

МІНІСТЕРСТВО ОХОРОНИ ЗДОРОВ'Я УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ МЕДИЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
Кафедра гістології, цитології, ембріології
та патологічної морфології з курсом судової медицини

Т. Є. Нарбутова, І. Є. Запека

ЗАГАЛЬНА ЕМБРІОЛОГІЯ У ТЕРМІНАХ І ПОНЯТТЯХ

Навчально-методичний посібник
для самостійної роботи здобувачів вищої освіти
медичного та стоматологічного факультетів



Одеса

ОНМедУ

2025

МІНІСТЕРСТВО ОХОРОНИ ЗДОРОВ'Я УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ МЕДИЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
Кафедра гістології, цитології, ембріології
та патологічної морфології з курсом судової медицини

Т. Є. Нарбутова, І. Є. Запека

ЗАГАЛЬНА ЕМБРІОЛОГІЯ У ТЕРМІНАХ І ПОНЯТТЯХ

Навчально-методичний посібник
для самостійної роботи здобувачів вищої освіти
медичного та стоматологічного факультетів



Одеса

ОНМедУ

2025

УДК 611.018.1(038)(075.8)

Н28

Автори: Т. Є. Нарбутова, І. Є. Запека

Рецензенти:

О. М. Грабовий — доктор медичних наук, професор,
завідувач кафедри гістології, цитології та ембріології
Національного медичного університету імені О. О. Богомольця

З. М. Небесна — доктор біологічних наук, професор,
завідувач кафедри гістології та ембріології
Тернопільського національного медичного університету
імені І. Я. Горбачевського

Рекомендовано до друку

*Вченою радою Одеського національного медичного університету
(Протокол № 10 від 26 червня 2025 р.).*

Нарбутова Т. Є.

Н28 Загальна ембріологія у термінах і поняттях [Електрон-
не видання] : навч.-метод. посіб. для самостійної роботи
здобувачів вищої освіти медичного та стоматологічного
факультетів / Т. Є. Нарбутова, І. Є. Запека. — Одеса :
ОНМедУ, 2025. — 48 с.

ISBN 978-966-443-136-8

Навчально-методичний посібник «Загальна ембріологія в термінах і поняттях» створено з метою полегшення засвоєння базових понять ембріології здобувачами вищої освіти медичних університетів. Видання містить глосарій ключових термінів, що охоплюють основні етапи та закономірності розвитку людського організму на ранніх стадіях онтогенезу. Посібник може бути використаний під час підготовки до практичних занять, іспитів і ліцензійного інтегрованого іспиту «Крок-1».

Для здобувачів вищої освіти медичних та стоматологічних факультетів закладів вищої освіти зі спеціальностей І2 «Медицина», І1 «Стоматологія».

УДК 611.018.1(038)(075.8)

ISBN 978-966-443-136-8

© Т. Є. Нарбутова, І. Є. Запека, 2025

© Одеський національний
медичний університет, 2025

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА	4
ГЛОСАРІЙ ТЕРМІНІВ	5
Загальні поняття	5
Прогенез	7
Запліднення	10
Дроблення	12
Гастрюляція	13
Органо- і системогенез.	
Нервова система, ендокринна система, органи чуття	15
Серцево-судинна система.....	21
Розвиток зуба	25
Травна система	28
Сечовивідна та статеві системи	33
Позазародкові органи.....	36
КЛЮЧІ ВІДПОВІДЕЙ НА ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ	41
СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ.....	42

Не можна зрозуміти життя,
не осягнувши його початок.
Карл Бер

ПЕРЕДМОВА

Знання ембріології є фундаментом для розуміння морфогенезу органів і систем організму людини, особливо в контексті патологій розвитку. Опанування термінології — перший крок у засвоєнні цієї складної, але надзвичайно важливої дисципліни.

Метою цього навчально-методичного посібника є формування у студентів чіткого уявлення про основні поняття загальної ембріології. У форматі глосарія подано ключові терміни, що супроводжуються стислими та точними визначеннями, адаптованими до навчального процесу медичних закладів вищої освіти. Такий підхід сприяє швидкому засвоєнню матеріалу, повторенню та самоконтролю знань.

Посібник буде корисним як під час аудиторної роботи, так і в процесі самостійної підготовки до практичних занять, модульного контролю та ліцензійного іспиту «Крок-1».

Цей навчально-методичний посібник присвячено визначній події — 125-річчю від дня заснування Одеського національного медичного університету, одного з найстаріших і провідних закладів вищої медичної освіти України. У 2025 році наш університет святкує поважний ювілей, і ми щиро пишаємося можливістю зробити внесок у його науково-освітню спадщину.

З повагою, автори.

ГЛОСАРІЙ ТЕРМІНІВ

ЗАГАЛЬНІ ПОНЯТТЯ

Ембріологія (від грец. *ἐμβρυον* — «зародок» та *λογία* — «наука») — це наука про формування, будову та розвиток ембріона та позазародкових органів.

- **Загальна ембріологія** вивчає найбільш загальні закономірності формування і розвитку зародків тваринних організмів.

- **Спеціальна ембріологія** вивчає особливості індивідуального розвитку представників окремих груп або видів тварин.

- **Ембріологія людини** (медична ембріологія) вивчає закономірності формування, розвитку та будови людського ембріона і провізорних органів, причини порушень цього розвитку, розвиток аномалій; вплив факторів довкілля на ембріогенез, а також механізми його регуляції.

- **Медична ембріологія** досліджує можливості екстракорпорального запліднення та розвитку зародка і можливості клонування тварин.

Ембріогенез — це період онтогенезу (індивідуального розвитку) людини, що триває з моменту формування зиготи, яка є результатом запліднення яйцеклітини сперматозоїдом, до народження.

Періоди ембріогенезу — це періоди внутрішньоутробного розвитку, що мають принципові відмінності у морфогенезі. Акушерсько-клінічна періодизація пов'язана з можливим розвитком відповідних патологій і має три періоди: початковий, або **бластогенез**, — 1-ша–15-та доба розвитку, **зародковий період** (ембріональний) — 16–75-та доба розвитку, **плідний** (фетальний), триває з 76-ї доби внутрішньоутробного розвитку до народження дитини; він може бути раннім фетальним (76–180-та доба) та пізнім фетальним (181-ша–280-та доба). У кожному з цих періодів можливий розвиток патологій, пов'язаних з порушенням процесів, які відбуваються саме у цей період (гаметопатії, бластопатії, ембріопатії, фетопатії).

Критичні періоди — це періоди розвитку організму (пренатального та постнатального), коли організм найбільш сприйнятливий до шкідливих впливів різної етіології. До них включають:

1. Розвиток статевих клітин — овогенез і сперматогенез.
2. Запліднення.
3. Імплантація (7–8-ма доба ембріогенезу).

4. Розвиток осьових зачатків органів і формування плаценти (3–8-й тиждень розвитку).

5. Стадія посиленого росту головного мозку, формування основних функціональних систем організму та диференціація статевого апарату (15–24-й тиждень).

6. Народження.

7. Період новонародженості (до 1 року).

8. Статеве дозрівання (11–16 років).

***Тести для самоконтролю
до підрозділу «Загальні поняття»***

1. Що є результатом запліднення яйцеклітини сперматозоїдом?

- А) ембріон;
- Б) зигота;
- В) бластула;
- Г) провізорні органи;
- Д) фетальний період.

2. Яке твердження найкраще описує медичну ембріологію?

- А) вивчає етапи розвитку рослинного зародка;
- Б) досліджує розвиток органів у комах;
- В) аналізує будову та розвиток людського ембріона;
- Г) вивчає механізми регуляції ембріогенезу й аномалії розвитку;
- Д) описує процеси клонування людини.

3. Що вивчає загальна ембріологія?

- А) особливості ембріогенезу людини;
- Б) загальні закономірності формування та розвитку зародків тварин;
- В) механізми клонування тварин;
- Г) генетичні мутації під час ембріогенезу;
- Д) вплив факторів довкілля на ембріон.

4. Яка стадія ембріогенезу триває з 76-ї доби внутрішньоутробного розвитку до народження?

- А) гаметопація;
- Б) початковий період;

- В) зародковий період;
- Г) бластогенез;
- Д) плідний період.

5. Коли відбувається імплантація ембріона?

- А) на 7–8-му добу ембріогенезу;
- Б) у 3-й тиждень розвитку;
- В) на 15–24-му тижні внутрішньоутробного періоду;
- Г) під час статевого дозрівання;
- Д) в момент запліднення.

ПРОГЕНЕЗ

Оогенез — це процес розвитку жіночих статевих клітин з оогоній через стадію ооцитів 1-го і 2-го порядків до утворення зрілих яйцеклітин.

