МІНІСТЕРСТВО ОХОРОНИ ЗДОРОВ'Я УКРАЇНИ
ЗАПОРІЗЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ МЕДИЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
КАФЕДРА ГІСТОЛОГІЇ, ЦИТОЛОГІЇ ТА ЕМБРІОЛОГІЇ

ЗАГАЛЬНА ГІСТОЛОГІЯ З КУРСОМ ЕМБРІОЛОГІЇ

НАВЧАЛЬНО-МЕТОДИЧНИЙ ПОСІБНИК

для практичних занять студентів 1 курсу медичних факультетів

І частина

Запоріжжя
2017

УДК 616.018(075.8)
З-14

Затверджено на засіданні Центральної методичної Ради ЗДМУ
(протокол № ___ від «_____» _____ 2017 р.)
та рекомендовано для використання в освітньому процесі

Автори:

С. С. Ключко, В. М. Євтушенко, О. В. Федосєєва, Є. Г. Алієва
М. Л. Таврог, А. І. Хитрик

Рецензенти:

М. А. Волошин - д.мед.н., проф., зав. кафедрою анатомії людини Запорізького державного медичного університету.

О. Г. Кущ - д.біол.н., проф., зав. кафедрою нормальної фізіології Запорізького державного медичного університету.

За редакцією *Сирцова В. К.*, д.мед.н., проф., зав. кафедрою гістології, цитології та ембріології Запорізького державного медичного університету.

З-14 **Загальна гістологія з курсом ембріології** : навчально-методичний посібник для практичних занять студентів 1 курсу медичних факультетів (частина І) / С. С. Ключко, В. М. Євтушенко, О. В. Федосєєва [та ін.]. – Запоріжжя : [ЗДМУ], 2017. – 54 с., іл.

Даний посібник призначений для активізації самостійної роботи студентів під час практичних занять та в позааудиторний час. Посібник складений у відповідності з типовою програмою по навчальній дисципліні «Гістологія, цитологія та ембріологія» (Київ, 2016) для студентів вищих медичних навчальних закладів III–IV рівнів акредитації кваліфікації освітньої «Магістр медицини», кваліфікації професійної «Лікар» галузі знань 22 «Охорона здоров'я» спеціальності 222 «Медицина». Посібник ілюстрований багатьма малюнками та схемами.

УДК 616.018(075.8)

© Колектив авторів, 2017
©ЗДМУ, 2017

Передмова

У посібник включені теми з цитології та ембріології. Структура змісту кожної теми відповідає основному завданню – активізувати самостійну пізнавальну діяльність студентів та включає в себе мету і план вивчення теми, питання для контролю. Далі надаються теоретичний матеріал, характеристика мікропрепаратів, які вивчаються по даній темі з відповідним поясненням та з кольоровими ілюстраціями. В кінці теми приводяться завдання для самостійної роботи, які повинні бути використані студентами для самоконтролю отриманих знань, та список додаткової літератури. Ілюстрації призначені для полегшення сприйняття студентами питань структурної організації об'єктів, що вивчаються. Матеріал, приведений в даному посібнику, орієнтований на ефективне засвоєння особливостей гістологічної будови тканин та органів.

Видання призначене для студентів медичних університетів, інститутів, академій, інтернів, а також для викладачів морфологічних дисциплін.

Ми сподіваємось, що даний посібник допоможе студентам більш ефективно організувати самостійну роботу при вивченні курсу гістології, цитології та ембріології.

Доктор медичних наук, професор кафедри гістології, цитології та ембріології Запорізького державного медичного університету
В.М. Євтушенко

Кандидат медичних наук, асистент кафедри гістології, цитології та ембріології Запорізького державного медичного університету
С.С. Ключко

Зміст

1. Вступ до курсу гістології, цитології та ембріології. Методи мікроскопії. Гістологічна техніка. 5
2. Цитологія. Загальна організація клітини. Плазмолема. Цитоплазма. Метаболізм клітини. 8
3. Цитологія. Ядро. Життєвий цикл клітини. Репродукція клітин 26
4. Загальна ембріологія. Джерела розвитку тканин 35

ТЕМА 1: ВСТУП ДО КУРСУ ГІСТОЛОГІЇ, ЦИТОЛОГІЇ ТА ЕМБРІОЛОГІЇ. МЕТОДИ МІКРОСКОПІЇ. ГІСТОЛОГІЧНА ТЕХНІКА

Основним методом дослідження у гістології, цитології та ембріології є **мікроскопічний метод**, а основним об'єктом – **гістологічний препарат**, на вивченні якого базується вся гістологічна наука.

Процес виготовлення гістологічного препарату включає такі етапи:

- **Взяття гістологічного матеріалу.** Береться із органів та тканин, отриманих при біопсії, операції, із секційного або експериментального матеріалу.

При цьому повинні дотримуватися наступні **вимоги**:

1. забір матеріалу повинно проводитися якомога раніше після смерті чи забою експериментальної тварини, поки ще в тканинах не почався аутоліз – самоперетравлення клітин внаслідок дії гідролітичних ферментів лізосом;
2. товщина шматочків не повинна перевищувати 5 мм;
3. забір матеріалу потрібно проводити гострим ріжучим інструментом (бритва, секційний ніж, скальпель);
4. обов'язкове проведення маркування кусочків.

- **Фіксація.**

Мета фіксації – збереження прижиттєвої морфології клітини, попередження посмертних змін (аутоліза). Як правило, фіксація проводиться при кімнатній температурі. Кращою вважається та фіксуюча рідина, яка якомога менше призводить до деформації тканинних структур, швидше і глибше діє на тканину. Об'єм фіксуючого розчину повинен перевищувати об'єм шматочків тканини або органу, що фіксуються у ньому, у 20–30 разів. Використовуються як **прості** фіксуючі розчини (формалін, спирт, ацетон, різні кислоти і солі), так і **складні** (ценкер-формол, рідини Карнуа, Буена і спирт з формаліном).

- **Ущільнення матеріалу.** Мета – надання матеріалу такої щільності, яка дозволить отримати тонкі зрізи необхідної товщини. Цього досягають або заморожуванням зразка в кріостаті з наступним різанням на кріотомі, або насичення ущільнюючими речовинами (парафін, епоксидні смоли).

Основні етапи парафінової проводки:

- Промивка матеріалу проточною водою для видалення фіксатора

- Зневоднення в батареї спиртів висхідної концентрації
- Видалення спирту та підготовка матеріалу до насичення парафіном за допомогою обробки розчинниками формаліну (ксилол, хлороформ)
- Заливка в розплавлений парафін (при t 56^0)
- Охолодження парафіну та формування блоків

- **Приготування гістологічних зрізів –** за допомогою мікротомів (для світлової мікроскопії) та ультрамікротомів (для електронної мікроскопії). Отримані зрізи укладають на предметні скельця (для світлової мікроскопії) або монтують на спеціальні сіточки (для електронної мікроскопії).

- **Забарвлення гістологічних зрізів.** Для цього використовують барвники – речовини з високою спорідненістю до різних компонентів тканини і з певними світлооптичними властивостями. Здатність тканинних компонентів по-різному забарвлюватися залежить від **кислотно-лужних властивостей** речовин, які входять до складу тканини. Перед забарвленням зрізи депарафінують послідовно у ксилолі, спиртах та розміщують у воді. Методи забарвлення: загальногістологічні, спеціальні, в т.ч. імпрегнація (розчинами солей важких або дорогоцінних металів), гістохімічні, в т.ч. імуногістохімічні.

Види загальногістологічних барвників:

- **Основні -** зв'язуються з кислотними сполуками гістологічних структур (ДНК, РНК), забарвлюючи їх у фіолетовий колір. Представники: **гематоксилін, кармін, сафранін, толуїдиновий синій, тіонін, метиленовий синій, азур II.**

<u>Базофілія</u> – здатність забарвлюватися основними (лужними) барвниками. **Базофільними** в клітині є ядро (високий вміст РНК, ДНК), іноді цитоплазма (при високому вмісті в ній рибосом та грЕПС), базофільно може забарвлюватися матрикс деяких тканин (хрящової).

<u>Метахромазія</u> – зміна коліра деяких основних барвників при їх зв'язуванні зі структурами з високим вмістом сульфатованих глікозаміногліканів (гранули базофільних лейкоцитів, мастоцитів, матрикс гіалінового хряща).

- **Кислі** - зв'язуються із структурами, які несуть позитивний заряд (білками). Представники: **еозин, оранж G, еритрозин, фуксин кислий, пікринова кислота**.

Оксифілія – здатність забарвлюватися кислими барвниками. **Оксифільними** в клітині є цитоплазма (через високий вміст мітохондрій, гранул з білковим секретом, білків, наприклад, міофібрил), вона властива еритроцитам (високий вміст білка гемоглобіна), міжклітинному матриксу сполучної тканини (високий вміст білка колагена).

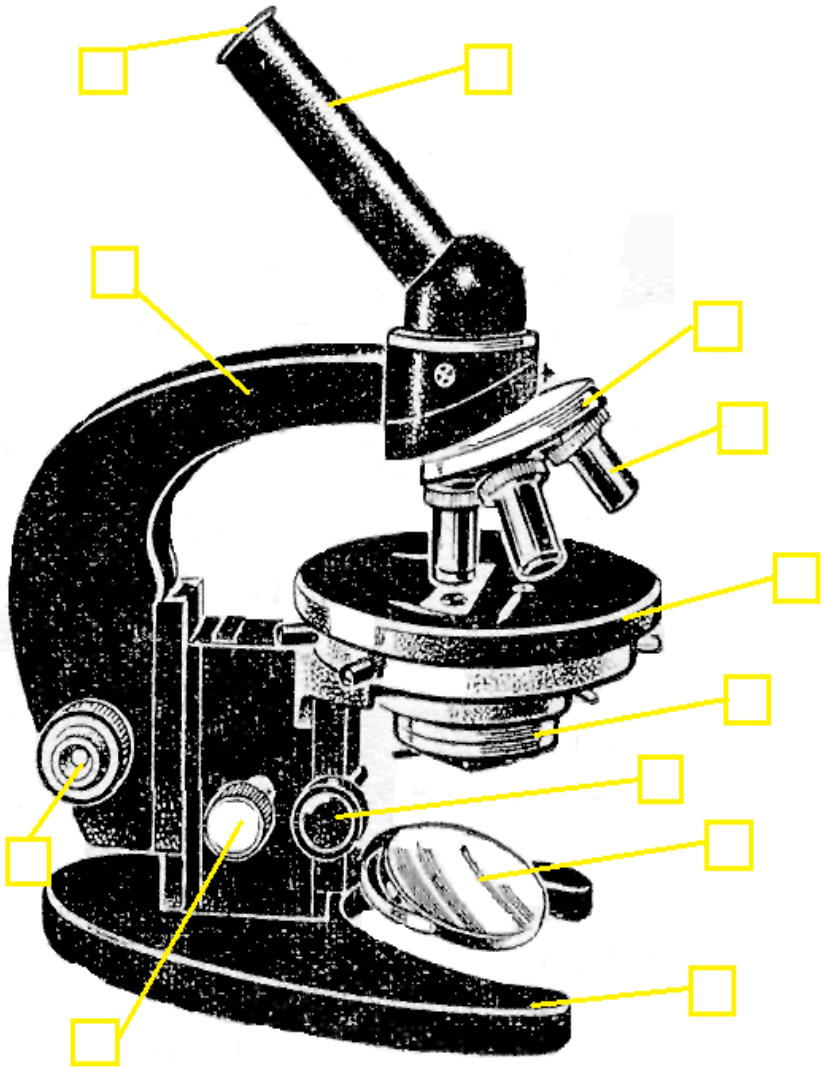
- **Нейтрофілія –** златність гістологічних структур забарвлюватися як кислими, так і основними барвниками (нейтрофіли – різновид гранулярних лейкоцитів).

- **Заключення зрізів в прозоре середовище** (канадський, кедровий, піхтовий бальзам, полістирол).

МЕТОДИ МІКРОСКОПІЇ

1. Оптична (світлова, темнопольна, поляризаційна, фазовоконтрастна, флуоресцентна)
2. Електронна (трансмісійна, скануюча)

Будова світлового мікроскопу



Позначте складові частини на малюнку:

1. Окуляр
2. Об’єктив
3. Тубус
4. Предметний столик
5. Макрогвинт
6. Микрогвинт
7. Дзеркальце
8. Тубусотримач
9. Конденсор
10. Гвинт підйому конденсора
11. Револьвер
12. Основа мікроскопу

РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Гістологія людини. : підручник / під ред. Луцика О.Д., Іванової А.Й., Кабак К.С., Чайковського Ю.Б. – Київ: Книга Плюс, 2013. – С. 5 – 20.
2. Кузнецов С. Л. Гистология, цитология и эмбриология : учеб. для мед. вузов / С. Л. Кузнецов, Н. Н. Мушкамбаров. – М. : МИА, 2007. – С. 20-30.
3. Быков В. Л. Цитология и общая гистология. Функциональная морфология клеток и тканей человека. : учеб. пособие / В. Л. Быков. - СПб. : СОТИС, 1998. – С.12-30.
4. Гистология : учебник / под ред. Э. Г. Улумбекова, Ю. А. Челышева. – 2-е изд., перераб. и доп. – М. : Гэотар-Мед, 2001. – С. 5-13.

ТЕМА 2: ЦИТОЛОГІЯ. ЗАГАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ КЛІТИНИ. ПЛАЗМОЛЕМА. ЦИТОПЛАЗМА. МЕТАБОЛІЗМ КЛІТИНИ

1.МЕТА ЗАНЯТТЯ І ПЛАН ВИВЧЕННЯ ТЕМИ.

Заняття містить елементи повторення матеріалу, вивченого раніше в курсі загальної і медичної біології і генетики. Основною є орієнтація наявних знань на вивчення особливостей клітин організму людини. Після самостійного вивчення теоретичного матеріалу і роботи на практичному занятті студент повинен знати:

1. Загальний план будови клітини, класифікація її структур. Зв'язок форми і структури клітини з функціями.
2. Фізико-хімічна характеристика цитоплазми. Будова елементарної клітинної мембрани, її компонентів.
3. Органели загального та спеціального значення, їх роль в життєдіяльності клітини.
4. Види включень і їх роль в життєдіяльності клітини.
5. Форми руху клітини. Реактивні властивості клітини.

2. ПИТАННЯ ДЛЯ КОНТРОЛЮ.

1. Дайте визначення поняттю “клітина”.
2. Перерахуйте основні функціональні властивості живої клітини.
3. Назвіть основні складові частини клітини.
4. Перерахуйте основні форми клітин у людини.

5. Дайте структурну характеристику клітинних мембран згідно з рідинно-мозаїчною моделлю будови мембрани.

6. Назвіть основні функції цитолеми.

7. Перерахуйте види клітинних контактів, дайте їх коротку характеристику.

8. Назвіть складові частини цитоплазми. Розшифруйте поняття про морфоплазму і гіалоплазму.

9. Вкажіть основні хімічні компоненти матриксу цитоплазми.

10. Дайте визначення поняттю “органела”.

11. Назвіть групи органел.

12. Перерахуйте мембранні органели.

13. Назвіть немембранні органели.

14. Вкажіть види ендоплазматичної сітки, їх будову і функціональне значення.

Лізосома міокардіоцита, яка має матрикс набагато щільніший ніж матрикс мітохондрій.

15. Охарактеризуйте будову і функції комплексу Гольджі.

