'яниках.

Сперматозоїд – зріла чоловіча статеві клітина, що містить гаплоїдний набір хромосом.

Спланхнотом – вентролатеральна частина мезодерми, що не піддається сегментації, але що розщеплюється на парієнтальний та вісцеральний листки, між якими формується вторинна порожнина тіла, – цілому.

Телобласти – зародкові клітини на основі яких формується мезодерма, що розташовані між ектодермою та ентодермою двошарового зародка – гастрული.

Тотипотентність – властивість клітин реалізовувати генетичну інформацію ядра, що забезпечує їх диференціювання, а також розвиток до цілісного організму.

Філембріогенез – еволюційні перетворення організмів у результаті змін ходу розвитку і структур ранніх (зародкових, ембріональних) стадій онтогенезу їхніх предків, що призводять до появи нових стійких ознак у дорослих організмів.

Філогенез – історичний розвиток організмів, еволюція органічного світу, різних систематичних груп, окремих органів та їх систем.

Фолікул – структурний компонент яєчника, що складається з яйцеклітини, що оточена шаром епітеліальних клітин і двома шарами сполучної тканини.

Хоріон (сероза) – зовнішня зародкова оболонка, прилегла до шкаралупи або материнських тканин, виникаюча, як і амніон, з ектодерми і соматоплеври. Хоріон служить для обміну між зародком і навколишнім середовищем. У яйцєродних видів основна його функція – газообмін; у ссавців він виконує набагато обширнішу функцію, беручи участь крім дихання у живленні, виділенні, фільтрації й синтезі речовин, наприклад гормонів.

Цілом (вторинна порожнина тіла) – порожнина між стінками тіла та внутрішніми органами, що має на відміну від первинної порожнини тіла (бластоцелі), власні стінки. У вторинноротих тварин цілом розвивається з мезодерми шляхом утворення порожнистих кишеньоподібних виступів (целомічних мішків), а у первинноротих – із парних мезодермальних смужок, що лежать між екто- та ентодермою.

Ювенільний – статевонезрілі; по відношенню до віку або фазам розвитку тварин – личинковий та німфальний.

Яйцеживородіння – спосіб відтворення тваринами потомства, при якому зародок повністю розвивається в яйці, що знаходиться у тілі матері, але звільняється від яйцевих оболонок у момент відкладання яєць (характерний для скорпіонів, кліщів, живородної ящірки, звичайної гадюки, та інших).

Яйцеклітина – зазвичай нерухома жіноча статеві клітина, яка утворюється у результаті оогенезу, що містить ядро з гаплоїдним набором хромосом; у більшості видів тварин у цитоплазмі містяться жовточні включення.

Яйцеродіння – спосіб відтворення тваринами потомства, при якому зародок розвивається в яйці поза організмом матері (під її наглядом або без нього). Характерно для більшості безхребетних, амфібій, плазунів, птахів, однопрохідних ссавців.

Яйце – яйцеклітина з оточуючими її оболонками, у тому числі вторинними, що утворюються за рахунок оточуючих яйцеклітину фолікулярних клітин яєчника (у комах називається хоріоном) і третинними, що утворюються зі спеціальних органів виділення самиці (драглеподібна оболонка яйця у черевоногих молюсків, муцинова – у ссавців, білкова та шкарлупова – у птахів, акул, плоских червів).

Рекомендована література

Основна:

1. Джелдубаева Э.Р. Биология индивидуального развития. Курс лекций [Электронный ресурс] / Э.Р. Джелдубаева. – Симферополь, 2008. – 210 с. – Режим доступа: <http://www.twirpx.com/file/654199/>
2. Маслова Г.Т. Краткий атлас по биологии индивидуального развития: учеб. пособие [Электронный ресурс] / Г.Т. Маслова, А.В. Сидоров. – Минск: БГУ, 2008. – 108 с. – Режим доступа: <http://www.twirpx.com/file/392397/>
3. Новак В.П. Цитологія, гістологія, ембріологія: навч. посібник [Електронний ресурс] / В.П. Новак, А.П. Мельниченко. – Біла Церква, 2005. – 256 с. – Режим доступу: http://www.biosafety-center.com/viddil-naukovo-metodichnij/KNIGI/Anatomija_gistologija/gistologia.pdf
4. Пикалюк В.С. Філо-, онтогенез органів і систем людини [Електронний ресурс] / В.С. Пикалюк, А.Ю. Османов. – Сімферополь, 2011. – 312 с. – Режим доступу: <http://anatomyusmu.at.ua/Monografii/filo-ontogenez.pdf>
5. Шуст І.В. Гістологія з основами ембріології: навчальний посібник / І.В. Шуст. – Тернопіль: Навчальна книга – Богдан, 2004. – 272 с.

Додаткова:

1. Гистология, цитология и эмбриология. Атлас: учебное пособие [Электронный ресурс] / В.Л. Быков, С.И. Юшканцева. – 2013. – 296 с. – Режим доступа: http://vmede.org/sait/?page=2&id=Gistologiya_atlas_bikov_ushk_2013&menu=Gistologiya_atlas_bikov_ushk_2013
2. Гистология, цитология и эмбриология: атлас: [учеб. пособие] [Электронный ресурс] / В.В. Гемонов, Э.Н. Лаврова; под ред. С.Л. Кузнецова. – 2013. – 168 с. – Режим доступа: http://vmede.org/sait/?page=1&id=Gistologiya_atlas_kuznetsov_gemonov_2013&menu=Gistologiya_atlas_kuznetsov_gemonov_2013
3. Голиченков В.А. Практикум по эмбриологии: Учеб. для студ. университетов / В.А. Голиченков, Е.А. Иванов, Н.Н. Лучинская и др. – М.: Издательский центр «Академия», 2004. – 208 с.
4. Дондуа А.К. Биология развития Учебник. В 2 т. Т. 1: Начала сравнительной эмбриологии/ А.К. Дондуа. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2005. – 295 с.
5. Дондуа А.К. Биология развития Учебник. В 2 т. Т. 1: Начала сравнительной эмбриологии/ А.К. Дондуа. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2005. – 239 с.
6. Черпунова Л.В. Биология индивидуального развития. Учебно-метод. пособие к практическим занятиям для студентов 3 курса по спец. «Биология» / Л.В. Черпунова. – Молд. гос. ун-т. Биолого-почвенный фак-т. Кафедра биологии человека и животных. – Кишинэу: СЕР USM, 2009. – 99 с.

Інформаційні ресурси:

1. <http://www.nbuv.gov.ua/> – Національна бібліотека України ім. В.І. Вернадського
2. https://syllabus.med.unc.edu/courseware/embryo_images/ – Embryo images online
3. <http://meduniver.com/> – Meduniver
4. <http://www.bigpi.biysk.ru/encicl/articles/03/1000308/1000308F.htm> – Ембріологія
5. <http://www.distedu.ru/edu10/map.php> – Биология индивидуального развития

НАВЧАЛЬНЕ ВИДАННЯ
(українською мовою)

Лебедєва Наталія Іванівна

Біологія індивідуального розвитку
Лабораторний практикум
для студентів освітньо-кваліфікаційного рівня «бакалавр»
напряму підготовки «Біологія»

Рецензент *В.Ю. Задорожня*

Відповідальний за випуск *В.І. Домніч*

Коректор *Н.І. Лебедєва*