Оогонії — камбіальні клітини статевого епітелію яєчника, з яких через стадії ооцитів 1-го та 2-го порядків у процесі оогенезу розвиваються зрілі жіночі статеві клітини — яйцеклітини. Оогонії містять диплоїдний набір хромосом.

Прогенез — це процес утворення зрілих статевих чоловічих і жіночих клітин (сперматогенез та оогенез відповідно).

Сперматогенез — процес розвитку чоловічих статевих клітин із сперматогоній. У сперматогенезі розрізняють чотири періоди: розмноження; 2) росту; 3) дозрівання; 4) формування. Клітинні форми, що відповідають цим періодам розвитку, називаються: 1) сперматогонії; 2) первинні сперматоцити; 3) вторинні сперматоцити; 4) сперматиди та сперматозоїди. Головною особливістю сперматогенезу є мейоз в результаті чого відбувається редукція хромосом і перетворення диплоїдних сперматоцитів у гаплоїдні сперматозоїди.

Сперматозоїди — це зрілі чоловічі статеві клітини, які утворюються в процесі сперматогенезу і здатні до активного руху. У них розрізняють головку, шийку та хвіст. До складу *головки* входить щільне ядро, передня поверхня якого покрита плоским мішечком (видозмінений комплекс Гольджі — акросома). *Акросома* містить ферменти (акрозин, гіалуронідазу, трипсин тощо), які розчиняють оболонки яйцеклітини. У *шийці* біля заднього полюса ядра розташовані проксимальна та дистальна центріолі. Від останньої починається осьова нитка, що заходить у хвостовий відділ. Друга половина дистальної

центріолі у вигляді кільця розташовується каудальніше. **Хвіст** сперматозоїда відповідає за його рухливість і поділяється на три основні частини: *серединна частина* (завдовжки приблизно 7 мкм), містить спіральні обгорнуті навколо грубих волокон і аксонемного комплексу мітохондрії. Вони виробляють енергію, необхідну для руху хвоста; *головна частина* (найдовша частина хвоста, близько 40 мкм). Вона містить волокнисту оболонку, розташовану зовнішньо до грубих волокон та аксонемного комплексу; *кінцева частина*: остання ділянка джгутика (приблизно 5 мкм завдовжки) містить лише аксонемний комплекс.

Яйцеклітина (ЯК) — це жіноча статеві клітина, що містить ядро та цитоплазму. Вона має первинну оболонку (*плазмалема ооцита*, яка утворює мікроворсинки), а також вторинну оболонку — слизово-білкову (*блискуча оболонка*). У цитоплазмі багато вільно розташованих рибосом, гранулярна ендоплазматична сітка, помірно розвинені мітохондрії, пластинчастий комплекс (апарат Гольджі). На периферії цитоплазми є кортикальні гранули, що містять глікозаміноглікани. Включення жовтка утворені фосфоліпідами, протеїнами та вуглеводами.

- **Алецитальні** — ЯК, в яких жовток відсутній (від грец. *lecithos* — жовток).

- **Оліголецитальні** — ЯК з невеликою кількістю жовтка (від грец. *oligos* — малий).

- **Первинно-оліголецитальні** — ЯК примітивних хордових.

- **Вторинно-оліголецитальні** — ЯК ссавців і людини.

- **Полілецитальні** — ЯК з великою кількістю жовтка (від грец. *poly* — багато).

- **Мезолецитальні** — ЯК, що містять середню кількість жовтка. (від грец. *mesos* — середній).

- **Ізолецитальні** — ЯК, в яких жовті включення розподілені рівномірно (від грец. *isos* — рівний).

- **Телолецитальні** — ЯК, у яких жовток сконцентрований біля вегетативного полюса, а органели — біля анімального полюса (від грецького *thelos* — кінець).

- **Центролецитальні** — ЯК, у яких жовток знаходиться в центрі.

- **Помірно телолецитальні** — наприклад ЯК амфібій, що містять середню кількість жовтка.

• **Різко телолецитальні** — ЯК птахів і плазунів, що містять значну кількість жовтка, який концентрується на вегетативному полюсі.

Тести для самоконтролю до підрозділу «Прогенез»

1. Що є основною особливістю сперматогенезу?

- А) мейоз та редукція хромосом;
- Б) збільшення кількості жовтка;
- В) формування сперматогоній;
- Г) активне переміщення сперматоцитів;
- Д) розвиток слизово-білкової оболонки.

2. Яка структура в сперматозоїді містить ферменти, що розчиняють оболонки яйцеклітини?

- А) кортикальні гранули;
- Б) дистальна центріоль;
- В) головна частина хвоста;
- Г) акросома;
- Д) апікальна мембрана.

3. Що є джерелом розвитку жіночих статевих клітин?

- А) сперматоцити;
- Б) оогонії;
- В) сперматогонії;
- Г) акробласт;
- Д) аксонемний комплекс.

4. Який тип яйцеклітин містить середню кількість жовтка?

- А) центролецитальні;
- Б) телолецитальні;
- В) мезолецитальні;
- Г) оліголецитальні;
- Д) алецитальні.

5. Який період розвитку чоловічих і жіночих статевих клітин включає сперматогенез та овогенез?

- А) прогенез;
- Б) морфогенез;
- В) оогенез;

- Г) метаморфоз;
- Д) онтогенез.

ЗАПЛІДНЕННЯ

Акрсомна реакція — вивільнення ферментів акросоми для руйнування блискучої оболонки яйцеклітини, що дає змогу сперматозоїду проникнути всередину.

Андрогамони — це хімічні речовини, які виділяються чоловічими статевими клітинами (сперматозоїдами) для покращення взаємодії сперматозоїдів з яйцеклітиною. Розрізняють андрогамон-I та андрогамон-II. Їхні основні функції полягають в активації сперматозоїдів, регуляції процесу злиття гамет і забезпеченні вибірковості запліднення.

Гіногамони — це хімічні речовини, які мають специфічний вплив на сперматозоїд, забезпечуючи хемотаксис та дію на процес запліднення, стимулюючи капацитацію і активуючи акросомну реакцію. Розрізняють **гіногамон I** та **гіногамон II**. Гіногамон II (фертилізин) викликає аглютинацію сперматозоїдів.

Запліднення — це злиття чоловічих і жіночих статевих клітин, внаслідок чого утворюється одноклітинний організм — **зигота**. У процесі запліднення виділяють дві фази: **дистантну** та **контактну**.

- **Дистантна фаза запліднення** — це перша стадія, характеризується зближенням статевих клітин на відстані, що забезпечується хемотаксисом, а також рухом сперматозоїдів і війок епітелію маткових труб.

- **Контактна фаза запліднення** — це фаза запліднення, коли сперматозоїд зустрічається з яйцеклітиною, виділяє ферменти, які руйнують контакти між фолікулярними клітинами та блискучу оболонку, що дає можливість рухатися далі.

- **Пенетрація** — третя фаза запліднення, коли сперматозоїд проникає у цитоплазму ооцита й ініціює кортикальну реакцію.

Капацитація — процес модифікації клітинної оболонки та мембран акросоми сперматозоїда в жіночих статевих шляхах, при якому звільняються акросомні ферменти сперматозоїда, що робить його здатним до проникнення в яйцеклітину.

Кортикальна реакція — це процес, який відбувається одразу після проникнення сперматозоїда в яйцеклітину внаслідок дегрануляції кортикальних гранул у перивітеліновий простір. Біологічне зна-

чення цього процесу полягає у **запобіганні поліспермії** за рахунок модифікації оболонки яйцеклітини (стає непроникною для інших сперматозоїдів).

Тести для самоконтролю до підрозділу «Запліднення»

1. Яка основна функція акросомної реакції?

- А) стимулювання рухливості сперматозоїдів;
- Б) руйнування блискучої оболонки яйцеклітини;
- В) запобігання проникненню сперматозоїдів;
- Г) активація кортикальної реакції;
- Д) формування зиготи.

2. Що таке андрогамони?

- А) гормони, що регулюють жіночий цикл;
- Б) білки, що стимулюють сперматозоїд до руху;
- В) хімічні речовини, що покращують взаємодію сперматозоїдів з яйцеклітиною;
- Г) ферменти, які руйнують акросому;
- Д) елементи кортикальної реакції.

3. Яку функцію виконує гіногамон?

- А) запобігає заплідненню;
- Б) активує акросомальну реакцію;
- В) стимулює руйнування яйцеклітини;
- Г) пригнічує рухливість сперматозоїдів;
- Д) підсилює кортикальну реакцію.

4. Яка стадія запліднення передбачає хемотаксис?

- А) капацитація;
- Б) контактна фаза запліднення;
- В) дистантна фаза запліднення;
- Г) активація андрогамонів;
- Д) формування зиготи.

5. Яке біологічне значення кортикальної реакції?