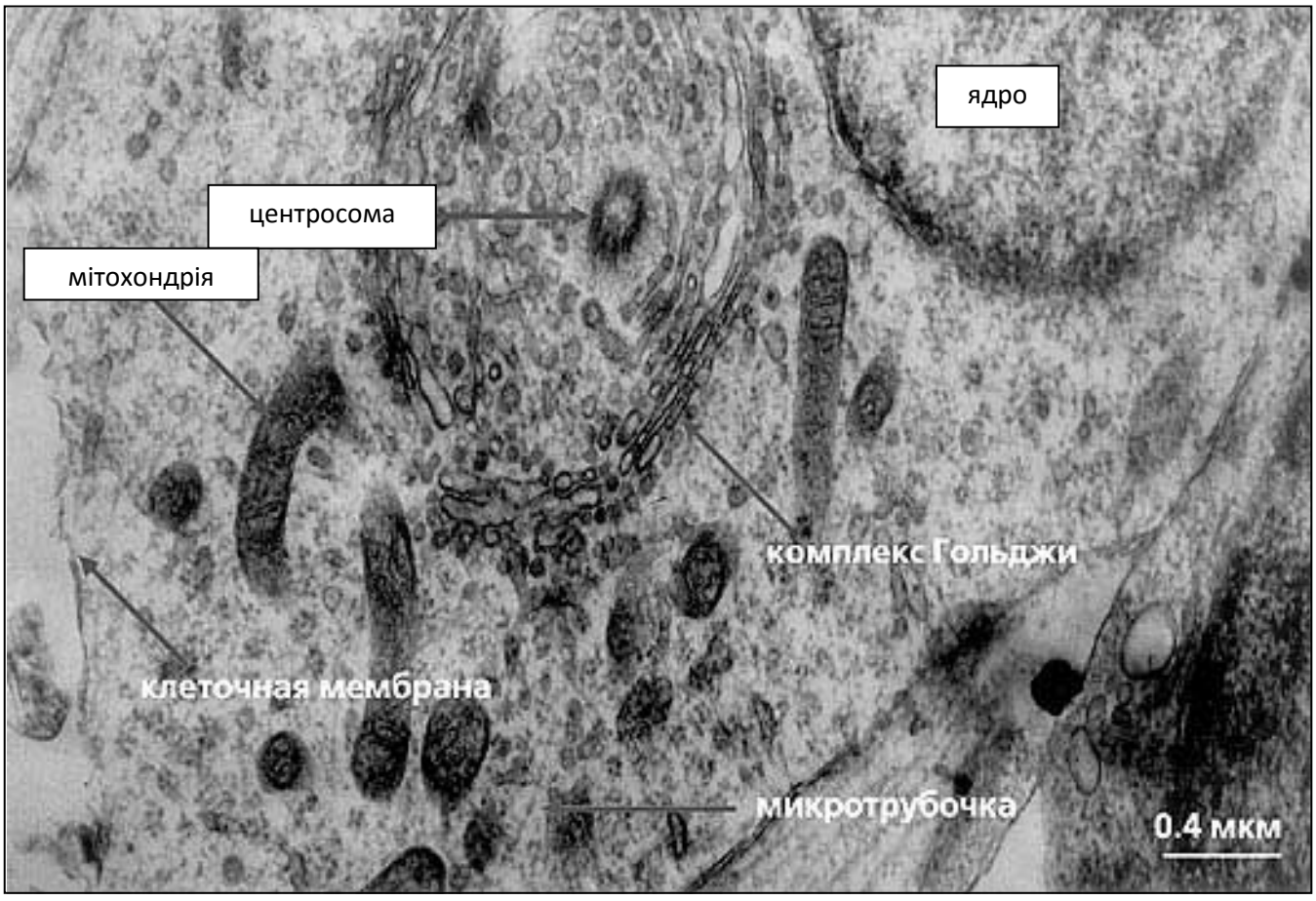
16. Назвіть компоненти лізосом і пероксисом, їх функціональне значення.

17. Перерахуйте структурні компоненти і функції мітохондрій.

18. Опишіть структуру рибосоми.

19. Опишіть будову центріолей.

20. Опишіть структури цитоскелету і вкажіть їх значення. Цитоскелет – сукупність фібрилярних компонентів цитоплазми клітини (мікротрубочки та пучки білкових волокон)



21. Назвіть органели спеціального значення.
26. Перерахуйте неклітинні структури тканин, вкажіть особливості їх будови і походження.
27. Які структури клітини забезпечують надходження речовин в клітину?
28. Дайте визначення поняттям “фагоцитоз” і “піноцитоз”.
29. Які структури забезпечують розщеплення і синтез речовин в клітині?
30. Які структури клітини забезпечують виведення речовин з клітини?
31. Що таке включення і яке їх значення?
32. Класифікація включень.
33. Перерахуйте види руху клітин.
34. Вкажіть функціональну роль цитоскелету.

Функціональна морфологія клітини

Клітина – елементарна структурна, функціональна і генетична одиниця у складі всіх рослиних та тваринних організмів.

Компоненти клітини: ядро, цитоплазма.

Компоненти цитоплазми: відділена від зовнішнього (для даної клітини) середовища **плазмолемою,** складається з **органел** та **включень**, які містяться в **гіалоплазмі.**

Органели – постійно присутні структури цитоплазми, спеціалізовані на виконання певних функцій в клітині:

- **загального призначення** – присутні у всіх клітинах, необхідні для забезпечення їх життєдіяльності (мітохондрії, рибосоми, ЕПС, комплекс Гольджі, лізосоми, пероксисоми, клітинний центр, компоненти цитоскелету).
- **спеціальні** – присутні лише в деяких клітинах, забезпечують виконання їми спеціалізованих функцій (війки, джгутики, мікроворсинки, міофібрили, акросома).

Багато органел містить елементарну біологічну мембрану, тому вони діляться на:
- **мембранні** (мітохондрії, ЕПС, комплекс Гольджі, лізосоми, пероксисоми).
- **немембранні** (рибосоми, клітинний центр, компоненти цитоскелету, війки, джгутики, мікроворсинки).

Функціональні апарати клітин – комплекси органел, які під контролем ядра забезпечують виконання найважливіших функцій клітини: 1)

синтетичний; 2) **енергетичний**; 3) **апарат внутрішньоклітинного перетравлення (ендосомально-лізосомальний)**; 4) **цитоскелет.**

Включення – тимчасові компоненти цитоплазми, утворені в результаті накопичення продуктів метаболізму клітин. Розрізняють **трофічні** (ліпідні, гранули глікогена), **секреторні**, **екскреторні** (містять шкідливі продукти метаболізму, що підлягають виведенню із клітини), **пігментні** (ендогенні – гемоглобін, гемосидерін, меланін, міоглобін, ліпофусцин; екзогенні).

Окрім органел та включень, цитоплазма містить велику кількість різноманітних **транспортних пухирців**, забезпечуючих переніс речовин між різними компонентами клітини та частковий процесінг речовин завдяки ферментам їх мембран.

Гіалоплазма (цитозоль, цитоматрикс) – внутрішнє середовище клітини, є складною прозорою колоїдною системою, в якій знаходяться органели та включення, містить білки, полісахариди, нуклеїнові кислоти, іони.

Плазмолема – є напівпроникливим селективним бар'єром, який, з одного боку, відокремлює цитоплазму від оточуючого клітину середовища, з іншого, забезпечує її зв'язок з цим середовищем.

Функції:

- розпізнавання даною клітиною інших клітин та прикріплення до них;
- розпізнавання даною клітиною міжклітинного матриксу та прикріплення до його елементів (волокон, базальної мембрани);
- транспорт речовин в цитоплазму та з неї (шляхом ряду механізмів);
- взаємодія із сигнальними молекулами (гормонами, медіаторами, цитокінами) завдяки наявності на її поверхні специфічних рецепторів до них;
- рух клітини (утворення псевдоподій) завдяки зв'язку зі скоротливими елементами цитоскелета.

Будова. В плазмолемі розрізняють три компоненти: надмембранний шар (глікокалікс), елементарну біологічну мембрану, підмембранний шар (кортикальний).

- **біологічна мембрана –** ліпідний бішар, в який занурені та з яким пов'язані молекули білків (рідинно-мозаїчна модель).

Ліпідний бішар складається з полярних гідрофільних заряджених «голівок» (повернені назовні бішара) та гідрофобних «хвостиків», які не несуть заряд (повернені усередину). При електронній мікроскопії **зовнішня**

та **внутрішня щільні пластинки** відповідають розташуванню гідрофільних голівок, **проміжна світла пластинка** – гідрофобних хвостів.

Мембранні білки діляться на **інтегральні** (повністю або частково занурені в ліпідний шар) та **периферичні (**лежать на його поверхні)**.** Забезпечують специфічні властивості мембрани та відіграють різну біологічну роль (переносники, рецептори, ферменти, структурні молекули).

- **глікокалікс –** олігосахариди, які виступають за межі зовнішньої поверхні плазмолеми. Зв'язані з мембранними білками (**глікопротеїни)** та ліпідами **(гліколіпіди).** Вуглеводні ділянки глікопротеїнів та гліколіпідів придають поверхні клітини негативний заряд. Ці вуглеводні ділянки є рецепторами, які забезпечують розпізнавання клітиною сусідніх клітин та міжклітинного матриксу, адгезивну взаємодію з ними.

- **Підмембранний кортикальний шар –** спеціалізована периферична частина цитоплазми, яка містить елементи цитоскелету: актинові мікрофіламенти, проміжні філаменти і мікротрубочки, що забезпечують локомоторну функцію, переміщення білків плазмолеми, процеси екзоцитозу.

Мембранний транспорт

- **пасивний** (не потребує витрат енергії)

- **проста дифузія** (переніс молекул за їх градієнтом концентрації – O_2, H_2O, CO_2)

- **полегшена дифузія** (за допомогою іонних каналів чи білків-переносників, які утворені трансмембранними білками)

- **активний** (енергозалежний) - за допомогою білків-переносників проти градієнта концентрації.

- **натрієво-калієвий насос** (за допомогою білка-переносника Na^+-K^+ - АТФази іони Na^+ виводяться з цитоплазми, а іони K^+ закачуються до неї). Забезпечує підтримання сталості об'єму клітини (шляхом регуляції осмотичного тиску), мембранного потенціалу.

- активний транспорт **глюкози** до клітини.

- **полегшений транспорт іонів**

- за допомогою іонних каналів, які забезпечують вибірковий переніс певних іонів. Відкриваються на деякий час у відповідь на зміну мембранного потенціалу, механічну дію, приєднання ліганда – сигнальної молекули або іона.

- **ендоцитоз -** транспорт до клітини макромолекул. Макромолекула із позаклітинного простору захвачується в області інвагінації плазмолеми, края якої змикаються і утворюється **ендосома (ендоцитозний пухирець),** оточена мембраною. Вміст ендосоми підлягає внутрішньоклітинній переробці – **процесінгу.**

- **піноцитоз –** захват та поглинання клітиною рідини або розчинних речовин
  - ✓ **макропіноцитоз** (діаметр піносоми 0,2–0,3 мкм)
  - ✓ **мікропіноцитоз** (діаметр піносоми 70–100 нм)
- **фагоцитоз -** захват та поглинання клітиною щільних твердих частинок.
- **ендоцитоз, опосередкований рецепторами –** ефективність ендоцитозу збільшується, якщо він зумовлений взаємодією мембранного **рецептора** з молекулами, які знаходяться на поверхні об'єкту, що підлягає ендоцитозу – **лігандами**. В подальшому в ендосомі рецептор відокремлюється від ліганда і повертається до плазмолеми, де знову може бути використаний. Приклад: фагоцитоз лейкоцитом бактерії (якщо поверхня бактерії вкривається **опсонінами** – антитілами, які виступають в якості лігандів, а на поверхні лейкоцита є **рецептори до імуноглобулінів,** швидкість фагоцитозу в рази збільшується)
- **облямована ямка –** в області ендоцитозних ямок накопичуються рецептори зі зв'язаними лігандами, а з боку цитоплазми в цій області утворюється оболонка з білка **клатрина** – утворюється **ендоцитозний пухирець, укритий клатрином**. В такій ямці та утвореного з неї пухирця рецепторні білки мембрани витісняють всі інші. Таким чином, це пристосування для накопичення та сортування молекул. Процес ендоцитозу стає економнішим: для поглинання більшої кількості молекул ліганда потребується значно менше пухирців. Вміст такого пухирця піддається процесингу лише після того, як він втратить клатринову оболонку.

- **Екзоцитоз –** процес, при якому екзоцитозні пухирці зливаються з плазмолемою своєю мембраною, яка вбудовується в плазмолему. При цьому вміст пухирців вивільнюється у позаклітинний простір.
- **Трансцитоз –** на одній поверхні клітини формується ендоцитозний пухирець, який переноситься на протилежну поверхню клітини і стає екзоцитозним пухирцем. Характерний для ендотеліоцитів капілярів.

В нормі дотримується **баланс процесів екзоцитоза і ендоцитоза**. Ендоцитоз внаслідок постійної відшнуровки пухирців з поверхні плазмолеми повинен призводити до зменшення її площі при одночасному збільшенні об'єму клітини. При екзоцитозі, навпаки, постійно збільшується площа плазмолеми за рахунок вбудованих в неї мембрани екзоцитозних пухирців. В дійсності ці процеси врівноважені та компенсують втрату мембрани і об'єму клітини. Це явище отримало назву **«мембранний конвейєр».**

Мембранні рецептори – представлені на поверхні плазмолеми переважно глікопротеїнами, мають властивість високоспецифічно зв'язуватися зі своїм лігандом.

Функції:

1. Регулюють проникливість плазмолеми, змінюючи конформацію білків та іонних каналів
2. Регулюють надходження деяких молекул до клітини
3. Діють як датчик, перетворюючи позаклітинні сигнали на внутрішньоклітинні
4. зв'язують молекули позаклітинного матрикса з цитоскелетом (**інтегріни). Інтегріни (**клітинні адгезійні молекули) – трансмембранні білки, які є рецепторами для позаклітинних фібрилярних макромолекул **фібронектина та ламініна,** які зв'язуються з клітинами та молекулами позаклітинного матрикса (колаген, гепарин, фібрин). Внутрішньоклітинна частина інтегріна через ряд білків (**талін, вінкулін, α-актінін**) зв'язана з цитоскелетом.

Синтетичний апарат клітини

1. Рибосоми – дрібні щільні немембранні органели, які забезпечують синтез білка шляхом з'єднання амінокислот у поліпептидні ланцюжки. Інформація про синтез приноситься на рибосоми у вигляді **іРНК**, яка утворюється в ядрі в ході **транскрипції** – зчитування інформації з молекули ДНК. Інформація, що міститься на іРНК, кодує послідовність амінокислот білка відповідною послідовністю нуклеотидів (**кодон**). Кожному кодону іРНК відповідає певний антикодон тРНК, яка переносить до місця синтезу амінокислоти. Цей процес має назву **трансляція**. Таким чином, рибосоми переводять (транслюють) генетичну інформацію в реальну послідовність амінокислот в ході синтезу білка.

Будова. Складаються з **великої** та **малої субодиниць,** утвореними **рибосомальною РНК (рРНК)** та особливими білками. рРНК утворюється в ядерці, білки синтезуються в цитоплазмі, після чого транспортуються в ядро, де з'єднуються з рРНК.

Можуть зустрічатися в цитоплазмі поодинці (функціонально неактивні), або формувати скупчення – **полірибосому,** в якій рибосоми з'єднані ниткою іРНК.

Білки, які після синтезу залишаються в гіалоплазмі для потреб самої клітини, синтезуються на **вільних полірибосомах**. Полірибосоми, які своїми великими субодиницями прикріплені до мембрани ЕПС, синтезують білки, які накопичуються в цистернах ЕПС і в подальшому секретуються клітиною, запасаються усередині гранул (лізосомальні ферменти), або вбудовуються в плазмолему (інтегральні мембранні білки).

Таким чином, переважання в цитоплазмі вільних полірибосом характерне для молодих, функціонально незрілих клітин, а наявність

великої кількості цистерн ЕПС свідчить про високу синтетичну активність клітини, а значить, про її функціональну зрілість.

Присутність великої кількості рибосом в цитоплазмі клітини обумовлює на світлооптичному рівні її базофілію.

2. **Ендоплазматична сітка (ЕПС) –** система пластинок, цистерн, мішечків, трубочок, утворюючих в цитоплазмі безперервну тривимірну сітку.

- **Гранулярна ЕПС (грЕПС)** має на своїй поверхні полірибосоми (завдяки наявністю рецепторів до них – рибофоринів), забезпечує біосинтез всіх мембранних та призначених на «експорт» білків, а також їх початкові післятрансляційні зміни (найважливіша з них – утворення глікопротеїнів шляхом приєднання олігосахаридів). Найбільш розвинута в клітинах, спеціалізованих на білковому синтезі (екзокриноцити підшлункової залози, фібробласти, плазмоцити та ін.), для яких характерна виражена базофілія цитоплазми.