- А) полегшення проникнення сперматозоїда в яйцеклітину;
- Б) стимулювання руху сперматозоїдів;
- В) запобігання поліспермії;

- Г) збільшення кількості сперматозоїдів;
- Д) відновлення блискучої оболонки яйцеклітини.

ДРОБЛЕННЯ

Дроблення — це послідовний мітотичний поділ зиготи на клітини, які називаються **бластомерами**, що відбувається без їхнього росту до розмірів материнської клітини. Із кожним поділом розмір бластомера стає меншим (від грец. *blastos* — зачаток, *meros* — частина), доки не встановиться співвідношення ядра та цитоплазми, характерне для соматичних клітин даного виду тварин.

- **Повне (голобластичне) рівномірне дроблення.** Цей тип дроблення характеризується тим, що поділ відбувається по всій зиготі, і утворюються однакові за розміром бластомери. Прикладом такого дроблення є дроблення у ланцетника.

- **Повне (голобластичне) нерівномірне дроблення.** При цьому типі дроблення (від грец. *holos* — цілий) поділ також охоплює всю зиготу, але утворюються неоднакові за розміром бластомери. Більші бластомери формуються на вегетативному полюсі, як це спостерігається у амфібій.

- **Меробластичне дроблення** (від грец. *meros* — частина) — це неповне, часткове дроблення, що спостерігається у птахів і плазунів. При цьому дробиться лише частина яйцеклітини — ділянка на анімальному полюсі.

- **Повне (голобластичне) асинхронне, нерівномірне дроблення.** Це тип дроблення, при якому відбувається поділ усієї зиготи, але він є асинхронним та нерівномірним. Утворюються два види бластомерів: дрібніші світлі та більші темні.

Морула — це багатоклітинний зародок, що має форму тутової ягоди. Вона складається з темних бластомерів, які розташовані в центрі й утворюють **ембріобласт**, та світлих бластомерів, розташованих на периферії, що формують **трофобласт**.

Бластоциста (від грец. *blastos* — зачаток, *kystis* — міхур) — це багатоклітинний зародок, який має порожнину, інакше кажучи, це **зародковий пухирець**. Вона складається з **трофобласта**, що утворює стінку пухирця **ембріобласта**, який знаходиться в порожнині й прилягає до внутрішньої поверхні трофобласта у вигляді вузлика, що складається з кількох бластомерів; порожнини пухирця, яка назива-

ється **бластоцелем**, заповненої рідиною та клітинами позазародкової мезодерми (**мезенхіми**).

ГАСТРУЛЯЦІЯ

Гастрюляція — це процес утворення зародкових листків і осювих зачатків органів, відбувається різними шляхами.

- **Імміграція** — спосіб гастрюляції, при якому частина бластомерів стінки бластули переміщується, утворюючи другий шар.

- **Інгагінація** (або випинання) — спосіб гастрюляції, при якому частина стінки бластули втискується всередину.

- **Епіболія (обростання)** — спосіб гастрюляції, при якому клітини однієї ділянки стінки бластули, що швидко діляться, обростають інші ділянки, де дроблення відбувається повільніше, оскільки бластомери перевантажені жовтком.

- **Делямінація (розщеплення)** — спосіб гастрюляції, при якому шляхом тангенціального поділу стінки бластули утворюються два шари клітин (зародкові листки).

Дерматом — латеральна частина соміта, шкірна пластинка, що повністю розпадається на мезенхіму, з якої формуються глибокі шари шкіри.

Дорсальна мезодерма — частина мезодерми, яка сегментується та формує соміти.

Зародковий диск — складається з **епібласта** (потовщеного дна амніотичного пухирця) та **гіпобласта** (даху жовткового пухирця).

Зародкові листки — ембріональні джерела розвитку тканин (гістогенез), із сукупності яких розвиваються органи (органогенез).

Ектодерма — зовнішній зародковий листок, джерело розвитку нервової системи, шкірної ектодерми.

Ентодерма — внутрішній зародковий листок, джерело розвитку епітелію та залоз шлунково-кишкового тракту.

Епібласт — зовнішній зародковий листок, що містить зачатки ектодерми, нервової трубки, хорди, мезодерми і зародкової ентодерми.

Мезодерма — третій зародковий листок, що знаходиться між ектодермою та ентодермою.

Мезенхіма — ембріональний зачаток сполучної тканини, що утворюється в результаті виселення клітин з усіх зародкових листків, але переважно з мезодерми.

Міотом — центральна частина соміта, що перетворюється на скелетну м'язову тканину.

Незародкова мезодерма (мезенхіма) — клітини, що виселяються із зародкового листка семидобового зародка в порожнину бластоцисти.

Нефротом — проміжна частина мезодерми, джерело розвитку епітелію нирок і гонад.

Первинна смужка — потовщений клітинний тяж в епібласти, що утворюється в результаті імміграції до центру ембріонального диска.

Первинний вузлик — передня потовщена (розширена) частина первинної смужки.

Склеротом — клітини, що становлять медіавентральну ділянку соміта, є джерелом утворення скелета.

Спланхнотом — вентральна мезодерма, що розщеплюється на два листки:

- паріетальний листок — зовнішній, пристінковий листок;
- вісцеральний листок — внутрішній листок, що входить до складу зовнішніх оболонок внутрішніх органів.

Тулубова складка — циркулярна складка, що відокремлює зародковий матеріал (який входить до складу тіла зародка) від позазародкового. Формування тулубних складок веде до перетворення форми зародка зі сплющеного диска (щитка) в об'ємне тіло.

Целом — вторинна порожнина тіла зародка, розташована між паріетальним і вісцеральним листками спланхнотомы.

Тести для самоконтролю до підрозділу «Гастроляція»

1. Який процес визначається як утворення зародкових листків та осевих зачатків органів?

- А) делямінація;
- Б) бластуляція;
- В) епіболія;
- Г) гастрюляція;
- Д) целомізація.

2. Який спосіб гастрюляції передбачає переміщення частини бластомерів стінки бластули, утворюючи другий шар?

- А) епіболія;

- Б) інвагінація;
- В) імміграція;
- Г) деламінація;
- Д) склеротомія.

3. Що є джерелом розвитку нервової системи та шкірної екто-дерми?

- А) ектодерма;
- Б) ентодерма;
- В) мезодерма;
- Г) спланхнотом;
- Д) нефротом.

4. Який спосіб гастрულляції передбачає втискування частини стінки бластули всередину?

- А) склеротомія;
- Б) деламінація;
- В) епіболія;
- Г) імміграція;
- Д) інвагінація.

5. Що являє собою зародковий щиток?

- А) дорсальну мезодерму;
- Б) потовщений клітинний тяж в епібласті;
- В) передню потовщену частину первинної смужки;
- Г) структуру, що складається з епібласта та гіпобласта;
- Д) вторинну порожнину тіла.

ОРГАНО- І СИСТЕМОГЕНЕЗ. НЕРВОВА СИСТЕМА, ЕНДОКРИННА СИСТЕМА, ОРГАНИ ЧУТТЯ

Бічні пластинки нервової трубки. На поперечному зрізі в **нервовій трубці** розрізняють чотири ділянки стінки: **дорсальна** — **пластинка даху**, **вентральна** — **пластинка дна** і дві **бічні пластинки**. Потовщені бічні пластинки нервової трубки, у свою чергу, діляться поздовжньою борозенкою на **дорсальну пластинку** та **вентральну** — **основну**.

На цій стадії розвитку в нервовій трубці можна виділити три шари (зони):

1. Внутрішній епендимний шар, що вистилає канал нервової трубки.

2. Середній шар — мантийний (плащовий), клітинний склад якого збільшується за рахунок як мітотичного поділу власних клітин, так і переміщення клітин з внутрішнього епендимного шару (який також характеризується активним мітотичним поділом клітин).

3. Зовнішній шар — крайова вуаль. Останній шар утворений відростками клітин епендимного та плащового шарів.

Надалі клітини епендимного шару перетворюються на **циліндричні епендимні клітини** (гліальні), що вистилають центральний канал спинного мозку. Із мантийного шару утворюється **сіра речовина**. Клітини цього шару диференціюються в **нейробласти**, які перетворюються на **нейроцити** (нейрони), і **спонгіобласти**, що дають початок клітинам **нейроглії** (астроцитам та олігодендроцитам).

Нейробласти передніх рогів диференціюються в **рухові нейрони ядер передніх рогів** (корінцеві нейроцити). Аксони цих нейроцитів виходять зі спинного мозку, утворюючи його передні корінці. У задніх рогах і проміжній зоні розвиваються ядра, що складаються з пучкових, асоціативних і комісуральних клітин. Їхні аксони виходять із сірої речовини в білу, утворюючи різні провідні шляхи. У задні роги входять нейрити чутливих клітин, що розташовуються в спинномозкових вузлах. Цими нейритами утворені задні корінці спинного мозку.

Гангліозна пластинка. Одночасно із замиканням **нервового жолобка в нервову трубку** утворюються зачатки **спинномозкових гангліїв**. На розгорнутій нервовій пластинці зачатки спинномозкових гангліїв лежать у найлатеральніших її частинах, на межі зі **шкірною ектодермою**. При змиканні країв нервового жолобка вони сходяться разом і, потрапляючи під ектодерму, лягають над дорсальною частиною нервової трубки, утворюючи над нею суцільну **гангліозну пластинку**, що прямує вздовж спинного мозку.

Передній мозковий пухирець (передній, кінцевий мозок) — є зачатком великого мозку. Цей пухирець інтенсивно розвивається і дає початок найбільш значній частині мозку, а саме півкулям великого мозку; з нього ж розвиваються нюхові частки. Порожнина пухирця дає порожнини бічних шлуночків.

Кишеня Ратке — непарне випинання дорсальної стінки ротової порожнини попереду глоткової перетинки, згодом відокремлюється

від епітелію ротової порожнини і зростається з мозком. Із нього утворюється передня залозиста частка гіпофіза.

Кришталиковий пухирець — у процесі розвитку очна плакода, потовщене місце у шкірній ектодермі, що є зачатком кришталіка, поступово вгинається і відокремлюється від ектодермального шару, перетворюється на пухирець, стінка якого складається з одного шару циліндричних клітин. Спочатку ці клітини однакові, але в подальшому епітелій, що утворює стінку цього пухирця, обернену до очного яблука, стає вищим, і його клітини, витягуючись все більше і більше в довжину, перетворюються на кришталикові волокна. Епітелій протилежної стінки, оберненої до ектодерми, в міру розвитку волокон поступово сплющується і перетворюється на плоский епітелій кришталикової сумки, яка сама є похідною цього епітелію.

Задній (четвертий) мозковий пухирець (задній або ромбоподібний пухирець) дає початок мозочку і варолієвому мосту, передньому мозковому парусу. Порожнина пухирця бере участь в утворенні четвертого шлуночка.

• **Задній (п'ятий) мозковий пухирець** бере участь у розвитку довгастого мозку, заднього мозкового паруса. Порожнина пухирця частково бере участь в утворенні четвертого шлуночка.

Мозкові вигини. На початку, при своїй закладці в головному відділі нервової трубки, мозкові пухирці лежать приблизно на одній прямій лінії, що є продовженням спинного мозку. У людини, у зв'язку з потужним розвитком головного мозку, головний кінець нервової трубки утворює три вигини: **тім'яний, потиличний, мостовий.**

Первинні мозкові пухирці — утворюються в передньому відділі нервової трубки. Тут формуються три послідовні розширення, що називаються **первинними мозковими пухирцями** і є у своїй сукупності зачатком головного мозку. Відразу ж після своєї закладки передній і задній первинні пухирці поділяються кожен на два вторинні, після чого весь зачаток головного мозку складається з п'яти пухирців.

Мостовий вигин — цей вигин розташовується у ділянці, в нижній стінці якої утворюється вароліїв міст. Цей вигин дуже сильний і спрямований, порівняно зтім'яним і потиличним, у протилежний бік до переднього. Завдяки цьому вигину мозочок покриває дорсальну стінку заднього мозкового пухирця.

Нервова пластинка (медулярна пластинка). У ектодермі на спинній поверхні зародка виділяється смужка, що складається з ви-

щих клітин. Ця смужка дістала назву **нервова пластинка** і є зачатком усієї нервової системи.

Нервова трубка. Після стадії нервового жолобка у розвитку нервової системи настає стадія утворення нервової трубки. Краї нервового жолобка загортаються догори і зростаються один з одним, внаслідок чого нервовий жолобок перетворюється на трубку. Спочатку та частина нервової трубки, яка є зачатком спинного мозку, має стінку приблизно однакової товщини по всьому поперечнику. Однак потім, внаслідок нерівномірного росту різних її відділів, співвідношення різко змінюється. Верхня (дорсальна) і нижня (вентральна) стінки спинномозкової трубки різко відстають у рості, тимчасом як бічні стінки, навпаки, інтенсивно розростаються. На розрізі верхня та нижня стінки виглядають як тонкі, вузькі смужки, що мають відповідні назви: **пластинка даху** і **пластинка дна**. Бічні пластинки, навпаки, досягають значної товщини. У середній частині такої нервової трубки проходить **центральний канал**.

Нейробласти — ембріональні клітини, з яких розвиваються нервові клітини.

Нервовий жолобок — одна зі стадій розвитку нервової системи. Краї ектодерми на межі з нервовою пластинкою починають підніматися та рости назустріч одна одній. У результаті нервова пластинка ніби занурюється під ектодерму і утворюється жолобок, краї якого сформовані зростаючими назустріч краями ектодерми, а дно — нервовою пластинкою.

Нюхові ямки — утворюються на передньому кінці лобового відростка, з боків від серединної лінії, відокремлюючи середню частину відростка (разом зі щилиною очних западин) від бічних лопатей. Вони ростуть углиб, назад та вниз. Своїми сліпими кінцями вони досягають тієї поверхні лобного виросту, яка утворює дах ротової западини. Ця тонка перегородка потім проривається і утворюються отвори — первинні хоани, що сполучаються з ротовою западиною.

Очний келих — із розвитком **кришталіка** відбуваються глибокі зміни в **очному пухирці**. Він перетворюється на **очний келих**. Це відбувається внаслідок того, що його стінка, обернена до кришталіка, вгинається. Завдяки цьому утворюється подібність двостінного келиха — очний келих. Внутрішня стінка очного келиха згодом потовщується і перетворюється на **сітківку**; зовнішня ж залишається тонкою, зберігає епітеліальний характер, пігментується і утворює **пігментний епітелій сітківки**.

Очна плакода — це ділянки **ектодерми**, розташовані навпроти **очних пухирців**. У результаті розвитку ці ділянки ектодерми відмежовуються і занурюються під ектодерму у вигляді **кришталікових пухирців**, з яких утворюються **кришталіки**.

Очні пухирці — ще тоді, коли великий мозок знаходиться на найзачатковішій стадії розвитку, з нижніх відділів бічних стінок **проміжного мозку** (*Diencephalon*) утворюються випинання — **очні пухирці**. Ці пухирці, розростаючись у сторони від мозку, невдовзі досягають **шкірної ектодерми**. Очні пухирці незабаром змінюють свою форму таким чином, що їхні кінцеві частини виявляються розширеними, а частини, що з'єднують ці розширені кінці з проміжним мозком, залишаються вузькими каналами. Розширені частини є **зачатком очей**, а звужені — **зачатком зорового тракту та нерва**. Із проміжного мозку розвивається багато важливих структур. Спочатку він має найбільші розміри, а потім, так само як і середній мозок, відстає у розвитку. З його бічних стінок шляхом витягування утворюються **очні пухирці** та **зорові горби**. Порожнина стає **третім шлуночком**. Також утворюються **епіфіз**, **лійка** та **нейрогіпофіз** — задня частка гіпофіза.

Потиличний вигин. Цей вигин утворюється в ділянці заднього мозкового пухирця, на місці переходу спинного мозку в довгастий мозок. Він спрямований у той самий бік, що й тім'яний, тобто вперед.

Середній мозковий пухирець сильно відстає в рості, сформований мозок представлений чотиригорбковою ділянкою (покришка середнього мозку), ніжками мозку, ядрами ніжок мозку. Порожнина дає Сільвіїв водопровід.

Слухова плакода — потовщена ділянка головної ектодерми, поблизу першої зябрової щілини по обидва боки від закладки довгастого мозку. Вона є джерелом розвитку перетинчастого лабіринту, а саме епітелію внутрішнього вуха.

Слуховий пухирець — утворюється з ділянки головної ектодерми, що дістала назву **слухова плакода**. Слуховий пухирець відразу ж після свого утворення зазнає значних змін, що призводять до розвитку з нього перетинчастого лабіринту, а саме його епітелію. Клітини епітелію слухового пухирця диференціюються на елементи двоякого роду. Одні дають початок так званим **слуховим клітинам**, забезпеченим чутливими війками на своїй вільній поверхні. Ці клітини розташовуються то острівцями (*macula acustica*), то довгою смужкою (слухові клітини кортієвого органа). На них і закінчуються волокна

слухового нерва. Решта клітин утворюють епітеліальну стінку каналів перетинчастого лабіринту.

Перша зміна, що відбувається у слуховому пухирці, полягає в утворенні виросту, спрямованого вгору, — зачатка **ендолімфатичної протоки**. Після цього частина пухирця, що виявляється нижче місця проходження ендолімфатичного каналу, дає початок перетинчастому каналу завитки. Вищерозташована частина перетворюється на півколові канали.