- **Гладка ЕПС –** характеризується відсутністю полірибосом на своїй мембрані, забезпечує синтез ліпідів, глікогена, холестерина, детоксикацію екзогенних та ендогенних речовин, накопичення іонів Ca^{2+}. Розвинута в клітинах, синтезуючих стероїдні гормони (клітини кори наднирників, інтерстиційні ендокриноцити яєчка, ендокриноцити жовтого тіла), гепатоцити, м'язові волокна (у вигляді саркоплазматичної сітки).

3. Комплекс Гольджі – мембранна органела, утворена трьома елементами: купкою мішечків, пухирцями, трубочками, об'єднаних в **диктіосому**. Є поляризованою структурою, в якій виділяють дві поверхні: 1) **цис** – незріла, тільки формується, повернена до ЕПС; 2) **транс** – зріла, увігнутої форми, повернена до плазмолеми. Білки з грЕПС проникають до мішечків комплекса Гольджі через цис-поверхню, а виходять у вакуолях з транс-поверхні. Всередині комплекса відбувається їх процесінг.

Функції:
1) синтез полісахаридів та глікопротеїнів (глікокалікса, слизу);
2) процесінг молекул: приєднання вуглеводних компонентів (термінальне глікозилювання), фосфатних груп (фосфорилювання), жирних кислот, сульфатних залишків (сульфатування);
3) конденсація секреторного продукта та утворення секреторних гранул;
4) забезпечення новоутворених гранул мембраною, синтезованою в ЕПС та упаковка в неї секреторних гранул;
5) сортування білків на транс-поверхні.

Апарат внутрішньоклітинного перетравлення (ендосомально-лізосомальний);

Представлений системою мембранних пухирців з кислим вмістом – **ендосом та лізосом**. **Функція** - забезпечують внутрішньоклітинне розщеплення макромолекул позаклітинного та внутрішньоклітинного походження.

Об'єднання ендосом та лізосом в одну систему обумовлено наявністю в їх мембрані АТФ-залежної протонної помпи, яка викликає закислення середовища всередині цих органел та кислих гідролаз – ферментів, які активують низькі показники pH.

1. **Ендосоми** – забезпечують переніс макромолекул з поверхні клітини до лізосом. Процес переносу молекул системою ендосом може супроводжуватися повним перетравленням молекул, їх частковим розщепленням, або без змін.

Шлях транспорту та деградації речовин в клітині: рання ендосома – пізня (перинуклеарна) ендосома, або ендолізосома – лізосома.

2. **Лізосоми.** Стадії утворення:

- **Пухирець Гольджі – транспортер лізосомних ензимів –** містить літичні ферменти в неактивній формі. Їх рух в клітині контролюється мікротрубочками. Транспортують лізосомні ензими в ендоцитозний шлях з транс-Гольджі сітки.

- **Лізосоми –** формуються за участю пізніх ендосом. Завершують перетравлення молекул. Назви окремих видів лізосом базуються тільки на морфологічному розпізнаванні матеріалу в їх просвіті. Після перетравлення вмісту утворені низькомолекулярні речовини дифундують через мембрану лізосоми в гіалоплазму.

- **Гетерофаголізосома –** утворюється шляхом злиття пізньої ендосоми з **гетерофагосомою** (процес перетравлення в ній називається **гетерофагією**).

- **Аутофаголізосома -** утворюється шляхом злиття пізньої ендосоми з **аутофагосомою** (мембранним пухирцем, що містить власні компоненти клітини, які підлягають розщепленню). Процес перетравлення цього матеріалу називається **аутофагією**. Аутофагія забезпечує процеси внутрішньоклітинної регенерації.

- **Телолізосома (залишкове тільце) –** лізосома, яка містить неперетравлений матеріал. Приклад: **ліпофусцинові гранули** (містять нерозчинний ендогенний пігмент ліпофусцин). У зв'язку з їх накопиченням

в нейронах та кардіоміоцитах при старінні ліпофусцин розглядають як «пігмент старіння».

В організмі є приклади секреції лізосомальних ферментів за межі клітини: остеокласти – клітини, які руйнують кісткову тканину, фагоцити – нейтрофіли і макрофаги при позаклітинному перетравленні різних об'єктів.

3. Пероксисоми (мікротільця) – за будовою схожі з лізосомами. Пероксисомний матрикс містить до 15 ферментів, найважливіші з яких – пероксидаза, каталаза, оксидаза. Утворюються шляхом відщеплення від гладкої ЕПС, їх ферменти синтезуються частково на грЕПС, частково в гіалоплазмі.

Функції:

- В результаті окиснення амінокислот, вуглеводів і інших сполук в клітинах утворюється перекис водня (H_2O_2), який далі під дією каталази пероксисом розщеплюється до кисню та води. Таким чином, пероксисоми захищають клітину від згубного впливу перекису водня.
- В гепатоцитах виконують функцію детоксикації багатьох речовин (в тому числі етилового спирту)
- Каталізують розщеплення жирних кислот

Енергетичний апарат клітини

Мітохондрії – двомембранні напівавтономні органели, що забезпечують клітину енергією завдяки окислювальним процесам та запасанням її у вигляді АТФ.

- **Локалізація в клітині** – в ділянках максимального споживання енергії: поблизу іонних каналів, скоротливих міофібрил, органел руху (аксонема сперміїв, війки), компонентів синтетичного апарату (мембрани ЕПС).

- **Будова**.

- Зовнішня мітохондріальна перетинка (транспортні білки, ферменти, рецептори)
- Міжперетинковий простір
- Внутрішня мітохондріальна перетинка (транспортні білки, ферменти дихального ланцюга, сукцинатдегідрогеназу, комплекс АТФ-синтетази)
- Мітохондріальний матрикс, до якого звернені складки внутрішньої перетинки – мітохондріальні гребні (ферменти, мітохондріальні рибосоми, мітохондріальна ДНК, мітохондріальні гранули).

Цитоскелет клітини

Складна динамічна система **мікротрубочок, мікрофіламентів, проміжних філаментів**. Кожний з компонентів системи утворює тривимірну сітку, взаємодіє один з одним. Також входять до складу більш складно організованих органел (війок, джгутиків, мікроворсинок, клітинного центру) та міжклітинних сполучень (десмосом, напівдесмосом)

Мікротрубочки

Будова.
Порожнисті циліндричні утворення. Їх стінка складається зі спіралеподібно укладених ниток – **протофіламентів**, утвореними білками **тубуліном-альфа** та **тубуліном-бета**. Структури, які забезпечують утворення мікротрубочок, називаються **сателіти**, або **центр організації мікротрубочок**. Сателіти присутні в базальних тільцях війок та клітинному центрі. **Особливості організації.** Розташовуються дифузно (у вигляді сітки), пучками (у відростках нейронів, у складі веретена поділу, тромбоцитах), у вигляді дублетів (джгутики, війки), триплетів (центріолі).

Функції.

- Забезпечують форму та полярність клітини, розподіляючи її компоненти
- Забезпечують внутрішньоклітинний транспорт
- Забезпечують рух війок, хромосом в мітозі (формують ахроматинове веретено ділення)
- Утворюють основу інших органел (війок, центріолей)

Клітинний центр. Складається з двох **центріолей**. Центріоль складається з **9 триплетів мікротрубочок**, в центральній частині мікротрубочки відсутні, що описується формулою **(9×3)+0**. Кожний триплет з'єднаний з **сателітами –** сферичними тільцями, від яких відходять мікротрубочки, які утворюють **центросферу**. Клітина, яка не ділиться, має одну пару центріолей – **диплосому**. Перед діленням в S-періоді інтерфази відбувається **дублікація центріолей**. Пари центріолей розходяться до полюсів клітини, а під час мітозу вони є центром утворення мікротрубочок ахроматинового веретена поділу.

Війки та джгутики – органели спеціального призначення, представляють собою вирости цитоплазми, основою яких є каркас з мікротрубочок – **аксонема.** Аксонема утворена **9 дублетами** і однією центрально розташованою **парою мікротрубочок,** що описується формулою **(9×2)+2.** Всередині кожної периферичної пари за рахунок часткового злиття мікротрубочок одна з них повна (А), друга – неповна (В).

Центральна пара мікротрубочок оточена центральною оболонкою, від якої до периферичних дублетів відходять **променисті спиці**. Периферичні дублети пов'язані між собою **містками нексина,** а від мікротрубочки А до мікротрубочки В відходить «ручка» з білка **динеїна,** який має активність АТФ-ази. В основі кожної війки чи джгутика лежить **основне тільце (кінетосома),** що складається з триплетів мікротрубочок та є матрицею для війкоутворення.

Биття війок та джгутиків обумовлено ковзанням сусідніх дублетів аксонеми, яке опосередковане рухом динеїнових ручок.

*При **синдромі Картагенера** (синдром нерухомих війок), зумовленим відсутністю динеїнових ручок внаслідок мутацій, хворі страждають хронічними захворюваннями дихальної системи (пов'язаними з недостатністю мукоціліарного транспорту) та безпліддям (внаслідок нерухомості джгутиків сперміїв).*

Мікрофіламенти (актинові нитки)

Тонкі мікронитки з білка **актина**, які лежать в цитоплазмі поодинці, у вигляді сітки, або зібрані в пучки. В скелетній та серцевій м'язових тканинах утворюють впорядковані пучки, які взаємодіють з товстими міозиновими філаментами.

Кортикальна сітка – зона щільного розташування актинових ниток під плазмолемою в кортикальному шарі, характерна для більшості клітин. Нитки актина з'єднані в ній **актинзв'язувальним білком (філамін). Функція.** Перешкоджає різкій та раптовій деформації клітини при механічній дії, забезпечує плавні зміни її форми шляхом перебудови сітки.
Приєднуються актинові нитки до **інтегрінів (**трансмембранних білків) плазмолеми безпосередньо або за допомогою проміжних білків – **талін, вінкулін, α-актинін.**

Функції:

- Забезпечують скоротливість м’язових клітин
- Забезпечують функції, пов'язані з кортикальним шаром цитоплазми та плазмолеми (екзо- і ендоцитоз, утворення псевдоподій, міграція клітини)
- Переміщення всередині цитоплазми органел, транспортних пухирців
- Забезпечують певну жорсткість клітини (кортикальна сітка)
- Формування скоротливої перетяжки при цитотомії в кінці мітоза
- Формування основи (каркаса) деяких органел (мікроворсинок, стереоцилій)
- Участь в організації деяких міжклітинних сполучень (десмосоми)

Мікроворсинки – пальцеподібні вирости цитоплазми, основу яких формує пучок із близько 40 актинових ниток. Мікроворсинки забезпечують багаторазове збільшення площі поверхні, на якій відбувається перетравлення та всмоктування речовин. Утворюють **посмуговану облямівку** на апікальній поверхні ентероцитів та епітеліоцитах ниркового канальця.

Стереоцилії – видозмінені довгі мікроворсинки, розташовані на волоскових клітинах завитки спірального органу.

Проміжні філаменти

Міцні та стійкі в хімічному відношенні білкові нитки, утворюють сітку в цитоплазмі клітин.

Функції

- Структурна – підтримуюча та опорна, забезпечують розподіл органел на певних ділянках цитоплазми.
- Забезпечення рівномірного розподілу сил деформації між клітинами тканини, що перешкоджає пошкодженню окремих клітин (завдяки зв'язку проміжних філаментів з трансмембранними білками демосом та напівдесмосом)
- Участь в утворенні рогової речовини в епідермісі (зв'язуються з іншими білками та утворюють непроникний бар'єр – рогові луски), є головним компонентом волосся та нігтів
- Підтримання форми відростків нейронів та фіксація трансмембранних білків
- Підтримання міофібрил у м'язовій тканині і прикріплення їх до плазмолеми, що забезпечує їх скоротливу функцію.

Розподіл різних видів проміжних філаментів в тканинах людини

Класи проміжних філаментів	Типи клітин та тканин
Цитокератинові	Епітеліальні
Десмінові	м'язові тканини – гладка (окрім гладких міоцитів судин) та посмугована
Віментинові	Клітини мезенхімного походження: фібробласти, макрофаги, остеобласти, хондробласти, ендотелій та гладкі міоцити судин
Нейрофіламенти	Нейрони
Гліальні (містять гліальний фібрилярний кислий білок)	Гліальні клітини (астроцити, олігодендроцити)

Ламіни (каріоскелет)	Всі типи клітин

*Ідентифікація класів проміжних філаментів імуногістохімічними методами має важливе значення в **діагностиці пухлин** для виявлення тканинної належності пухлинних клітин. Найбільше діагностичне значення має виявлення **цитокератинів, десміна і гліального фібрилярного кислого білка**, які слугують маркерами пухлин епітеліального, м'язового та гліального походження.*

Контактні міжклітинні взаємодії

Типи міжклітинних контактів:

1. **Адгезійні контакти** – механічно з'єднують клітини між собою та з компонентами міжклітинного матриксу.

- **Десмосома (пляма зчеплення)** – з внутрішньої сторони плазмолеми двох клітин знаходяться електроннощільні пластинки (білки **десмоплакін, плакоглобін, десмокальмін**), зв'язані із сіткою **проміжних кератинових філаментів**. Пластинки двох клітин з'єднуються між собою через міжклітинний простір Ca^{2+}-зв'язуючими трансмембранними білками – **десмоколіном** та **десмоглеїном**.

- **Поясок зчеплення (оперізуюча десмосома) –** у вигляді полоси вздовж периметра клітини. До актинзв'язуючих білків полоси (**α-актинін, вінкулін, плакоглобін**) приєднуються **актинові мікрофіламенти** цитоплазми. Міжклітинна щілина розширена до 15-20 нм та заповнена електронно-щільним матеріалом, що містить адгезивний трансмембранний глікопротеїн **Е-кадгерин**.

- **Напівдесмосома** – з'єднують епітеліальні клітини з базальною мембраною.

2. Щільний контакт – механічно з'єднує між собою клітини, а також перешкоджає проходженню між ними молекул. Складається з аностомозуючих внутрішньомембранних частинок, утворених білком **оклюдином**. Міжклітинна щілина у ділянці щільного сполучення має ширину 5 нм.

3. Провідні (щілинні) контакти – здійснюється передача дрібних молекул з однієї клітини в іншу. При цьому мембрани двох клітин підходять одна до одної на відстань 3 нм та утворюють канали – **конексони (білок конексін).** Через конексони між клітинами здійснюється обмін низькомолекулярними сполуками (електролітами, вітамінами,

нуклеотидами, АТФ, цукрами, амінокислотами). Забезпечують не тільки механічну, а й хімічну комунікацію клітин.

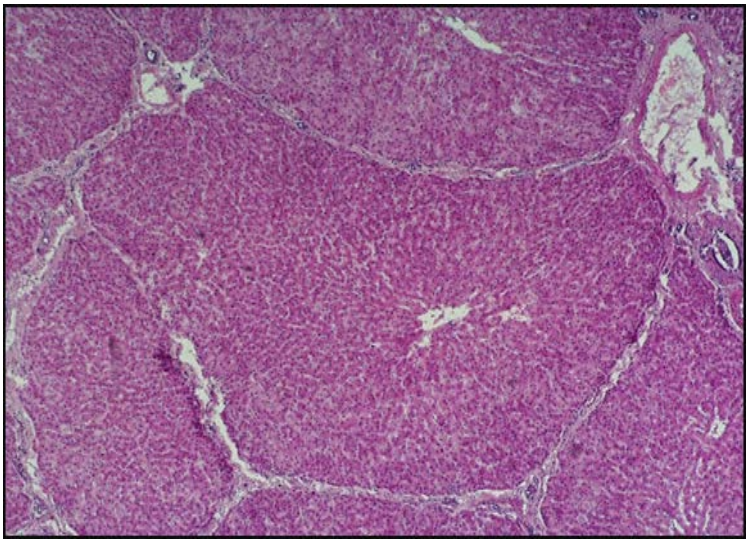
- **Нексус** – між клітинами в гладкій та серцевій м'язовій тканині.