Спонгіобласти — ембріональні клітини, з яких розвивається макроглія.

Тім'яний вигин — утворюється на рівні середнього мозкового пухирця завдяки успішному росту переднього кінця нервової трубки і перегинається вперед, спочатку незначно, в кінці навіть під гострим кутом. При цьому найвидатнішою частиною мозку виявляється **середній мозковий пухир**.

Тести для самоконтролю
до підрозділу «Органо- і системогенез. Нервова система, ендокринна система, органи чуття»

1. Що розвивається з нейробластів?

- А) очний келих;
- Б) спонгіобласти;
- В) кришталиковий пухирець;
- Г) нервові клітини;
- Д) слуховий пухирець.

2. На якій стадії розвитку нервової системи формується нервова трубка?

- А) після стадії нервового жолобка;
- Б) перед утворенням нейробластів;
- В) у момент виникнення спонгіобластів;
- Г) під час формування слухового пухирця;
- Д) на етапі розвитку кришталикового пухирця.

3. Що згодом утворюється з внутрішньої стінки очного келиха?

- А) кришталик;
- Б) сітківка;
- В) очний пухирець;

- Г) епіфіз;
- Д) слуховий пухирець.

4. Що утворюється зі слухової плакоїди?

- А) очний келих;
- Б) нейробласти;
- В) епітелій внутрішнього вуха;
- Г) кришталік;
- Д) нервова трубка.

5. Що є зачатком спинного мозку на ранній стадії розвитку?

- А) нервова трубка;
- Б) спонгіобласти;
- В) кришталіковий пухирець;
- Г) очна плакода;
- Д) слухова плакода.

СЕРЦЕВО-СУДИННА СИСТЕМА

Анастомози кардинальних вен — непарні судини, розташовані між правою та лівою передньою кардинальною веною, правою та лівою задньою кардинальною веною.

Аорти висхідні (вентральні) — парні артерії, що беруть початок від артеріального стовбура, що впадає в артеріальний конус.

Аорти низхідні (дорсальні) — парні судини, що є продовженням висхідних аорт після їхнього загину перед першою зябровою кишкою, розташовується з дорсальної сторони з боків від хорди.

Аранцієва протока — анастомоз між лівою пупковою веною і нижньою порожнистою веною зародка, що дає можливість скидати надлишок крові з плаценти в нижню порожнисту вену.

Артеріальний конус — зачаток шлуночків серця, що являє собою звужену в краніальному відділі трубку, яка переходить в артеріальну протоку.

Артеріальна протока — загальний зачаток аорти та легеневої артерії, що є продовженням артеріального конуса.

Боталова протока — артеріальна судина зародка, що відводить кров з легеневої артерії у низхідну аорту.

Венозний синус — зачаток передсердь серця, що є розширеною в каудальному відділі трубкою і приймає венозні судини.

Ворітна система — сукупність жовткових, пупкових, мезентеріальних вен і нижньої порожнистої вени, що беруть участь у трофіці та розвитку печінки плода.

Дуга аорти — непарна судина, утворена з четвертої лівої зябрової дуги в процесі ембріогенезу.

Зяброві артеріальні дуги — шість пар артеріальних анастомозів, що проходять у зябрових дугах між висхідними та низхідними аортами.

Заслінка овального отвору — клапан у нижньому краї овального отвору, що запобігає зворотному потоку крові з лівого передсердя в праве.

Кардинальні вени задні (нижні) — парні низхідні судини, що починаються від венозного синуса.

Кардинальні вени передні (верхні) — парні висхідні судини, що впадають у венозний синус.

Кров'яні острівці (гемопоеитичні острівці) — скупчення клітин мезенхіми між ентодермою та вісцеральним листком позазародкової мезодерми, з яких утворюються первинні кровоносні судини та клітини крові.

Кюв'єрові протоки — парні утворення, місце з'єднання передніх і задніх кардинальних вен у загальні стовбури, що впадають у венозний синус.

Ліва ниркова вена — непарна судина, утворена з другого нижнього анастомозу.

Міоепікардіальні пластинки — потовщення ділянок вісцеральної мезодерми, що належать до серцевих мезенхімних трубок; містить зачаток елементів серозної оболонки (епікарда) та м'язової стінки серця (міокарда).

Непарна вена — непарна судина, утворена з верхньої частини правої задньої кардинальної вени вздовж неї до другого нижнього анастомозу.

Загальна клубова вена (ліва) — непарна судина, утворена з третього нижнього анастомозу і низхідної частини лівої задньої кардинальної вени.

Загальна клубова вена (права) — непарна судина, що є прямим продовженням правої кардинальної вени після нижнього третього анастомозу.

Овальне вікно — отвір у передсердній перегородці зародка, що з'єднує між собою праве і ліве передсердя.

Особливості (морфологічні) кровообігу плода — 1) наявність овального вікна між передсердями; 2) наявність Боталової протоки між легеневим стовбуром та аортою; 3) наявність Аранцієвої протоки між ворітною веною та нижньою порожнистою веною.

Плечеголовна вена ліва — непарна судина, утворена з верхнього анастомозу кардинальних вен.

Плечеголовний стовбур та права підключична артерія — судини, утворені з четвертої правої зябрової дуги в процесі ембріогенезу.

Порожниста вена верхня — непарна судина, утворена з правої загальної кардинальної вени та правого рога венозного синусу в процесі ембріогенезу.

Порожниста вена — непарна судина, утворена із заднього кінця правої кардинальної вени; вона формується із самостійно утвореного стовбура і відкривається у венозний синус.

Напівнепарна вена — непарна судина, утворена з верхньої частини лівої задньої кардинальної вени і першого нижнього анастомозу.

Серцеві трубки — парні зачатки серця мезенхімального походження, розташовані у шийній ділянці між ентодермою та вісцеральними листками.

Серцева трубка (непарна) — порожнина, утворена в результаті зрощення двох непарних серцевих трубок своїми медіальними стінками та розташована між листками вентрального мезентерію.

Система кровообігу жовткова — система кровоносних судин, за допомогою якої здійснюється зв'язок між серцевою трубкою плода і системою кровообігу матері, що забезпечує дихальну і трофічну функції зародка.

Система кровообігу легенева — система кровоносних судин, яка формує мале коло кровообігу, що забезпечує живлення легеневої тканини зародка та дихання після народження плода.

Система кровообігу плацентарна — система кровоносних судин, що здійснюють зв'язок між венозним синусом серця плода та системою кровообігу матері; починає функціонувати після жовтково-го кровообігу.

Зміщення зачатка серця — зміщення венозного відділу серця догори по відношенню до артеріального конуса в результаті посиленого зростання непарної серцевої трубки і появи кількох вигинів.

Сонні артерії внутрішні — парні судини, утворені з третіх зябрових артеріальних дуг і передніх кінців висхідних аорт у процесі ембріогенезу.

Сонні артерії загальні — 1) права — частина вентрального портального стовбура, що є гілкою четвертої правої зябрової дуги; 2) ліва — частина вентрального аортального стовбура, що починається від дуги аорти.

Вушковий канал — звужена частина серцевої трубки, що з'єднує венозний синус і артеріальний конус.

Яремні вени — парні судини, утворені з передніх кардинальних вен.

***Тести для самоконтролю
до підрозділу «Серцево-судинна система»***

1. Що являє собою анастомоз між лівою пупковою веною та нижньою порожнистою веною зародка?

- А) Аранцієва протока;
- Б) Боталова протока;
- В) кардинальна вена;
- Г) артеріальний конус;
- Д) венозний синус.

2. Яка структура утворюється з четвертої лівої зябрової дуги в процесі ембріогенезу?

- А) кардинальні вени;
- Б) дуга аорти;
- В) артеріальна протока;
- Г) ворітна система;
- Д) непарна вена.

3. Яка структура забезпечує зв'язок між кровоносною системою плода та матері?

- А) система кровообігу плацентарна;
- Б) система кровообігу жовткова;
- В) система кровообігу легенева;
- Г) венозний синус;
- Д) Кюв'єрові протоки.

4. Що запобігає зворотному потоку крові з лівого передсердя в праве?

- А) сонні артерії;
- Б) овальне вікно;
- В) артеріальний конус;
- Г) порожниста вена;
- Д) заслінка овального вікна.

5. Яка протока відводить кров із легеневої артерії в низхідну аорту у плода?

- А) кардинальні вени;
- Б) Аранцієва протока;
- В) венозний синус;
- Г) вушковий канал;
- Д) Боталова протока.

РОЗВИТОК ЗУБА

Амелобласти (енамелобласти) — клітини епітеліального походження (емалевий орган), прилягають до вершини зубного сосочка.

Інверсія амелобластів — переміщення, або інверсія, ядер та органел клітини (центросом та комплексу Гольджі) у протилежний кінець клітини. У результаті базальна частина клітини стає ніби апікальною, а апікальна — базальною. Інверсія супроводжується зміною підведення живлення до клітини. До інверсії живлення здійснюється з боку зубного сосочка, після інверсії — з боку пульпи емалевого органа.

Емалевий орган — епітеліальний утвір ектодермального походження у вигляді келиха або ковпачка, що утворюється із **зубної бруньки**. Розвивається як вростання епітелію присінка рота з так званої зубної плакоди. Являє собою епітелій, що вростає у підлеглу мезенхіму. Мезенхіма в одному з полюсів проліферує та тисне на епітеліальний зачаток, що деформує його в ковпачок або келих. Епітеліальні клітини диференціюються на три види: 1) **внутрішні** — високі призматичні, у майбутньому енамелобласти, що формують емаль зуба; 2) **зовнішні** — плоскі, або кубічні, у майбутньому беруть участь у формуванні епітелію прорізування; 3) **зірчасті** (внаслідок скупчення між ними рідини звуться пульпою емалевого органа, це **пульпа емалевого органа**) — у майбутньому формують кутикулу зуба.

Епітеліальна коренева оболонка Гертвіга (підва Гертвіга) — епітеліальний дворядний утвір із двох рядів клітин емалевого органа — внутрішнього та зовнішнього, між якими відсутня пульпа емалевого органа. На відміну від внутрішнього емалевого епітелію, внутрішні емалеві клітини в ділянці Гертвігівської епітеліальної підви не диференціюються в амелобласти і залишаються низькими. Гертвігівська епітеліальна підва бере участь у формуванні кореня зуба.

Дентинобласти (одонтобласти) — клітини мезенхімної природи, високі призматичні з чітко вираженою полярністю. На вершині є відростки, якими виділяється секрет, — матрикс дентину (предентин). Розташовуються по периферії зубного сосочка.

Зубний мішечок (або фолікул) — ущільнена мезенхіма, що оточує епітеліальну закладку зуба (емалевий орган) та зубний сосочок. Надалі в ній диференціюються цементобласти, що утворюють цемент зуба, та розвивається періодонт.

Зубний сосочок — ущільнена мезенхіма, що вростає в зубну бруньку і перетворює її на ковпачок або келих. На периферії сосочка надалі диференціюються одонтобласти, що утворюють дентин зуба. Центральна частина сосочка диференціюється в пульпу зуба.

Зубна пластинка — епітеліальна пластинка ектодермального походження (багат шаровий плоский епітелій), що вростає вглиб мезенхіми, у первинній ротовій порожнині. Пластинка має вигляд валика, розташована під прямим кутом до щічно-губної пластинки, у ділянці закладки однокорінних зубів. Зубні пластинки парні, вони поступово набувають форми дуг, закладених у мезенхімі верхньої та нижньої щелепи.

Зубна брунька — колбоподібне випинання на поверхні зубних пластинок, вздовж їхнього вільного краю, на передній поверхні (повернутій до губи або щоки). Надалі перетворюється на емалевий орган зуба. У кожній щелепі виникають по 10 таких випинань, відповідно до кількості майбутніх молочних зубів.

Острівці Малассе — епітеліальні залишки Гертвігівської підви в складі періодонта, що формуються після вrostання в неї мезенхіми зубного мішечка.

Пульпа емалевого органа — сукупність відросчастих (зірчастих) епітеліальних клітин, розташованих між амелобластами та зовнішніми плоскими клітинами емалевого органа. Між відростками цих клітин знаходиться рідина, що містить поживні речовини, які використовуються амелобластами після того, як відбувається інверсія аме-

лобластів. У міру розвитку емалі об'єм пульпи емалевого органа зменшується, що веде до її повного зникнення після завершення амелогенезу. Залишки клітин пульпи емалевого органа формують кутикулу емалі.

Шийкова петля — це місце з'єднання внутрішнього та зовнішнього емалевого епітелію, в майбутньому формує апікальний отвір кореня зуба.

***Тести для самоконтролю
до підрозділу «Розвиток зуба»***

1. Які клітини відповідають за формування емалі зуба?

- А) острівці Малассе;
- Б) дентинобласти;
- В) цементобласти;
- Г) амелобласти;
- Д) зубна пластинка.

2. Яка структура є епітеліальним утворенням ектодермального походження, що розвивається із зубної бруньки?

- А) емалевий орган;
- Б) зубний мішечок;
- В) зубний сосочок;
- Г) шийкова петля;
- Д) острівці Малассе.

3. Яка структура формується з ущільненої мезенхіми, що оточує закладку зуба?

- А) амелобласти;
- Б) емалевий орган;
- В) зубна брунька;
- Г) дентинобласти;
- Д) зубний мішечок.

4. Що відбувається під час інверсії амелобластів?

- А) формування цементобластів;
- Б) утворення дентину;
- В) переміщення органел і зміна живлення клітини;
- Г) вrostання мезенхіми;
- Д) диференціація в одонтобласти.

5. Яка структура бере участь у формуванні кореня зуба?

- А) зубний сосочок;
- Б) епітеліальна коренева оболонка Гертвіга;
- В) зубна пластинка;
- Г) амелобласти;
- Д) острівці Малассе.

ТРАВНА СИСТЕМА

Велика кишкова петля — у зв'язку з посиленням ростом кишкової трубки особливо інтенсивно росте в довжину низхідний відділ пупкової петлі, що дає початок тонким кишкам. Кишкова трубка каудальніше шлункового розширення утворює дві петлі — малу і велику. Велика кишка починається від кінця малої до анального отвору. Вона має дві частини — низхідну та висхідну. Із низхідної частини великої петлі утворюються — голодна та клубова, із висхідної — ободова, у місці переходу низхідної петлі у висхідну утворюється сліпа кишка, з каудального відділу — сигмоподібна та пряма.

Висхідна частина великої кишкової петлі — частина кишкової петлі, що дає початок сліпій кишці, червоподібному відростку, ободовій кишці, сигмоподібній та прямій. Петля росте повільніше, ніж низхідна.

Низхідна частина великої кишкової петлі — частина кишкової петлі, що дає початок тонким кишкам, цей відділ багаторазово звивається і опускається нижче висхідного відрізка.

Верхньощелепні відростки — парні вирости в лицевій частині серед інших, оточуючи ротову западину (або бухту), беруть участь в утворенні верхньої щелепи та рота. Зростаючись з нижньолатеральними краями лобового відростка, беруть участь в утворенні очних западин. У результаті цього борозна, що з'єднує очну западину з носовою ямкою, замикається в носослізний канал. Передні кінці верхньощелепних відростків, зростаючись, формують тверде піднебіння та носову перегородку.

Вірсунова протока — протока парних вентральних зачатків підшлункової залози, що зливаються; відкривається в ділянці майбутнього Фатерового сосочка.

Глоткова перетинка — вп'ячування ектодерми в ділянці ротової бухти, що щільно прилягає до ентодермальної стінки переднього розширеного відділу, кишкової трубки.

Жовткова стеблина — позазародковий провізорний орган, що утворюється в період формування тулубових складок. Жовткова стеблина з'єднує порожнину жовткового мішка з просвітом первинної кишки. Жовтковий отвір у кишковій трубці зветься кишковим пупком. Стінка жовткової стеблини складається з двох пластинок: шкірної, яка утворена зі шкірної ектодерми й парієтальної мезодерми, і кишкової, яка утворена ентодермою та вісцеральною мезодермою.

Зачаток печінки — епітеліальне жолобоподібне випинання на вентральній поверхні дванадцятипалої кишки, між листками вентрального мезентерію. Цей зачаток надалі поділяється на дві частини.

- **Передня частина зачатка печінки** — сильно розростається в краніальному напрямку, з якої утворюється печінка (*pars hepatica*), що з'єднується з жолобоподібним випинанням за допомогою печінкової протоки.

- **Задня частина зачатка печінки** — зачаток жовчного міхура (*pars cystica*) з'єднується за допомогою жовчної протоки *ductus cysticus*.

Зябровий апарат — з'являється на початку другого місяця ембріонального розвитку, є відображенням філогенетичного розвитку і не функціонує як такий. Надалі він редукується, але його матеріал служить джерелом формування низки органів. Зябровий апарат представлений п'ятьма зябровими щілинами, кишнями, перетинками та дугами.

Зяброві (вісцеральні) дуги — частина зябрового апарату, що являє собою мезенхіму, яка розрослася, що розташувалася між зябровими щілинами і зябровими кишнями. За рахунок першої зябрової дуги утворюється нижня щелепа, за рахунок другої — під'язикова кістка, за рахунок третьої — хрящі гортані. Інші — редукуються.