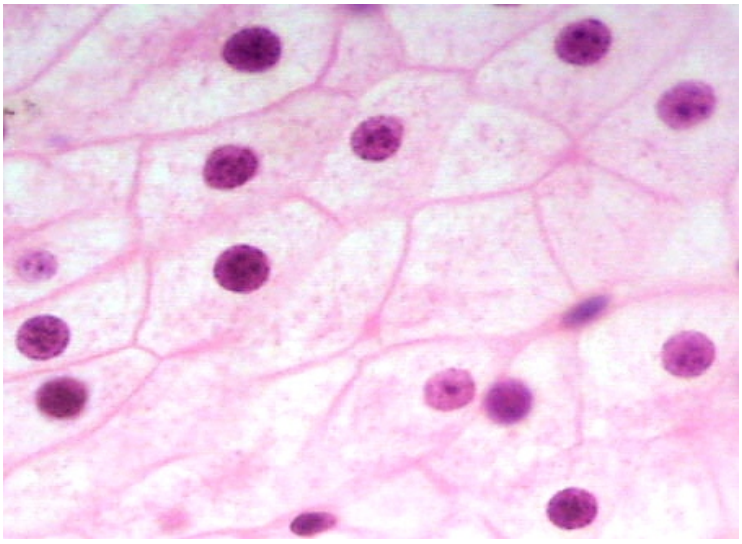
- **Синапс** – контакти між нервовими клітинами.

4. Інтердигітації - утворені вип'ячуванням цитоплазми одних клітин, що вдаються в цитоплазму інших клітин. За рахунок інтердигітацій збільшується міцність сполучення клітин одна з одною та площа поверхні, через яку здійснюються міжклітинні обмінні процеси.

3.ПРАКТИЧНА РОБОТА НА ЗАНЯТТІ.

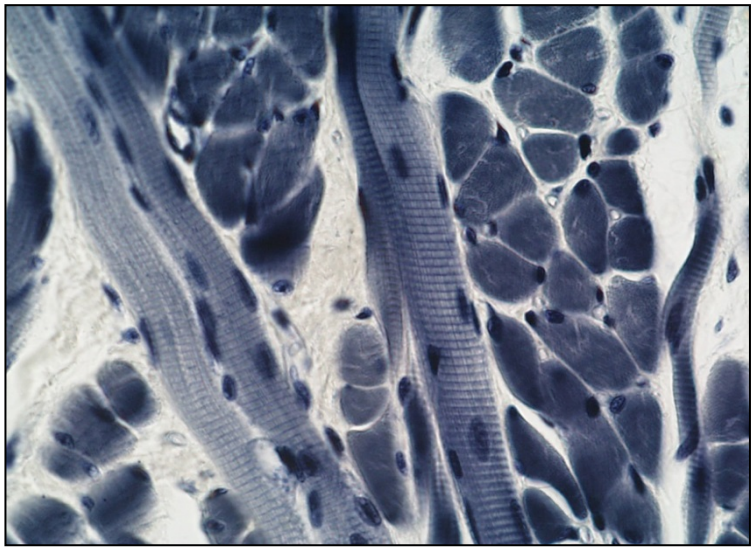
3.1. Загальна морфологія клітин людини. Клітини печінки. Забарвлення Г+Е.





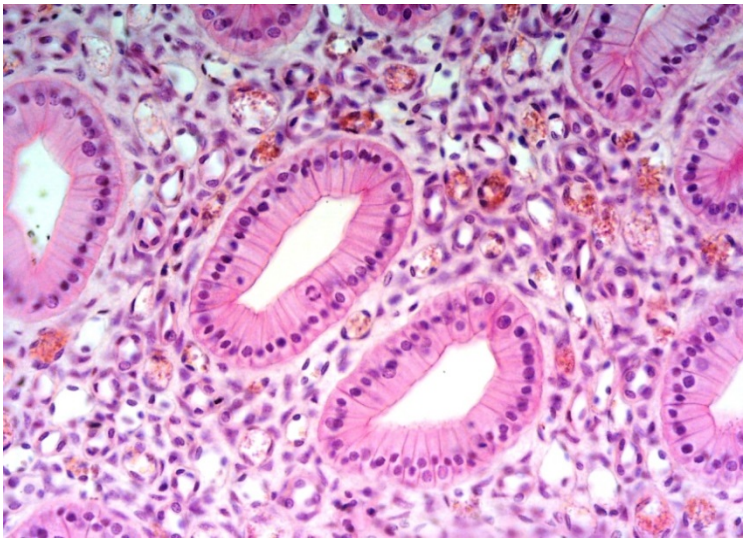
Розгляньте препарат. Зверніть увагу на розташування клітин печінки (гепатоцитів) у вигляді тяжів, що анастомозують, уздовж яких є дрібніші клітини синусоїдних гемокапілярів з витягнутими, темними ядрами менших розмірів. На великому збільшенні виберіть ділянку з добре помітними межами гепатоцитів. Вивчіть структуру ядра і цитоплазми, порівняйте з будовою поряд розташованих клітин стінки гемокапілярів.

3.2. Симпласт (поперечно-посмуговане м'язове волокно). Забарвлення залізним гематоксиліном.



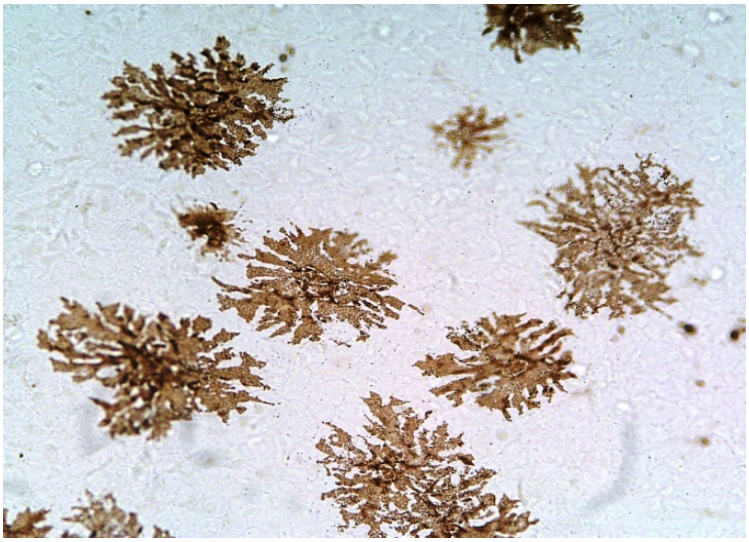
Знайдіть м'язові волокна, що розрізані вздовж і відокремлені слабо вираженими світлими прошарками сполучної тканини. Встановіть вибране м'язове волокно в центр поля зору і на великому збільшенні, розгляньте, замалюйте і позначте: сарколему, саркоплазму з поперечною посмугованістю, ядра, що знаходяться на периферії під сарколемою.

3.3. Клітини кубічної (призматичної) форми канальців нирки. Забарвлення Г+Е.



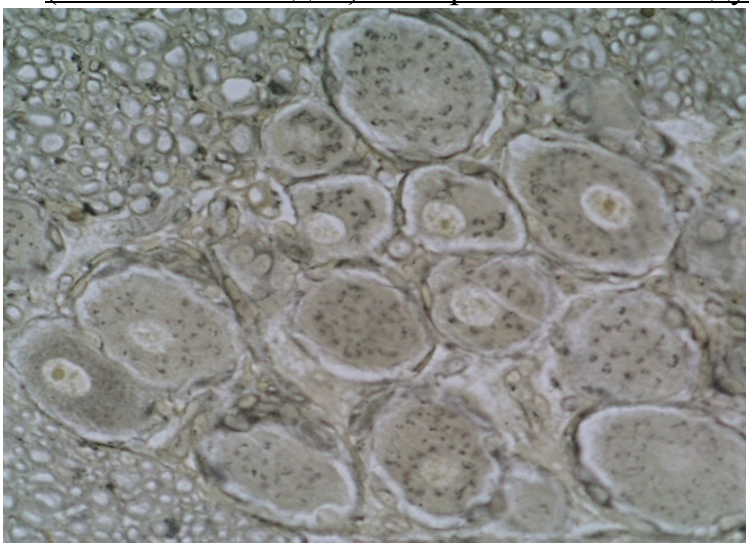
Використовуючи велике збільшення мікроскопу, можно побачити, що стінку канальця утворюють епітеліальні клітини кубічної чи призматичної форми. Замалюйте декілька клітин та позначте ядро, цитоплазму та плазмолему.

3.4. Пігментні включення в клітинах шкіри амфібії. Забарвлення відсутнє.



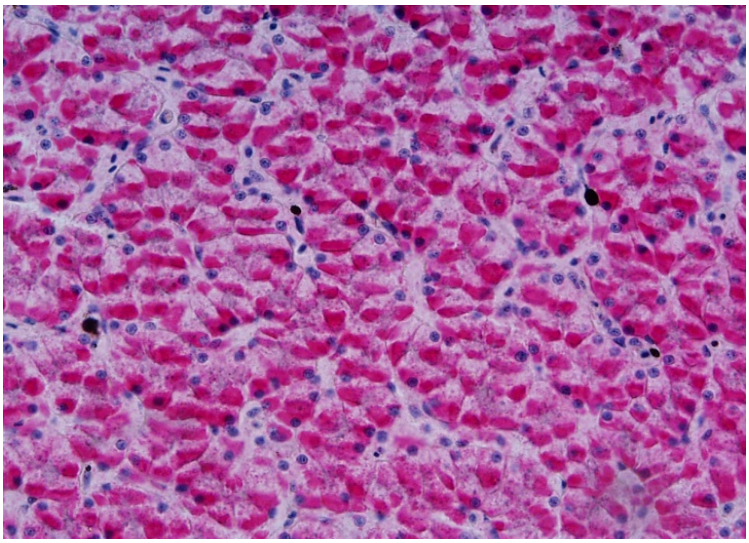
На малому збільшенні знайдіть скупчення великих клітин коричневого кольору. На великому збільшенні вивчіть структуру і замалюйте одну з клітин, звернувши увагу на просвітлення на місці ядра і включення коричневого пігменту, що мають вигляд компактних зернистих скупчень.

3.5. Тигроїд в псевдоуніполярних нейронах спінального ганглію (комплекс Гольджі). Забарвлення по методу Калачова-Насонова.



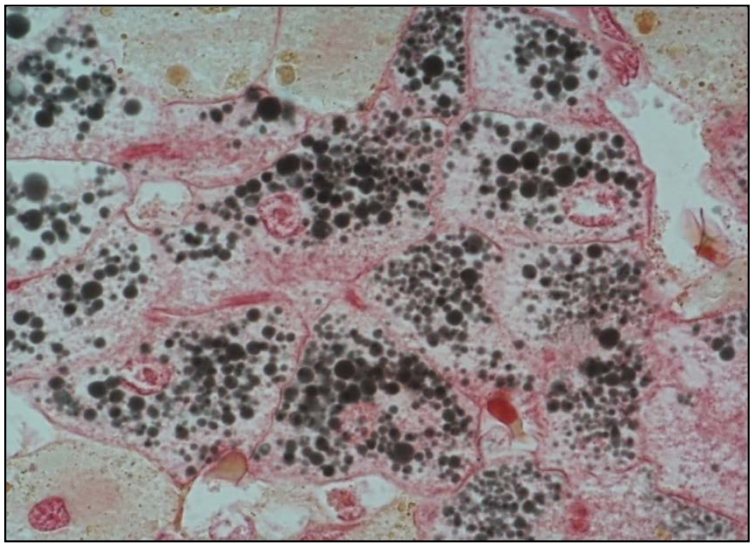
При малому збільшенні мікроскопу виберіть клітину округлої форми, в цитоплазмі якої добре видно звивисті темні нитки. При великому збільшенні можна побачити велике бліде ядро з добре помітним ядерцем і темні нитки комплексу Гольджі навколо ядра.

3.6. Включення глікогену в печінці аксолотля. Забарвлення карміном по Бесту з дозабарвленням ядер гематоксиліном.



На великому збільшенні в центрі зріза видно червоні гранули глікогена, локалізовані по всій цитоплазмі клітин, і ядра фіолетового кольору.

3.7. Ліпідні включення в клітинах бурої жирової тканини. Забарвлення осмієвою кислотою з дозабарвленням ядер сафраніном.



На малому збільшенні розгляньте загальну структуру тканини, що складається з відносно великих, округлих клітин з комірчастою цитоплазмою. На великому збільшенні детальніше вивчіть будову однієї з клітин, звернувши увагу на розташування і структуру ядра, цитоплазму, в якій

ліпідні включення мають вигляд комірок різного розміру. На звичайних гістологічних препаратах ліпідні включення мають вигляд порожнин у зв'язку з розчиненням жирових речовин в процесі гістологічної обробки матеріалу спиртами і ксилолом.

5. САМОСТІЙНА РОБОТА.

1. Замалюйте в альбомі будову мітохондрій, комплексу Гольджі, ендоплазматичної сітки, використовуючи навчальні електронограми, і назвіть функціональне значення структур.
2. Складіть схему класифікації структур клітини за функціональними ознаками, відзначивши роль кожного типу органел.
3. Складіть схему класифікації пігментних включень за хімічною природою, наведіть приклади кожного виду.
4. Складіть схеми взаємовідношень органел: ендоплазматичної сітки і комплексу Гольджі, комплексу Гольджі і лізосомально-вакуолярного апарату.
5. На практичному занятті вивчіть демонстраційні препарати і електронограми.

Демонстраційні препарати

1. Клітини і міжклітинна речовина пухкої волокнистої сполучної тканини.
2. Комплекс Гольджі в нервових клітинах. Імпрегнація $AgNO_3$.
3. Комплекс Гольджі в клітинах кори наднирника. Імпрегнація $AgNO_3$.
4. Мітохондрії в клітинах печінки (Забарвлення за Альтманом).
5. Абсорбційна посмугована облямівка кишкових епітеліальних клітин.
6. Війки епітеліальних клітин трахеї.
7. Включения глікогену в клітинах печінки. Шик-реакція.

Електронограми

1. Ультраструктура нервової клітини.
2. Ультраструктура клітин підшлункової залози.
3. Ультраструктура гранулярної ендоплазматичної сітки.
4. Мітохондрії у нейросекреторній клітині.
5. Комплекс Гольджі в епітеліоцитах тонкої кишки.

1. РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Кузнецов С. Л. Гистология, цитология и эмбриология : учеб. для мед. вузов / С. Л. Кузнецов, Н. Н. Мушкамбаров. – М. : МИА, 2007. – 600 с.

2. Мяделец О. Д. Основы цитологии, эмбриологии и общей гистологии : учебное пособие / О. Д. Мяделец. – М. : Мед. книга, 2002. – 367 с.
3. Заварзин А. А. Биология клетки : общая цитология : учебник / А. А. Заварзин, А. Д. Харазова, М. Н. Молитвин. – СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 1992. – 320 с.
4. Заварзин А. А. Сравнительная гистология : учебник / под ред. О. Г. Строевой – СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 2000. – 520 с.
5. Пальцев М. А. Межклеточные взаимодействия / М. А. Пальцев, А. А. Иванов. – М. : Медицина, 1995. – 224 с.
6. Быков В. Л. Цитология и общая гистология. Функциональная морфология клеток и тканей человека : учебник для студентов медицинских институтов / В. Л. Быков. – СПб. : СОТИС, 2002. – 520 с.
7. Хэм А. Гистология : в 5-ти т. Т. 1 : Введение. Биология клетки. – 1983. – С. 61-236.
8. Ченцов Ю. С. Общая цитология (Введение в биологию клетки) : учебник / Ю. С. Ченцов. – 3-е изд., перераб. и доп. – М. : Издательство МГУ, 1995. – 384 с.
9. Гистология : учебник / под ред. Э. Г. Улумбекова, Ю. А. Челышева. – 2-е изд., перераб. и доп. – М. : Гэотар-Мед, 2002. – 672 с.
10. Кащенко С. А. Гистология, цитология и эмбриология. Ч. І. / С. А. Кащенко, И. В. Бобрышева. – Луганск : Изд-во Ноулидж, 2012. – 224 с.
11. Данилов Р. К. Гистология человека в мультимедиа : учеб. для студентов мед. вузов / Р. К. Данилов, А. А. Клишов Т. Г. Боровая. – СПб. : Элби-СПб, 2003. – 362 с.
12. Гарстукова Л. Г. Наглядная гистология (общая и частная) : учеб. пособие для студентов мед. вузов / Л. Г. Гарстукова, С. Л. Кузнецов, В. Г. Деревянко. – М. : МИА, 2008. – 204 с.

ТЕМА 3: ЦИТОЛОГІЯ. ЯДРО. ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ КЛІТИНИ. РЕПРОДУКЦІЯ КЛІТИН

Заняття містить елементи повторення матеріалу, вивченого раніше в курсі загальної і медичної біології і генетики. Основною є орієнтація наявних знань на вивчення особливостей клітин організму людини. Після самостійного вивчення теоретичного матеріалу і роботи на практичному занятті студент повинен знати:

1.Будова ядра і його роль в життєдіяльності клітини.
2.Види і значення поділу клітин. Особливості мітотичного поділу клітин. Відмінні особливості амітотичного поділу та ендомітозу.

3. ПИТАННЯ ДЛЯ КОНТРОЛЮ.

1.Перерахуйте складові частини ядра.

2.Охарактеризуйте “гетерохроматин” і “еухроматин”.

3.Опишіть будову і функції ядерця.

4.Перерахуйте складові частини каріолеми.

5.Дайте визначення поняттю “клітинний цикл”, назвіть етапи клітинного циклу, опишіть процеси на його різних етапах.

6.Перерахуйте способи репродукції клітин, їх значення.

7.Перерахуйте фази мітозу.

8.Які процеси відбуваються протягом профази, метафази, анафази та телофази мітозу?

9.Дайте загальну характеристику амітозу. Що таке ендомітоз? Яке їх значення?

10.Опишіть морфологічні зміни ядра в процесі загибелі клітин.

11.Назвіть види загибелі клітин. Опишіть основні зміни клітин при апоптозі, його біологічне значення.

Ядро. Життєвий цикл клітини. Репродукція клітин.

Ядро

Функції:

- Зберігання генетичної інформації (в молекулах ДНК хромосом)
- Реалізація генетичної інформації, яка контролює здійснення різноманітних процесів у клітині (шляхом транскрипції іРНК)
- Відтворення та передача генетичної інформації при діленні клітини.

Компоненти інтерфазного ядра: ядерна оболонка, хроматин, ядерце, нуклеоплазма.

Ядерна оболонка

- **Зовнішня ядерна перетинка** – зливається з грЕПС, на її поверхні є рибосоми, а в перинуклеарному просторі, як в цистернах ЕПС, може знаходитися синтезований матеріал.
- **Перинуклеарний простір**
- **Внутрішня ядерна перетинка** – гладка, її трансмембранні білки сполучені з **ламіною** – ядерною пластинкою, утвореною ламінами (проміжними філаментами). Ламіна підтримує форму ядра, забезпечує впорядковане укладання хроматина, структурну організацію ядерних пор, формування каріолеми при діленні клітини.
- **Ядерні пори –** найбільш багаточисельні в активно функціонуючих клітинах, відсутні в сперміях. **Комплекс ядерної пори**. Складається з двох паралельних **кілець**, кожне утворене **8 білковими гранулами**, від гранул до центру зходяться **фібрили,** які формують перегородку. В центрі перегородки знаходиться **центральна гранула.**

Хроматин – хромосоми інтерфазного ядра, складаються з ДНК та білків.

- **Еухроматин –** відповідає деспіралізованим сегментам хромосом, які відкриті для транскрипції, не забарвлюється, його не видно на світлооптичному рівні.
- **Гетерохроматин –** відповідає конденсованим, щільно закрученим сегментам хромосом, що робить їх недоступними для транскрипції. Забарвлюється базофільно. В світловому мікроскопі має вигляд гранул.

Таким чином, по співвідношенню вмісту еу- та гетерохроматина можна оцінити активність процесів транскрипції, і відповідно, зробити висновок про синтетичну активність клітини.
При високій синтетичній активності клітини в ядрі переважає еухроматин (ядро світле), при її зниженні – збільшується вміст гетерохроматина (темне ядро). При повному пригніченні функції ядра (наприклад в пошкоджених та помираючих клітинах, при зроговінні кератиноцитів, утворенні ретикулоцитів крові), ядро зменшується в розмірах, містить тільки гетерохроматин, забарвлюється основними фарбниками інтенсивно і рівномірно – явище **каріопікнозу.**

Тільце Барра (статевий хроматин) – скупчення гетерохроматина, що відповідає одній Х-хромосомі в особин жіночої статі, яка в інтерфазі щільно закручена та неактивна. В гранулоцитах крові має вигляд дрібної додаткової часточки ядра. Виявлення тільця Барра виконується як діагностичний тест для визначення генетичної статі.

Рівні упаковки хроматину в ядрі.

1. **Нуклеосомне волокно** (d=11 нм) – подвійна нитка ДНК (d=2 нм) накручується на глобулу з 8 гістонових молекул, утворюючи нуклеосоми. Нуклеосоми розділені короткими ділянками вільної ДНК. Цей рівень характерний для еухроматину інтерфазного ядра.
2. **Хроматинова фібрила (**d=30 нм) – утворюється при подальшій конденсації нуклеосомного волокна. Характерний для ділянок гетерохроматина і відсутній у еухроматина. Хроматинові фібрили звиваються у петлі (**петельні домени** або хромомери).
3. **Хромосомна фібрила (**d=300 нм**)** – утворюється шляхом конденсації петельних доменів в метафазних хромосомах.
4. **Хроматида** - має d=700 нм. Внаслідок компактизації довжина хромосоми людини зменшується в 10000 раз.

Ядерце – утворене спеціалізованими ділянками (петлями) 13-ої, 14-ої, 15-ої, 21-ої та 22-ої хромосом, які називаються **ядерцевими організаторами**.

В них знаходяться **гени, кодуючі рРНК**. При транскрипції даних генів, утворюється велика молекула **попередника рРНК**, яка потім зв'язується з білками, синтезованими в цитоплазмі та імпортованими в ядро, з утворенням **РНП**. Далі з РНП формуються дві **субодиниці рибосом**.

Виявляється в інтерфазному ядрі на світлооптичному рівні у вигляді щільних гранул, інтенсивно забарвлених основними барвниками. В профазі мітоза розпадається внаслідок конденсації хромосом.

Три частини:

- **волокниста** – центральна частина ядерця, сукупність первинних транскриптів рРНК
- **зерниста** – відповідає синтезованим попередникам субодиниць рибосом
- **аморфна** – ділянки розташування ядерцевих організаторів

Таким чином, розміри та кількість ядерець свідчать про функціональну активність клітин: збільшуються при її підвищенні. Особливо великі ядерця характерні для ембріональних та активно синтезуючих білок клітин, а також для клітин злоякісних новоутворень.

Клітинний цикл

Клітинний цикл – час між двома послідовними діленнями клітинами або між її утворенням та смертю. Включає власне мітотичне ділення та інтерфазу – проміжок між діленнями.

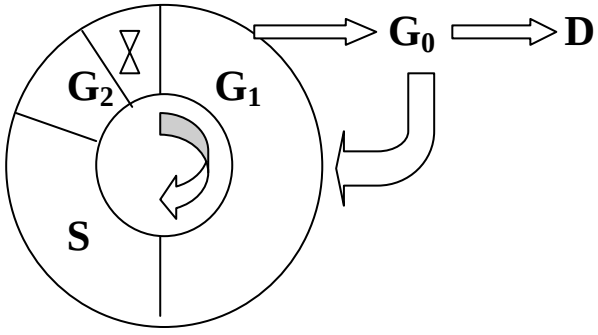


Рис. 1. Клітинний цикл. G_1, S, G_2, G_0 – періоди інтерфази, D – смерть клітини.

⧖ - мітоз.

Інтерфаза – займає більше 90% часу всього клітинного циклу.

- **Післямітозний інтервал (G_1)** – активний ріст клітини, синтез білка та РНК. Клітина досягає нормальних розмірів та відновлює набір необхідних органел. Також синтезуються особливі білки – активатори S-періоду. Вони забезпечують досягнення клітиною певного порогу (точки R – рестрикції або обмеження), після якого вступають в S-період. Якщо клітина не досягає точки R, вона виходить з циклу і вступає в фазу репродуктивного спокою (G_0) для того, щоб або диференціюватися та виконувати свою спеціалізовану функцію, або вижити в умовах недостатності поживних речовин чи факторів росту, або здійснити репарацію пошкодженої ДНК. Клітини одних тканин знову можуть повертатися з фази G_0 до клітинного циклу, інші – втрачають цю можливість в ході диференціювання.

- **Період синтезу ДНК (S) –** реплікація ДНК і синтез білків – гістонів, які надходять в ядро з цитоплазми і забезпечують упаковку синтезованої ДНК. Одночасно подвоюється число центріолей

- **Передмітозний інтервал (G_2)** – клітина готується до ділення, запасається енергія, синтезуються РНК та білки (тубулін), необхідні для ділення.

Мітоз

Має 4 фази:

- **Профаза –** конденсація хромосом. Кожна хромосома складається з двох хроматид, з'єднаних в області **центромера**. Ядерце та ядерна оболонка розпадаються. Центріолі мігрують до протилежних полюсів клітини і дають початок ниткам мітотичного (ахроматичного) **веретена поділу**. В області центромери утворюються білкові комплекси – **кінетохори**, до яких прикріплюються мікротрубочки веретена поділу.

- **Метафаза –** максимальний рівень конденсації хромосом, розташовуються на екваторі веретена поділу, утворюючи **екваторіальну пластинку**. Сестринські хроматини ще залишаються з'єднаними в області центром ера.

- **Анафаза –** синхронне роз'єднання всіх хромосом на сестринські хроматиди, та рух їх до протилежних полюсів клітини. В кінці анафази починає утворюватися клітинна перетяжка шляхом скорочення актинових ниток.

- **Телофаза –** навколо конденсованих хромосом дочірніх клітин відновлюється ядерна оболонка, з'являються ядерця, хромосоми

інтенсивно деспіралізуються. Клітинна перетяжка поглиблюється, відбувається розподіл органел між дочірніми клітинами.

Атиповий мітоз – при пошкодженні мітотичного апарату клітини генетичний матеріал нерівномірно розподіляється між дочірніми клітинами (**анеуплоїдія**). Цитотомія відсутня в багатьох випадках, в результаті можуть формуватися гігантські клітини. Характерний для злоякісних пухлин та опромінених тканин.

Порушення нормального мітотичного поділу може бути зумовлене **хромосомними аберраціями** (злипання хромосом, їх розрив на фрагменти, випадіння фрагментів, обмін фрагментами, подвоєння окремих ділянок). Можуть виникати раптово, але частіше зумовлені дією на клітину мутагенів та іонізуючого випромінювання.

Ендомітоз – варіант мітозу, при якому подвоюється число хромосом всередині ядерної оболонки без її руйнування та утворення веретена поділу, внаслідок чого збільшується число хромосом в ядрі та кількість ДНК в них – **поліплоїдія**. Поліплоїдія може бути також результатом незакінчених мітозів. Поліплоїдність ядер свідчить про високу функціональну активність клітин і є нормальним явищем для гепатоцитів, епітелію сечового міхура, екзокриноцитів підшлункової залози та слинних залоз. Мегакаріоцити починають формувати тромбоцити лише після досягнення рівня поліплоїдії ядер 16-32n в результаті серії ендомітозів.

Клітинні популяції за рівнем оновлення клітин:

- **Стабільні –** складаються з клітин, які втратили повністю здатність до ділення (нейрони, кардіоміоцити). Число клітин в такій популяції стабілізується на початку їх диференціювання в пренатальному онтогенезі. В постнатальному онтогенезі в цих тканинах присутні тільки зрілі диференційовані клітини, але відсутні стовбурові клітини, і їх регенерація можлива тільки на внутрішньоклітинному рівні (оновлення органел).

- **Клітинні популяції, які ростуть –** мають низький темп проліферативних процесів, одночасно і втрата клітин дуже низька. Такі популяції містять: 1) незначну кількість стовбурових клітин; 2) диференційовані клітини; 3) клітини, що знаходяться в G_0-періоді.

  Приклад: клітини паренхіми печінки, нирок, щитоподібної та підшлункової залоз.

- **Клітинні популяції, які швидко оновлюються** – характеризуються постійним оновленням клітин; смерть диференційованих клітин, що виконують свою спеціалізовану функцію та не здатні до ділення врівноважується утворенням нових в результаті ділення малодиференційованих камбіальних клітин та їх подальшим диференціюванням.

  Приклад: епітелій кишки, шлунка, епідерміс, клітини кісткового мозку та крові.

Морфологічні ознаки старіння клітин: зменшення її об'єму, редукція більшості органел, збільшення вмісту лізосом та елементів цитоскелету, накопичення пігментних та жирових включень, зростання проникності клітинної мембрани, вакуолізація цитоплазми та ядра.

При **загибелі клітин** можуть спостерігатися два види морфологічних змін, що відповідають різним механізмам її розвитку – **некроз** та **апоптоз**.

Основні відмінності некрозу та апоптозу

Апоптоз	Некроз
Загибелі підлягають поодинокі клітини в тканині, розташовані мозаїчно	Масивна загибель клітин, розташованих в одній ділянці тканини (органа)
Представляє собою генетично запрограмовану фізіологічну смерть клітин	Патологічна смерть клітин – смерть від «нещасного випадку»
Енергозалежний процес, пов'язаний із синтетичними процесами (синтез білків апоптозу)	Енергонезалежний процес, не потребує синтеза білків, опосередкований вже існуючими в клітині ферментними системами
Має місце впорядковане міжнуклеосомне розщеплення ДНК на окремі нуклеосомні фрагменти	Розщеплення ДНК невпорядковане, незакономірне, випадкове, з утворенням фрагментів різних розмірів
Зміни в ядрі включають тільки каріопікноз (зменшення та ущільнення ядра) та каріорексіс (розпад ядра на фрагменти)	Зміни в ядрі включають каріопікноз, каріорексіс та каріолізис (розчинення ядра та всіх його структур)
Клітина розпадається на оточені мембраною фрагменти – апоптотичні тіла, які фагоцитуються місцевими макрофагами без розвитку запальної реакції	Продукти розпаду клітин накопичуються в міжклітинному матриксі, викликають запальну реакцію, яка підтримується деякий час

Мейоз

Мейоз – унікальний спосіб ділення кліти, відбувається лише при дозріванні статевих клітин, під час останнього ділення попередників статевих клітин (сперматоцитів та овоцитів).

Клітина, яка починає ділитися (сперматоцит I чи овоцит I) спочатку є диплоїдною (2n). В синтетичний період інтерфази перед діленням кількість ДНК в ядрі клітини збільшується вдвічі (стає тетраплоїдним - 4n, кількість хромосом 2c). **Перше ділення мейозу** призводить до появи двох диплоїдних по ДНК, але гаплоїдних по кількості хромосом клітин **(сперматоцита II або овоцита II – мають набір 2n, 1c)**. Тому що, на відміну від мітозу, під час анафази мейозу I розходяться не ідентичні хроматиди кожної хромосоми, а гомологічні двохроматидні хромосоми. Під час профази першого ділення мейозу відбуваються процеси:

- **Кон'югація** – попарне прилягання гомологічних хромосом
- **Кросинговер** – обмін хромосом гомологічними ділянками
- **Радикальне виправлення пошкоджень ДНК (і хромосом в цілому)**

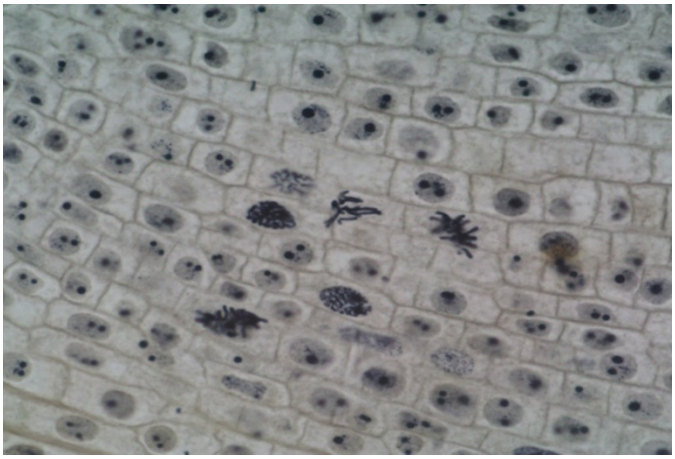
Профаза мейозу I має 5 стадій:

- **Лептотена –** хромосоми спаралізуються
- **Зіготена –** гомологічні хромосоми кон'югують одна з одною
- **Пахітена –** кросинговер та репарація пошкоджень ДНК
- **Діплотена –** гомологічні хромосоми починають розходитися, але між ними ще помітні хіазми – перехрести в місцях, де відбувався кросинговер
- **Діакінез –** закінчується розходження гомологічних хромосом

Зразу після закінчення першого ділення починається друге ділення мейоза без попередньої реплікації ДНК. Тому з однієї диплоїдної клітини утворюються **чотири гаплоїдні клітини з набором 1n, 1c.**

3.ПРАКТИЧНА РОБОТА НА ЗАНЯТТІ.