Зяброві кишені — частина зябрового апарату, що являє собою випинання ентодерми глоткового відділу кишкової трубки назустріч зябровим щілинам. З першої зябрової кишені розвивається порожнина середнього вуха, з другої — піднебінні мигдалики, а третя і четверта зяброві кишені беруть участь в утворенні тимуса і прищитоподібної залози. Решта — редукуються.

Зяброві перетинки — утворення, що розташовується на місці вип'ячування ектодерми (щілини) і ентодерми (кишені), аналогічно до глоткової та клоачної перетинок. У людини прориву перетинок та утворення справжніх глоткових щілин не відбувається. Прогресивно

розвивається лише перша зяброва перетинка, за рахунок якої утворюється барабанна перетинка. Інші — редукуються.

Кишкова трубка — утворюється під час формування «тулубових складок», у зв'язку з чим тіло зародка з плаского стає об'ємним. Ентодермальний дах жовткового мішка спочатку є плоскою пластинкою, потім він прогинається і втягується в тіло зародка, утворюючи жолоб. Надалі жолоб замикається і перетворюється на сліпозамкнену трубку з розширеним переднім та звуженим заднім кінцем. У краніальному і каудальному відділах кишкова трубка товщає і підростає до ектодерми, формуючи в місцях зрощення перетинки (глоткову та клоачну). Кишкова трубка в середньому відділі сполучається з жовтковим мішком, у задньому — з алантоїсом.

Кишкова ентодерма — внутрішній (нижній) листок зародкового диска та одночасно жовткового мішка.

Клоачний отвір — отвір, через який задній кінець кишкової трубки сполучається із зовнішнім середовищем, надалі підрозділяється на анальний та сечостатевий отвори.

Клоачна перетинка — вп'ячування ектодерми в каудальному відділі кишкової трубки, що щільно прилягає до ентодермальної стінки кишки на місці відходження від неї алантоїса. Проривається до моменту народження.

Лобний відросток — непарний виріст у лицевій частині, серед інших, що оточує ротову западину (або бухту), на дні якої утворюється перетинка глотки. Лобний відросток оточує ротову западину вгорі та з боків. Він має три **лопаті**: дві бічні й одну — середню. Бічні лопаті ростуть у напрямку з верхньощелепними відростками і, зростаючись, утворюють орбіту ока і носослізні канали. Середня формує основу носа.

Мала кишкова петля — частина кишки від пілоричного кінця шлункового розширення, яка прямує назад, потім уперед і вниз до пупкового отвору. Надалі з цього відділу кишки утворюються дванадцятипала кишка, печінка, підшлункова залоза.

Мезентерій — лінія прикріплення мезентерію до кишки, внаслідок посиленого росту кишки стає значно довшою за лінію прикріплення до стінки черевної порожнини. Завдяки цьому мезентерій набуває своєї характерної віялоподібної складчастості, за яку і дістав назву брижі — складчастий мереживний комір.

Мезентерій вентральний — медіальна перегородка, що розмежовує порожнину тіла на праву та ліву половини. Складається зі зро-

щених медіальних частин правого та лівого спланхнотомата. У ній закладаються серце та печінка. У людини виражений лише в ділянці передньої кишки. Закінчується спереду від місця впадання жовткової протоки (в ділянці майбутньої дванадцятипалої кишки).

Мезентерій дорсальний — утворюється в ділянці черевної порожнини, починається приблизно на місці шлунка. Ці дорсальні частини спланхнотомата охоплюють кишкову трубку, зростаються дорсальними частинами спланхнотомата.

Нижньощелепні відростки — парні вирости в лицевій частині, разом з іншими, що оточують ротову западину, або бухту, беруть участь у формуванні нижньої щелепи та рота.

Поворот шлунка — спочатку шлункове розширення лежить своєю довгою віссю паралельно хорді та хребту. Потім відбуваються два повороти. Перший поворот — навколо вертикальної осі: ліва стінка стає передньою, а права — задньою. Внаслідок цього мала кривизна повертається вправо, а велика — вліво. Другий поворот — навколо сагітальної осі: шлунок нахиляється так, що його кардіальна частина переміщається вгору та вліво, а пілорична — вниз та вправо. Зміни схематично можна уявити так: один поворот на 90° догори, другий — на 90° зліва направо.

Піднебінні відростки — парні пластинчасті вирости на внутрішніх поверхнях передніх кінців верхньощелепних відростків. При зрощенні по серединній лінії поділяють сформовану бухту на два поверхи: верхній — носову порожнину, нижній — ротову порожнину. Обидві порожнини сполучаються через широкі отвори, розташовані позаду твердого піднебіння — дифінітивні хоани.

Підшлункової залози вентральні зачатки — два парні зачатки у вигляді двох випинань стінки дванадцятипалої кишки від *ductus choledocus*. Потім вони з'єднуються разом і відкриваються в ділянці майбутнього Фатерового сосочка загальною Вірсунговою протокою.

Підшлункової залози дорсальний зачаток — випинання дорсальної стінки дванадцятипалої кишки, що вростає в дорсальний мезентерій. Цей зачаток диференціюється на тіло залози та вивідну протоку *ductus Santorini*, яка відкривається на дорсальній стінці дванадцятипалої кишки, майже напроти *ductus choledocus*. У нормі Санторінієва протока піддається зворотному розвитку та зникає.

Ротова бухта — западина, що утворюється шляхом інвагінації ектодерми в краніальному відділі ембріона, на передньому кінці кишкової трубки (у тому місці, де ектодерма підростає до ентодерми).

На дні її розташовується перетинка глотки. Ротова порожнина відповідає передньому відділу дифінітивної ротової та носової порожнини. Згодом, це вп'ячування оточує п'ять виростів: зверху непарний — лобовий відросток і з боків парні верхні — до нижньощелепних відростків.

Санторінієва протока — вивідна протока дорсального зачатка підшлункової залози, що відкривається на дорсальній стінці дванадцятипалої кишки, майже навпроти *ductus choledocus*. У нормі санторінієва протока піддається зворотному розвитку та зникає.

Сліпий отвір — рудиментарний отвір у задній третині язика, залишок вивідної протоки щитоподібної залози, яка функціонувала у внутрішньоутробному періоді.

Шлункове розширення — розширення кишкової трубки (з потовщеною стінкою) позаду зябрового апарату. Спочатку лежить своєю довгою віссю паралельно хорді та хребту. Стінка розширення, звернена назад, згодом дає велику кривизну шлунка, а протилежна їй — малу кривизну шлунка. Велика кривизна фіксована дорсальним мезентерієм, а мала кривизна — вентральним мезентерієм.

Тести для самоконтролю до підрозділу «Розвиток травної системи»

1. Який відділ кишкової петлі дає початок тонким кишкам?

- А) низхідна частина великої кишкової петлі;
- Б) висхідна частина великої кишкової петлі;
- В) шлункове розширення;
- Г) лобний відросток;
- Д) верхньощелепні відростки.

2. Яка структура бере участь у формуванні верхньої щелепи та очних западин?

- А) зяброві дуги;
- Б) піднебінні відростки;
- В) лобний відросток;
- Г) глоткова перетинка;
- Д) верхньощелепні відростки.

3. Яка частина ембріональної кишкової трубки пізніше перетворюється на шлунок?

- А) жовткова стеблина;
- Б) велика кишкова петля;
- В) клоачний отвір;
- Г) шлункове розширення;
- Д) Вірсунгова протока.

4. Яка структура відіграє роль у поділі носової та ротової порожнини?

- А) жовтковий отвір;
- Б) верхньощелепні відростки;
- В) лобний відросток;
- Г) піднебінні відростки;
- Д) клоачна перетинка.

5. Який позазародковий орган з'єднує порожнину жовткового міхура з кишковою трубкою?

- А) жовткова стеблина;
- Б) жовтковий отвір;
- В) клоачний отвір;
- Г) мезентерій;
- Д) Санторінієва протока.

СЕЧОВИВІДНА ТА СТАТЕВА СИСТЕМИ

Гоноцити (первинні статеві клітини) мігрують у гонади, що розвиваються із ділянки їхнього первинного розташування — ентодерми жовткового мішка. Вони здатні до амебоїдного руху і активно просуваються до статевій складки між клітинами ембріональної мезенхіми. Міграції гоноцитів зі стінки жовткового мішка в гонаду сприяє також пасивне переміщення їх із потоком крові кровоносними судинами. При подальшому розвитку з гоноцитів утворюються первинні статеві (сперматогонії або оогонії) клітини.

Гонади — статеві залози, органи, в яких утворюються статеві клітини (яйцеклітини та сперматозоїди) і статеві гормони у тварин й людини. Чоловічі гонади — сім'яники, жіночі — яєчники.