3.1. Мітоз рослинної клітини. Зріз корінця цибулі. Забарвлення залізним гематоксиліном.



На великому збільшенні знайдіть клітину у стані інтерфази, в ядрі якої можно побачити оболонку, ядерце і гранули хроматину. В профазі видно хромосоми, утворюючі клубок (щільний та пухкий – в пізній профазі). В метафазі хромосоми розташовані в площині екватора клітини. В анафазі відбувається розходження хроматид (половинок хромосом) одна від одної до полюсів клітини, в результаті чого в клітині видно дві групи хромосом. Телофаза продовжується до повної реконструкції ядра. Протягом телофази можно спостерігати формування перегородки між дочірніми клітинами. Форма клітин залишається прямокутною.

3.2. Мітоз тваринної клітини. Забарвлення залізним гематоксиліном.

На відміну від рослинної клітини, протягом телофази формується не перегородка, а перетяжка цитоплазми. Зверніть увагу на особливості структури ядер у всіх клітинах.

4. САМОСТІЙНА РОБОТА.

1. Замалюйте в альбомі будову ядра клітини
2. Замалюйте схему клітинного циклу для різних типів клітин (тих, що постійно діляться, тих, що діляться факультативно і термінально диференційованих), наведіть приклади кожного типу.
3. На практичному занятті вивчіть демонстраційні препарати і електронограми.

Демонстраційні препарати

1. ДНК в ядрах клітин (зріз лімфатичного вузла). Метод Фельгена.

2. Клітини, що діляться на різних стадіях мітозу.

Електронограми

1. Електронограма хроматину в каріоплазмі.
2. Електронограма мітотичного поділу клітини.
3. Електронограма мітотичного поділу клітини на стадії метафази.

5. РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Кузнецов С. Л. Гистология, цитология и эмбриология : учеб. для мед. вузов / С. Л. Кузнецов, Н. Н. Мушкамбаров. – М. : МИА, 2007. – 600 с.
2. Мяделец О. Д. Основы цитологии, эмбриологии и общей гистологии : учебное пособие / О. Д. Мяделец. – М. : Мед. книга, 2002. – 367 с.
3. Заварзин А. А. Биология клетки : общая цитология : учебник / А. А. Заварзин, А. Д. Харазова, М. Н. Молитвин. – СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 1992. – 320 с.
4. Заварзин А. А. Сравнительная гистология : учебник / под ред. О. Г. Строевой – СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 2000. – 520 с.
5. Пальцев М. А. Межклеточные взаимодействия / М. А. Пальцев, А. А. Иванов. – М. : Медицина, 1995. – 224 с.
6. Быков В. Л. Цитология и общая гистология. Функциональная морфология клеток и тканей человека : учебник для студентов медицинских институтов / В. Л. Быков. – СПб. : СОТИС, 2002. – 520 с.
7. Хэм А. Гистология : в 5-ти т. Т. 1 : Введение. Биология клетки. – 1983. – С. 61-236.
8. Гистология : учебник / под ред. Э. Г. Улумбекова, Ю. А. Челышева. – 2-е изд., перераб. и доп. – М. : Гэотар-Мед, 2002. – 672 с.
9. Кащенко С. А. Гистология, цитология и эмбриология. Ч. І. / С. А. Кащенко, И. В. Бобрышева. – Луганск : Изд-во Ноулидж, 2012. – 224 с.
10. Данилов Р. К. Гистология человека в мультимедиа : учеб. для студентов мед. вузов / Р. К. Данилов, А. А. Клишов Т. Г. Боровая. – СПб. : Элби-СПб, 2003. – 362 с.
11. Гарстукова Л. Г. Наглядная гистология (общая и частная) : учеб. пособие для студентов мед. вузов / Л. Г. Гарстукова, С. Л. Кузнецов, В. Г. Деревянко. – М. : МИА, 2008. – 204 с.

ТЕМА 3: ЗАГАЛЬНА ЕМБРІОЛОГІЯ. ДЖЕРЕЛА РОЗВИТКУ ТКАНИН

1.МЕТА ЗАНЯТТЯ І ПЛАН ВИВЧЕННЯ ТЕМИ.

Після самостійного вивчення теоретичного матеріалу і роботи на практичному занятті студент повинен знати:

1. Загальне поняття про процес ембріогенезу, його періоди і стадії.
2. Особливості будови і функції статевих клітин (сперматозоїдів, яйцеклітин). Порівняльна характеристика різних типів яйцеклітин.
3. Розвиток статевих клітин: процеси сперматогенезу і овогенезу.
4. Характеристика стадії запліднення.
5. Характеристика дроблення, його закономірності і терміни.
6. Механізми гаструляції. Особливості формування зародкових листків.
7. Характеристика процесів первинного диференціювання зародкових листків і осьових органів.
8. Частини і похідні екто-, енто- і мезодерми.
9. Закономірності гісто- і органогенезу. Поняття і приклади ембріональної індукції.
10. Розвиток і будова провізорних органів у ссавців. Функції провізорних органів.
11. Загальна будова і розвиток плаценти.

2. ПИТАННЯ ДЛЯ КОНТРОЛЮ

1 Опишіть будову сперматозоїда і яйцеклітини, їх функціональні властивості
2. Перерахуйте стадії сперматогенезу і овогенезу. Опишіть основні зміни протягом кожної стадії.
3. Назвіть стадії ембріогенезу і пов'язані з ними процеси (періоди).
4. Назвіть основні типи дроблення і типи бластул, що їм відповідають.
5. Назвіть механізми гаструляції.
6. Назвіть стадії і охарактеризуйте процес утворення нервової трубки.
7. Назвіть похідні шкірної ектодерми.
8. Назвіть похідні нервової трубки і гангліозної пластинки.
9. Назвіть відділи мезодерми зародка.
10. Які тканини і органи розвиваються із сомітів?
11. Назвіть похідні сомітних (сегментних) ніжок.
12. Назвіть органи і тканини, що розвиваються із спланхнотому.
13. Назвіть похідні зародкової ентодерми і мезенхіми.

14. Перерахуйте провізорні органи у ссавців.
15. Назвіть джерела розвитку і функції амніона у ссавців.

16. Назвіть джерела розвитку і функції алантоїсу ссавців.
17. Назвіть джерела розвитку, функції жовточного мішка.
18. Назвіть джерела розвитку, функції хоріону.
19. Назвіть основні типи плацент за гістологічною і функціональною класифікаціями.
20. Функції плаценти.

Будова та функції статевих клітин

Спермій складається з **головки** та **хвостика**, має довжину 60 – 70 мкм. У хвостику розрізняють **зв'язуючий, проміжний, головний та дистальний відділи.**

- **Ядро** – базофільне, витягнутої грушеподібної форми, з щільним розташуванням хроматина. Ядро гаплоїдне, містить 22 аутосоми та 1 статеву хромосому (Х або Y). В ядерній оболонці повністю відсутні ядерні пори.

- **Акросома** – знаходиться в передній частині ядра під плазмолемою, похідне комплекса Гольджі, аналог лізосоми. Її мембрана зпереду прилягає до плазмолеми, ззаду – до ядерної оболонки. Містить ферменти, які розщеплюють компоненти прозорої зони яйцеклітини.

- **Цитоплазма** редукована до мінімуму, тонким шаром покриває ядро.

- **Хвостик** (забезпечує рух спермія зі швидкістю 1 – 5 мм в хвилину)**.**

1. **Зв'язуючий відділ** містить **проксимальну центріоль**, розташована у заглибині ядерної оболонки. Поряд знаходиться **дистальна центріоль**, від якої відходить осьова нитка – **аксонема**. Аксонема має структуру війки, складається з 9 периферичних дублетів мікротрубочок та двох розташованих в центрі мікротрубочок. Ззовні напроти кожного дуплета дистальної центріолі в зв'язуючому відділі знаходиться одна **сегментована колона.**
2. В **проміжному відділі** сегментовані колони продовжуються в 9 **щільних волокон**. Ззовні аксонеми та щільних волокон у вигляді спіралі розташовані **мітохондрії**.
3. В **головному відділі** два з дев'яти щільних волокон, розташованих одне напроти одного, різко потовщуються та перетворюються на **поздовжні стовпи**, з'єднаних між собою **боковими ребрами**. Формується **зовнішня волокниста оболонка**, що придає хвостику жорсткість та пружність.
   Таким чином, сегментовані колони, щільні волокна, поздовжні стовпи, бокові ребра та зовнішня волокниста оболонка формують **каркас хвостика**.

4. В **дистальному відділі** аксонема редукується.

Яйцеклітина – жіноча статева клітина з гаплоїдним набором хромосом. В процесі овуляції з яєчника виходить **вторинний овоцит** з незавершеним мейозом, заблокованим на метафазі другого мейотичного ділення. Блокада мейозу знімається лише при заплідненні, і закінчення мейозу з утворенням зрілої яйцеклітини (**овотиди**) відбувається одразу після нього.

Овотида – круглої форми, діаметр 130 мкм, містить 23 хромосоми, одна з яких Х-хромосома.

- В **цитоплазмі** присутні мітохондрії, комплекс Гольджі, розвинуті гранулярна та агранулярна ЕПС, трофічні (вітелін, ліпіди) та пігментні включення.
- Ззовні яйцеклітина оточена **плазмолемою**. Під нею знаходяться **кортикальні гранули.**
- Добре розвинутий цитоскелет

Всі яйцеклітини діляться на **алецитальні** (без жовтка) та **лецитальні** (з жовтком). Лецитальні яйцеклітини бувають **оліголецитальні** (маложовткові) та полілецитальні (багатожовткові). В залежності від розподілу жовтка в овоплазмі яйцеклітини діляться на **ізолецитальні** (рівномірний розподіл жовтка), **помірно телолецитальні** (жовток знаходиться на одному полюсі – вегетативному, на іншому – ядро та органели), **різко телолецитальні (**вегетативний полюс особливо виражений, займає більшу частину клітини).

Прогенез

Прогенез (гаметогенез) – процес утворення статевих клітин. В свою чергу, гаметогенез ділиться на **сперматогенез** (утворення сперміїв) та **овогенез** (утворення яйцеклітин).

Первинні статеві клітини **(гоноцити)** на стадії гаструляції (третій тиждень внутрішньоутробного розвитку) висіляються з епібласта до гіпобласта. Таким чином, знаходяться в стінці **жовточного мішка.**

На 5-6 тижні внутрішньоутробного розвитку гоноцити по кровоносним судинам повертаються до зародку, а саме в **потовщення целомічного епітелію (статеві валики) на поверхні первинної нирки**.

Сперматогенез.

1. Фаза розмноження. Сперматогонії – дрібні округлі клітини, які діляться мітозом. Бувають **темні** та **світлі** сперматогонії. Темні є істинно стовбуровими клітинами, стійкі до дії шкідливих факторів, здатні

здійснювати рідкі мітотичні поділи. Світлі діляться на А- і В-сперматогонії. **А-сперматогонії** є напівстовбуровими, здатними до частих поділів клітинами. При діленні кожної такої сперматогонії можуть виникати або дві А-сперматогонії, або одна А- і одна В-сперматогонія. **В-сперматогонії** також здатні до мітотичного поділу, але при цьому не відбувається **цитотомії**. При цьому клітини залишаються зв'язаними між собою цитоплазматичними містками, утворюючи **функціональний синцитій.**

2. **Фаза росту.** В-сперматогонії перетворюються на **сперматоцити I.** Для цього періоду характерний значний ріст ядра та цитоплазми клітин. Сперматоцити I мітотично не діляться, але вступають в період дозрівання.

3. Фаза дозрівання. Складається з двох послідовних поділів мейозом (мейоз I та мейоз II). **Мейоз I** є редукційним поділом (кількість хромосом зменшується вдвічі з формуванням гаплоїдного набору). Мейоз I має складну профазу, що складається з 5 фаз (лептотена, зіготена, пахітена, діплотена, діакінез). В телофазу відбувається цитотомія, в результаті утворюються **сперматоцити II** з гаплоїдним набором хромосом. Хромосоми складаються з двох хроматид. **Мейоз II** є екваційним. Починається одразу після мейоза I і відбувається за типом звичайного мітоза. В анафазі мейоза II до полюсів відходять хроматиди, а в результаті телофази утворюються **сперматиди**. Сперматиди, як і сперматоцити II, містять гаплоїдний набір хромосом, кожна з яких представлена однією хроматидою. Всі клітини, які утворюються в процесі сперматогенеза, зв'язані між собою цитоплазматичними містками.

4. Фаза формування. Найтриваліша (до 50 діб). З комплекса Гольджі утворюється акросома. Центросома, яка складається з двох центріолей, переміщується до протилежного полюсу. Проксимальна центріоль прилягає до ядра, дистальна ділиться на дві частини. З однієї частини утворюється джгутик, друга частина відіграє роль базального тільця. Утворюються елементи цитоскелета. Цитоплазма редукується, а ядро стає витягнутим, компактним та гіпербазофільним. Сперматозоїди відокремлюються від синцитія.

Відмінності між сперматогенезом та овогенезом

Сперматогенез	Овогенез
Фаза розмноження починається тільки з момента статевого дозрівання, триває все життя	Фаза розмноження відбувається тільки в ембріональному періоді, та нетривалий час після народження
Фаза росту починається одразу після фази розмноження, коротка	Фаза росту тривала
Фаза дозрівання характеризується	Фаза дозрівання характеризується

рівномірним поділом сперматоцитів	нерівномірним поділом овоцитів: утворюється одна яйцеклітина та три редукційних тільця
Є фаза формування	Фаза формування відсутня
Відбувається протягом всього життя чоловіка	Зупиняється після менопаузи

Періоди та етапи ембріогенезу

І. Зародковий – 1 тиждень розвитку, до імплантації зародка в стінку матки.

- **запліднення** (0-1 день),
- **дроблення** (2-6 день), внаслідок якого утворюється **бластоциста** (5-6 день)

ІІ. Ембріональний – 2-8 тиждень. Етапи:

- **імплантація** (7-8 день)
- **перша фаза гаструляції** (7 день)
- **утворення позазародкових органів** (протягом 2 тижня та до кінця ембріонального періоду)
- **друга фаза гаструляції** (14-17 день)
- **нотогенез - формування комплексу осьових зачатків** (18-28 день)
- **первинне формування тканин, органів та систем** (з кінця 3 тижня по 8 тиждень)

ІІІ. Плідний – 9-40 тиждень.
- **Подальший розвиток** тканин, органів та систем при функціонуванні плаценти та оболонок плоду.

Запліднення

Тип яйцеклітини у людини– **вторинна олігоізолецитальна** (в цитоплазмі рівномірно розподілена невелика кількість жовточних гранул).

Тип запліднення – **моноспермальний** (тільки один спермій може проникнути до овоцита ІІ).

Фази запліднення:

- **Зближення та дистантна взаємодія гамет, капацитація** сперміїв (до 7 годин).

Капацитація – активація сперміїв: різко посилюються їх метаболізм і рухливість, мембрана голівки втрачає деякі глікопротеїни, звдяки чому спермії здобувають властивість взаємодіяти з прозорою зоною овоцита. Спермії активно рухаються до овоцита завдяки биття їх джгутиків. Напрям їх рухів забезпечується **хемотаксисом** – здатність рухатися в сторону збільшення концентрації певних речовин (**гіногамонів**), які секретує овоцит; **реотаксисом** – здатність визначати напрям току слиза маткових труб та рухатися проти нього.

- **Контактна взаємодія** (в ампулярній частині маткової труби) і **акросомна реакція** сперміїв (до 12 год).

Взаємодія з прозорою зоною овоцита. Спермії досягають зернистого шару овоцита, проникають через фолікулярні клітини до прозорої зони, взаємодіють з нею: рецепторні білки плазмолеми спермія зв'язуються з ZP_3 прозорої зони овоцита, що викликає акросомну реакцію.

Акросомна реакція – вивільнення ферментів акросоми внаслідок розриву мембрани спермія: **пенетраза** сприяє відщепленню фолікулярних клітин від прозорої оболонки **(денудація**), **акрозин** та **гіалуронідаза** розчиняють прозору зону, утворюючи в ній вузький канал в місці проходженя спермія, **кисла фосфатаза** в наступній фазі буде розщеплювати оволему.

- **Проникнення спермія до овоцита II та кортикальна реакція.**

Один із сперміїв швидше за інших долає прозору зону та **вступає у взаємодію з оволемою**, внаслідок чого частина плазмолеми спермія вбудовується в оволему (чому сприяє кисла фосфатаза) і в овоплазму **проникають ядро і центріолі спермія**.

Одночасно в овоциті протягом декількох секунд відбувається **кортикальна реакція –** зміна трансмембранного потенціалу овоцита, збільшення в овоплазмі концентрації **іонів Ca^{2+},** які ініціюють **екзоцитоз вмісту кортикальних гранул,** що викликають модифікацію ZP_3 прозорої зони і остання **втрачає рецепторну здатність**, утворення **перивітелінового простору** між прозорою зоною та оволемою, ущільнення прозорої зони за рахунок модифікації ZP_2. Внаслідок цього прозора зона перетворюється на **оболонку запліднення** – непроникну для інших сперміїв.

Результат запліднення. При наявності ядра і центріолей спермія в оволемі овоцит II закінчує друге ділення мейозу, і **жіночий пронуклеус** зливається з **чоловічим пронуклеусом** з утворенням **зиготи**.

Дроблення

Дроблення - сукупність послідовних мітотичних поділів без періоду росту дочірніх клітин (в їх клітинному циклі відсутній період G_1 інтерфази при збереженні S-періоду реплікації ДНК), тому утворюються все більш дрібні клітини.

- **Оболонка запліднення** перешкоджає збільшенню розмірів зародка та потраплянню до нього поживних речовин ззовні (живлення відбувається за рахунок внутрішньоклітинних резервів – **аутотрофний тип живлення**).

- **Тип дроблення** у людини– **повне** (діляться всі клітини зародка), **асинхронне** (клітини діляться не одночасно), **нерівномірне** (утворюються клітини різного розміру).

- **Два типи бластомерів**: 1) великі темні, які діляться повільно (попередники ембріобласту); 2) дрібні світлі, діляться швидше (попередники трофобласта).

- **Результат дроблення** – утворення на 4 добу **морули –** щільного скупчення бластомерів (без порожнини).

- **Перетворення морули на бластоцисту** – на 5 добу в морулі з'являється порожнина, і з цього часу зародок має назву **бластоцисти.** Одночасно продовжується дроблення, зародок потрапляє в просвіт матки.

Будова бластоцисти:

1. **Трофобласт –** зовнішня одношарова стінка зі світлих дрібних клітин, в подальшому з нього розвивається хоріон
2. **Ембріобласт –** скупчення великих темних клітин у вигляді вузлика на внутрішній поверхні трофобласта. Дає початок іншим позазародковим органам (жовточний мішок, алантоїс, амніон) та всім тканинам власне зародка.
3. **Бластоцель –** порожнина, заповнена рідиною.

- **Втрата оболонки запліднення –** у трофобласті з'являються вирости, які поступово руйнують оболонку запліднення. Після її втрати мітотичні цикли клітин зародка стають звичайними і включають повноцінний період G_1 інтерфази. Тому в подальшому починає інтенсивно збільшуватися маса зародка.

- **Роль прозорої зони та оболонки запліднення:**

1. Входить до складу гемато-оваріального бар'єру;

2. Забезпечує видоспецифічність запліднення (несе рецептори до сперміїв);

3. Блокує поліспермію шляхом утворення щільної оболонки запліднення при кортикальній реакції;

4. Завдяки їй при дробленні бластомери зародку розташовуються компактно в обмеженому тривимірному просторі, що грає важливу роль для встановлення міжклітинних контактів в морулі;

5. Перешкоджає прилипанню зародка, клітини якого в цей час мають підвищені адгезивні властивості, до слизової маткової труби;

6. При багатоплідній вагітності перешкоджає злипанню сусідніх зародків.

Імплантація

Імплантація – проникнення зародка в товщу ендометрія. Відбувається на 7 добу, тривалість 40 год. У людини – **глибока, інтерстиціальна** (зародок проникає глибоко до ендометрію, при цьому втрачають цілісність кровоносні судини ендометрія).

- **Стадії:**

1. Адгезія – за допомогою трофобласта зародок прикріплюється до ендометрія.

2. Інвазія – трофобласт розростається, виділяє ферменти, які руйнують прилеглий ендометрій, завдяки чому зародок поступово повністю занурюється в ендометрій.

- **Зміни в трофобласті**. Внаслідок проліферації трофобласт стає двошаровим:

1. **цитотрофобласт –** внутрішній шар, зберігає клітинну будову, клітини починають синтезувати **хоріонічний гонадотропін.** На визначенні якого імунохроматографічним експрес-методом базується рання діагностика вагітності.
2. **симпластотрофобласт –** зовнішній шар, в якому всі клітини зливаються в симпласт. Активно продукує ферменти, руйнуючі прилеглий ендометрій, а також забезпечує живлення зародку продуктами розпаду тканин ендометрія **(гістіотрофний тип живлення).**

- **Зміни в ендометрії.** Навколо зародка утворюються **лакуни** – порожнини, заповнені материнською кров'ю. А між та під ними розвивається **децидуальна реакція:** розростаються судини, з'являється місцевий набряк, збільшується кількість **децидуальних клітин** – великих, округлих, з включеннями глікогена і ліпопротеїдів.

Перша фаза гаструляції

- Відбувається під час імплантації на 7 добу в ембріобласті шляхом **деламінації:**

1. Ембріобласт (шляхом ділення клітин) розщеплюється на два шари: **епібласт** (верхній) та **гіпобласт** (нижній). Останній є **позазародковою ентодермою.**

2. Між клітинами епібласта з'являється **амніотична порожнина з рідиною**, яка розщеплює епібласт на два листки – **амніотичну ектодерму (позазародкову ектодерму)**, яка прилягає до трофобласта, та **зародковий епібласт (ембріональний диск)–** має великі стовпчасті клітини. Саме з останнього у другу фазу гаструляції формуються три зародкові шари і з нього виселяються клітини позазародкової мезодерми, які заповнюють всю порожнину бластоцисти.

- **Результат першої фази гаструляції:** утворюється **ембріональний (зародковий) диск –** джерело майбутніх зародкових шарів, починають формуватися позазародкові органи.

Початкове формування позазародкових органів

Починається на протязі другого тижня. В основі – активна проліферація клітин та їх переміщення.

Похідні позазародкової ектодерми:

- **Амніон.** Його стінка складається з клітин **позазародкової ектодерми** та **позазародкової мезодерми**. Зв'язаний з хоріоном **амніотичною ніжкою**. Згодом утворює амніотичну оболонку, в яку занурений плід. Позазародкова ектодерма перетворюється в амніотичний епітелій – одношаровий плоский, потім – стовпчастий. На апікальній частині епітеліоцитів – мікроворсинки. Позазародкова мезодерма перетворюється на сполучнотканинну основу амніона, яка має два шари: **компактний** із щільної сполучної тканини – прилежить до епітелію та **губчастий** із слизової сполучної тканини, прилежить до хоріональної пластинки.

Функції амніона:

- Секретує навколоплідні води, формує водну оболонку навколо зародка, яка захищає його від несприятливих умов зовнішнього середовища – **захисно-механічна та секреторна функції.**

- **Всмоктувальна –** зворотнє всмоктування навколоплідних вод. Завдяки процесам всмоктування та секреції забезпечує обмін навколоплідних вод.

- **Регуляторна –** плод постійно заковтує певну кількість навколоплідних вод, які стимулюють ембріогенез та діяльність шлунково-кишкового тракта плода.

- **Видільна –** в навколоплідні води плод виділяє сечу і з нею кінцеві продукти обміну, які також виділяються з поверхні шкіри плода.

- **Ендокринна** – на пізніх етапах ембріогенезу амніон виробляє **простагландини,** які стимулюють родову діяльність. Прийом вагітною жінкою напередодні родів саліцилатів, які пригнічують синтез простагландинів, сприяють переношуванню вагітності.

- **Хоріон.**

1. Його вирости перетворюються на **первинні ворсини** – складаються з двох шарів трофобласта (9-10 день).

2. На початку 3 тижня внутрішню поверхню трофобласта заповнює **позазародкова мезодерма,** формуючи сполучнотканинну строму ворсин – вони стають **вторинними**.

3. Наприкінці 3 тижня після утворення перших кровоносних судин в жовточному мішку і алантоїса, судини по алантоїсу доходять до вторинних ворсин і вростають в них – ворсини стають **третинними.**

Ворсини хоріона занурюються в лакуни з материнською кров'ю – встановлюється новий тип живлення зародку – **гематотрофний.**

Функція хоріона: утворення плаценти.

Похідні позазародкової ентодерми:

- **Жовточний мішок.** Утворюється шляхом приєднання до **позазародкової ентодерми (гіпобласту)** клітин **позазародкової мезодерми.** Прилягає знизу до ембріонального диска. **Функції**: трофічна, дихальна, продукція первинних статевих клітин, кровотворна – в ньому з'являються перші кровоносні судини та клітини крові.

- **Алантоїс.** На 3-4 тижні в амніотичну ніжку вростає пальцеподібний виріст - алантоїс із заднього відділу кишкової трубки. **Функції:** бере участь у формуванні судинної сітки плаценти – є проводником кровоносних судин з жовточного мішка у вторинні ворсини хоріону, гістогенетична – проксимальна частина алантоїсу бере участь в утворенні частини перехідного епітелія сечового міхура. Існують нетривалий час, і після виконання своїх функцій редукуються (до 8 тижня).

Пупковий канатик – розвивається з мезенхіми амніотичної ніжки та жовточного мішка. В пупковий канатик включаються алантоїс і кровоносні судини. Після редукції алантоїсу та жовточного мішка в пупковому канатику проходять дві пупкові артерії та одна пупкова вена. Основу його складає слизова сполучна тканина, яка містить велику кількість гіалуронової кислоти з високими гідрофільними властивостями, що забезпечує її пружність та перешкоджає пережиманню судин. **Функції:** зв'язок ембріона з плацентою, проведення з неї до плоду кровоносних судин.

Друга фаза гаструляції

- Відбувається на 14-17 день, **зародковий епібласт (ембріональний диск)** стає трьохшаровим (формуються зародкові екто-, мезо- та ентодерма) шляхом **іммігрції** (переміщення клітин):

- **Поверхнева міграція:** клітини епібласту мігрують від переднього до заднього кінця тіла зародка і до центра. В результаті в центрі утворюється клітинне скупчення – **первинна смужка,** а зпереду від неї – **первинний (гензеновський) вузлик.** Клітини первинної смужки в центрі проривають епібласт та мігрують під його.

Результат: утворення первинної смужки, первинного вузлика.

- **Глибока міграція –** перша порція клітин під епібластом відтісняють клітини гіпобласту (позазародкової ентодерми) за межі зародкового диска і дають початок **зародковій ентодермі (зародок стає двошаровим)**. Наступні клітини мігрують в два потоки між епібластом (**зародковою ектодермою**) та зародковою ентодермою. Так утворюється **зародкова мезодерма** і зародок стає трьохшаровим. Крім зародкової мезодерми, з мігруючих клітин утворюється **позазародкова мезодерма (мезенхіма). Гензеновський вузлик** також мігрує під епібласт і утворює **хорду.** З усіх зародкових листків, а більш за все з мезодерми, мігрують клітини та заповнюють весь простір між листками – **зародкова мезенхіма.**

Результат: утворення трьохшарового зародку, нотохорди.

Утворення трьох зародкових листків з епібласту

Нотогенез - формування комплексу осьових зачатків

І. Ектодерма

- **Процес нейруляції**. Під індуктивним впливом хорди в серединній частині ектодерми з'являється потовщення – **нервова пластинка,** яка починає прогинатися – з'являються **нервовий жолобок** та по бокам від нього – **нервові валики.** На 22-23 добу края жолобка змикаються, утворюється **нервова трубка.** З нервових валиків диференціюються **нервні гребні (гангліозні пластинки)**, а в краніальній частині зародка також і **нервові плакоди.**

- **Шкірна ектодерма**

ІІ. Мезодерма – диференціювання мезодерми включає пресомітний і сомітний періоди. Розділяється на дорсальну та вентральну.

- **Хорда –** непарна осьова структура, навколо якої в подальшому формуватиметься хребет. В дорослому організмі залишається у вигляді пульпозних ядер міжхребцевих дисків.
- **Соміти.** Дорсальна мезодерма по довжині зародка ділиться на парні сегменти – соміти. Всього 44 пари. Кожний соміт диференціюється на три частини: **дерматом, міотом, склеротом.**
- **Нефротом –** знаходиться між дорсальною та вентральною мезодермою. В передніх відділах тіла зародка сегментується (**нефрогонотом або сегментні ніжки)**, в задніх – сегментації не підлягає (**нефрогенний тяж**).
- **Спланхнотом –** вентральна мезодерма, сегментації не підлягає, розділяється на **вісцеральний** та **парієтальний** листки. Між ними – **целом (вторинна порожнина тіла).**
- **Мезенхіма –** рухливі клітини з багаточисельними відростками.

ІІІ. Ентодерма – в результаті утворення тулубових складок зародок прогинається, внаслідок чого з кишкової ентодерми утворюється **кишкова трубка.**

Прехордальна пластинка – потовщення в головному кінці зародка, утворюється в кінці другої фази гаструляції, не містить мезодерми. В подальшому знаходиться в місці майбутнього ротового отвору, де

ектодерма та ентодерма близько прилягають одна до одної. Дає початок **орофарингеальній мембрані**.

Первинне формування тканин, органів та систем

Ембріональний гістогенез - процес утворення тканин в ембріогенезі з тканинних зачатків. Органогенез відбувається одночасно з гістогенезом та має спільні з ним механізми.

Механізми гістогенезу:

- **Ділення клітин.** В результаті ділення клітин зачатка наростає клітинний матеріал, зачаток досягає критичної маси, що запускає подальші гістогенетичні процеси. В ході гістогенезу клітини діляться **мітозом**. Може бути: 1) **стовбуровим** – з однієї материнської клітини утворюються дві стовбурові клітини; 2) **асиметричним** – одна з дочірніх клітин є стовбуровою, інша – диференціюється; 3) **квантальним** – обидві дочірні клітини диференціюються.

- **Ріст клітин.** Також призводить до збільшення загальної клітинної маси зачатка. В його основі – гіпертрофія та гіперплазія органел, накопичення включень.

- **Апоптоз.** Не менш важлива за ділення клітин. В результаті апоптозу регулюється чисельність клітин в тканині, відбувається її перебудова, зчезають рудиментарні залишки, елімінуються дефектні клітини (наприклад, із-за мутацій). В деяких випадках в ході гітогенезу закладається заздалегідь більше клітин, чим їх необхідно для розвитку тканин, і це складає певний матеріальний «запас». В подальшому зайві клітини помирають, при чому підлягають апоптозу найнеповноцінніші та дефектні. Особливо це явище виражено в нервовій тканині, де в ході гістогенезу помирає 50-85% нейронів. Приклад **формоутворюючої ролі** апоптозу – фаланги пальців роз'єднуються тому, що клітини в проміжках між ними помирають. Апоптоз лежить в основі **кавітації** – утворення порожнин в трубчастих органах і канальцях.

- **Міграція клітин.** Буває **пасивною** – в результаті тиску сусідніх клітин, та **активною** – за рахунок функціонування внутрішньоклітинних скоротливих структур цитоскелету, зв'язаних через плазмолему з поверхневими рецепторами.

- **Адгезія клітин та міжклітинні взаємодії.** Для утворення тканини необхідно, щоб клітини здійснили міграційні процеси, а потім сформували клітинні «ансамблі». Ініціація міграції пов'язана з втратою клітиною

адгезійних молекул **(кінець адгезії – початок міграції)**, Після початку міграції клітинна адгезія контролює міграцію: мігруючі клітини пізнають на поверхні інших клітин чи в позаклітинному матриксі адгезивні молекули, що забезпечує цілеспрямованість міграції. По завершенню міграції між клітинами встановлюються необхідні міжклітинні взаємодії за допомогою адгезійних молекул **(кінець міграції – початок адгезії).**

- **Детермінація –** процес визначення шляху, програми розвитку ембріональних зачатків в напрямі тієї чи іншої тканини. Механізм детермінації пов'язаний зі стійкою репресією одних та дерепресією інших генів, необхідних для розвитку клітин майбутньої тканини в потрібному напрямі.

- **Диференціювання –** стійка морфо-функціональна зміна раніше однакових клітин, придбання їми специфічних особливостей будови, необхідних для виконання специфічних функцій. **Молекулярно-генетичні основи диференціювання –** транскрипція, сплайсинг РНК, її процесинг, трансляція, тобто синтез специфічних м-РНК, і на них – специфічних білків. **Морфологічною основою диференціювання** є утворення зі специфічних білків специфічних клітинних органел.

- **Ембріональна індукція** – направлення гістогенетичних процесів у небхідному напряму шляхом виділення одним із зачатків речовин – **індукторів,** які впливають на інший зачаток (хімічні, біологічно активні речовини, гормони, фізичні фактори – рівень pH, концентрація електролітів, кисню).

I. Ектодерма

- З **нервової трубки** розвиваються: нервова тканина головного та спинного мозку, нейрогіпофіз. З **нервових гребнів (гангліозних пластинок):** чутливі спиномозкові та вегетативні ганглії, меланоцити шкіри, хромафінні клітини мозкової речовини наднирників, нейроендокринні клітини APUD-системи. З **нервових плакод:** чутливі ганглії голови, клітини органу нюху.
- **Шкірна ектодерма:** багатошарові епітелії, зубна емаль, епітелій передньої та проміжної частки гіпофізу, передній епітелій рогівки, епітелій кон'юнктиви та кришталика ока, внутрішнього вуха, нюховий епітелій носу та нюховий нерв.

II. Мезодерма

- **Соміти.**

- **дерматом: дерматомна мезенхіма** – дерма шкіри

- **міотом:** скелетна посмугована м'язова тканина
- **склеротом: склеротомна мезенхіма –** кісткові та хрящові тканини.

- **Нефротом**

- **нефрогонотом або сегментні ніжки:** переднирка, первинна нирка, у чоловіків – виносні канальці придатку яєчка
- **нефрогенний тяж:** епітелій всіх відділів нефрону кінцевої нирки

- **Спланхнотом**

- **вісцеральний листок:** серцева посмугована м'язова тканина, кіркова речовина наднирників, епітелій гонад
- **парієтальний листок**: мезотелій серозних оболонок
- **целом:** порожнини плевральна, перикардіальна, черевна
- **спланхнотомна мезенхіма:** сполучна та гладка м'язова тканина внутрішніх органів, судини, кров та лімфа.

III. Ентодерма

- **кишкова трубка:** епітелій шлунка, тонкої та товстої кишки, печінки, жовчного міхура, підшлункової залози.

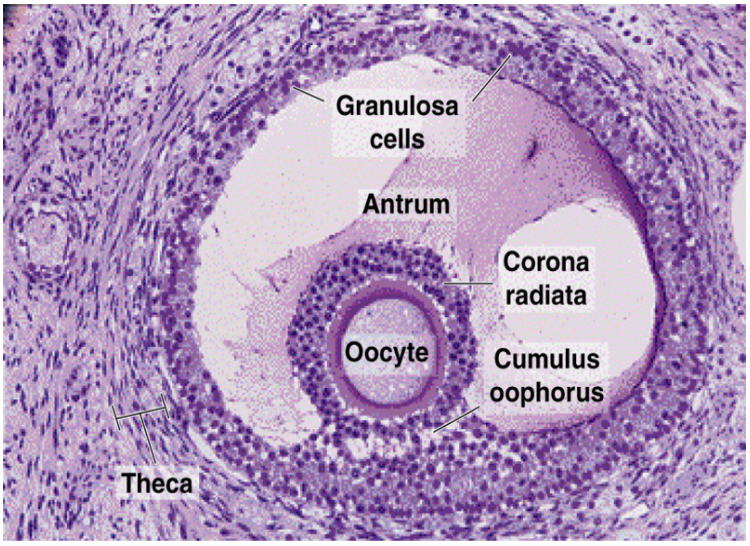
Прехордальна пластинка

- **клітини орофарингеальної мембрани** (змішаного екто- та ентодермального походження) включаються до складу клітин переднього відділу кишкової трубки. Похідні: епітелії ротової порожнини, глотки, стравоходу, дихальної системи (гортань, трахея, бронхи, легені), ендокринних залоз (аденогіпофіза, щитоподібної, паращитоподібної залоз), тимуса.

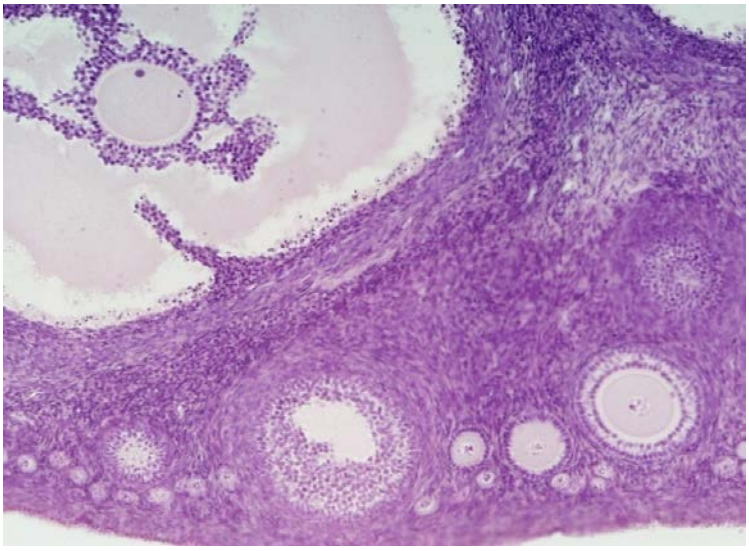
3. ПРАКТИЧНА РОБОТА НА ЗАНЯТТІ

3.1. Овоцит ссавця (Зріз яєчника). Забарвлення Г+Е.

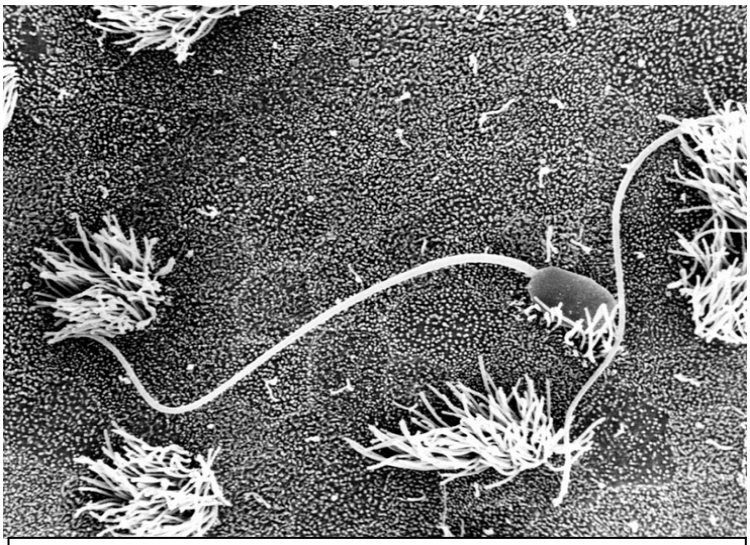
Препарат представлений яєчником ссавця. У зовнішній частині (у кірковій речовині) препарату розгляньте численні фолікули, що мають різні розміри і будову. Орієнтуючись на малюнки в навчальній таблиці або атласі, знайдіть на препараті первинний фолікул, що складається з овоцита 1 порядку, оточеного прозорою зоною і одним шаром фолікулярних клітин. На великому збільшенні вивчіть структуру



цитоплазми овоцита I порядку, що має зернисту структуру і оксифільне забарвлення, ядро овоцита I порядку з оболонкою, що має чіткий контур, великим ядерцем і зернами хроматину. Замалюйте фолікул, позначте перераховані структури.



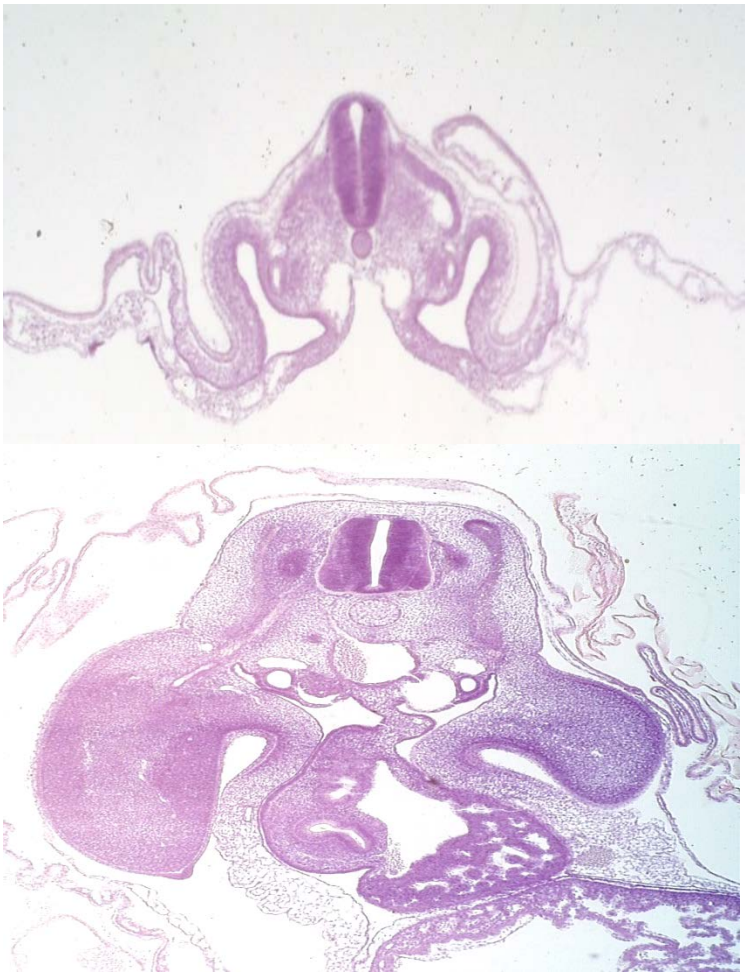
1.2. Сперматозоїди ссавця. Забарвлення залізним гематоксиліном.



Електронна скануюча мікрофотографія. Сперматозоїди людини

Знайдіть на препараті ділянку розташування мазка сім'яної рідини (забарвлений сірим кольором). Знайдіть і вивчіть на великому збільшенні сперматозоїди, що мають джгутикоподібну форму. Визначте наступні частини: голівку (має овальну форму, інтенсивно забарвлена), акросому на передньому кінці голівки, шийку (наступна за голівкою), хвостик

3.3. Поперечний зріз зародка птаха на стадії диференціювання мезодерми. Соміти, хорда, нервова трубка. Забарвлення залізним гематоксиліном.



Знайдіть зріз зародка і розташуйте його дорсальною (більш випуклою) стороною вгору. На малому, а потім на великому збільшенні розгляньте розташування і будову наступних зачатків: ектодерму - багатошаровий пласт клітин, що покривають дорсальну поверхню, нервову трубку - розташована під ектодермою і має овальну форму з центральною порожниною (невроцелем), хорду - розташована під нервовою трубкою, має округлу форму, ентодерму - вентральний шар плоских клітин. Між екто- і ентодермою розгляньте частини мезодерми: соміти - серединні (парааксіальні) потовщення мезодерми з боків від нервової трубки, сомітні ніжки - звужені ділянки мезодерми, розташовані латеральніше сомітів, спланхнотоми - бічні частини мезодерми, розділені на вісцеральний (прилеглий до ентодерми) і парієнтальний (прилеглий до ектодерми) листки, між якими розташовується вторинна порожнина тіла - ембріональний целом. Між зачатками знайдіть відростчаті клітини мезенхіми.

2. САМОСТІЙНА РОБОТА.

1. Складіть таблицю характеристики ранніх стадій ембріогенезу (запліднення, дроблення, гаструляція), відобразивши структуру зародка і механізми кожної з них.

2. Складіть таблицю характеристики провізорних органів у птахів і ссавців, відзначивши наявність кожного з них і функціональне значення.

3. На практичному занятті вивчіть запропоновані демонстраційні препарати і електронограми.

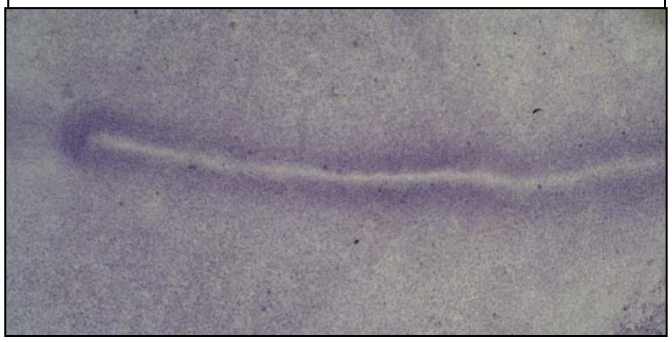
Демонстраційні препарати.

1. Первинна смужка зародка птаха. Забарвлення залізним гематоксиліном.

Електронограми.

1. Сперматида в періоді формування.
2. Сперматозоїд.
3. Овоцит і фолікулярний епітелій.

Первинна смужка зародка птаха



3. РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Кузнецов С. Л. Гистология, цитология и эмбриология : учеб. для мед. вузов / С. Л. Кузнецов, Н. Н. Мушкамбаров. – М. : МИА, 2007. – 600 с.
2. Данилов Р. К. Общая и медицинская эмбриология / Р. К. Данилов, Т. Г. Боровая. – СПб. : СпецЛит, 2003. – 231 с.
3. Карлсон Б. Основы эмбриологии по Пэттену : в 2 т. Т. 2. / Б. Карлсон; пер. с англ. Ю. К. Доронина, О. Б. Трубникова. – М. : Мир, 1983. – 389 с.
4. Садлер Т. В. Медична ембріологія за Лангманом : пер. з англ. / Т. В. Садлер. – Л. : Наутілус, 2001. – 550 с.

Теорії ембріології

Преформізм *Гіпократ вважав, що плід утворюється через змішування чоловічого сім'я і жіночої статевої клітини. Й усі органи виникають одночасно і незалежно один від одного. Ця ідея знову відродилась і стала домінуючою на протязі 17-18 століть. Згідно цієї теорії кожен зародок в мініатюрі з самого початку є уже цілком сформованим, має всі частини тіла і йому залишається тільки рости. Серед преформістів було дві течії:* ***анімалісти і овісти****. Анімалісти або сперматики вважали, що зародок преформований у сперматозоїді, який вигодовується в яйці. Овісти думали, що зародок у мініатюрі знаходиться в яйцеклітині, а сперма лише стимулює його ріст.*

Епігенез *Арістотель вперше заклав підвалини теорії, згідно якої частини зародка розвиваються і ростуть в певній послідовності. Гарвей цю тезу доповнив віталістичним поглядом про те, що матеріал материнського зачатка набуває форми майбутнього організму під впливом нематеріальних сил — "ентелехій", які закладені в сім'ї батька. Ідея розвитку шляхом прогресивного росту і диференціації швидко витіснила теорію преформізму.*

Ембріогенез *Встановлення того факту, що дорослий організм цілком складається із клітин і продуктів їхньої життєдіяльності, проклало шлях до відкриття основного положення ембріології: організм будь-якої нової істоти розвивається із однієї клітини, яка утворилась у результаті об'єднання батьківських і материнських статевих клітин при заплідненні. Разом із тим, успіхи молекулярної біології та генетики в другій половині XX століття доказали наявність в статевих клітинах детермінованих хімічних і біологічних структур (молекул ДНК), які визначають відтворення основних видів та індивідуальних особливостей організму, який розвивається.*