Гофманівські каналці — між каналцями переднього кінця Вольфового тіла і сім'яними каналцями яєчка встановлюється зв'язок за допомогою спеціальних каналців, так званих гофманівських каналців. Ці каналці, зростаючись із сім'яними каналцями та

канальцями Вольфової протоки, утворюють у середостінні яєчка прями канальці та сітку сім'яника.

Індиферентна стадія розвитку статеві системи — стадія у процесі розвитку гонад однакова для обох статей, після якої починається їхнє статеве диференціювання. Статеві залози (гонади) відразу після свого відокремлення від Вольфових проток мають індиферентний характер, однаковий для обох статей. Такий самий характер мають решта сечостатевої системи. Лише до кінця другого місяця ембріонального розвитку починається статеве диференціювання закладання статей залози.

Нефрогенна тканина (нефрогенний тяж, нефрогонотом) — проміжна несегментована мезодерма каудального відділу ембріона, що представлена загальною недиференційованою масою клітин.

Остаточна нирка (тазова нирка, метанефрос) — розвиток починається на другому місяці внутрішньоутробного розвитку з двох джерел: одним є задній кінець Вольфового каналу, а другим — недиференційована нефрогенна тканина. Функціонувати остаточна нирка у зародка людини починає лише у другій половині ембріонального періоду. Закінчується розвиток остаточної нирки після народження.

Переднирка — головна нирка, пронефрос. Під час ембріогенезу вищих хребетних і людини спостерігаються послідовні зміни трьох типів нирок — пронефроса, мезонефроса, метанефроса. Пронефрос закладається з кількох (до 10) передніх сегментарних ніжок. У ссавців і людини є рудиментарним утворенням і незабаром (менш ніж через дві доби) зазнають зворотного розвитку.

Первинна нирка — (тулубова нирка, мезонефрос, або Вольфове тіло). У вищих хребетних тварин функціонують лише у початковому періоді розвитку зародка.

Протока переднирки. Утворюється із задніх відділів, передніх сегментарних ніжок, що зростають у каудальному напрямку які, зливаючись в один загальний канал, утворюють протоку переднирки, яка відкривається в порожнину клоаки.

Протока первинної нирки (Вольфів канал). Утворюється в результаті підростання і приєднання тулубових сегментарних ніжок до протоки переднирки, що сформувалася раніше. Ця протока переднирки має назву Вольфового каналу, або протоки переднирки. Вольфів канал і Вольфове тіло у разі розвитку чоловічої статі перетворюються на вивідний апарат статевої системи. Мюллерів канал, або парамезонефральна протока, утворюється в процесі розвитку видільної систе-

ми, коли вздовж Вольфового каналу утворюється ще один, Мюллерів канал, шляхом відшарування від Вольфового каналу спереду назад. Мюллерів канал є джерелом утворення шляхів жіночої статеві системи.

Пфлюгерівські тяжі, або трубки, — утворюються в результаті вrostання мезенхіми гонад в її скупчення епітеліальних зачаткових клітин кіркової речовини та розподілу їх на дрібніші клітинні групи. Ці тяжі складаються з кількох оогоній, оточених шаром плоских фолікулярних клітин. Пфлюгерівські тяжі невдовзі розбиваються мезенхімою на окремі структури, що складаються з однієї оогонії, оточеної одним шаром плоских фолікулярних клітин — премордіальні фолікули.

Сегментарні ніжки (проміжна мезодерма) — це частина мезодерми, що поєднує між собою дорсальну та вентральну мезодерми. Проміжна мезодерма в головному та тулубному відділах у процесі розвитку зародка піддається сегментації.

Статеві складки — перший етап розвитку статевої системи зародка. Це потовщення на медіальній поверхні Вольфового тіла, представлене епітеліальним покривом з циліндричного епітелію на відміну від плоских клітин вистілки ціломічної порожнини. Цей покривний ціар дістав назву зачаткового епітелію, він заселяється первинними статевими клітинами — гоноцитами.

Статеві тяжі — утворюються в результаті вrostання посилено проліферуючого зачаткового епітелію і гоноцитів гонад у підлеглий мезенхіму. Ці тяжі в чоловічій статевій залозі, що розвивається, стають вузькими, розростаються в довжину, все більше згинаються і перетворюються на звивисті сім'яні каналці. Щільні тяжі утворені в основному клітинами, що виникають із ціломічного епітелію, та гоноцитами.

Тести для самоконтролю до підрозділу «Сечовивідна та статева системи»

1. Який тип нирки є рудиментарним у людини та швидко зазнає зворотного розвитку?

- А) переднирка;
- Б) первинна нирка;
- В) остаточна нирка;
- Г) нефрогенна тканина;
- Д) сегментарні ніжки.

2. Що є джерелом утворення шляхів жіночої статеві системи?

- А) статеві тяжі;
- Б) Вольфів канал;
- В) гоноцити;
- Г) Гофманівські каналці;
- Д) Мюллерів канал.

3. Який структурний компонент становить основу для утворення сечостатевої системи у чоловіків?

- А) переднирка;
- Б) Мюллерів канал;
- В) гонади;
- Г) Вольфів канал;
- Д) нефрогенна тканина.

4. Коли починається функціонування остаточної нирки у людського зародка?

- А) одразу після утворення пронефроса;
- Б) під час третього місяця розвитку;
- В) у другій половині ембріонального періоду;
- Г) після народження;
- Д) у першому місяці ембріонального періоду.

5. Яка структура формується у процесі розвитку статеві системи однаково для обох статей до її диференціювання?

- А) гоноцити;
- Б) статеві тяжі;
- В) індиферентна стадія розвитку гонад;
- Г) Пфлюгерівські тяжі;
- Д) Вольфове тіло.

ПОЗАЗАРОДКОВІ ОРГАНИ

Позазародкові органи — це тимчасові органи, що виникають на ранній стадії ембріогенезу для забезпечення оптимальних умов розвитку зародка. Вони функціонують тільки в період ембріогенезу. У міру завершення своєї функції піддаються зворотному розвитку. В ембріогенезі у людини утворюються такі позазародкові органи: жовт-

ковий мішок, алантоїс, амніон, хоріон. Останній потім бере участь у формуванні плаценти.

Алантоїс — один із позазародкових органів, що являє собою випинання вентральної стінки кишкової трубки в її каудальному відділі. Утворений ентодермою та вкритий ззовні вісцеральним листком спланхнотомом. Еволюційно вперше виникає у птахів і слугує місцем нагромадження продуктів обміну, що підлягають виділенню. У людини є «провідником» кровоносних судин від тіла зародка до плаценти; по його стінці ростуть пупкові артерії та вени.

Амніон — це один із позазародкових органів, також відомий як водна оболонка. Він формується з амніотичного пухирця і являє собою резервуар, заповнений амніотичною рідиною. Основу оболонки становить сполучна строба, а зсередини вона вистелена епітелієм, що секретує цю рідину. Амніон виконує захисну функцію, забезпечує умови для розвитку опорно-рухового апарату плода, а амніотична рідина сприяє пологам, зволожуючи пологові шляхи.

Амніотичний пухирець — це утворення, що виникає в ембріобласті на стадії ранньої гастрюляції, служить основою для формування амніона.

Ворсинчастий хоріон — це частина хоріона, що входить до складу плаценти, формує ворсинки.

Позазародкові органи — це тимчасові (похідні) органи, що виникають на ранній стадії ембріогенезу для забезпечення оптимальних умов розвитку зародка. Вони функціонують лише протягом періоду ембріогенезу. По мірі завершення своєї функції піддаються зворотному розвитку. В ембріогенезі у людини утворюються такі позазародкові органи: *амніон, алантоїс, жовтковий мішок, плацента і пуповина*.

Ворсинки хоріона — це численні пальцеподібні розгалуження трофобласта, що беруть участь у формуванні плаценти та мають різну будову в залежності від терміну гестації. Ворсинки можуть бути **первинними, вторинними та третинними**.

● **Первинні ворсинки хоріона** — вирости на зовнішній поверхні хоріона, що виникли за рахунок нерівномірного розмноження клітин. Збільшують площу поверхні хоріона, що покращує умови трофіки зародка та сприяє імплантації. Складаються з двох шарів: **цитотрофобласт** та **синцитіотрофобласт (хоріальний симпласт)**. У подальшому перебігу ембріогенезу первинні ворсинки, що брали участь у про-

цесі імплантації, перетворюються на вторинні ворсинки, решта первинних ворсинок редукуються.

● **Вторинні ворсинки хоріона** — формуються з первинних при вrostанні в останні мезенхіми, і коли сюди врастають кровоносні судини, ворсини називають **третинними**. У подальшому міняється відстань між судиною і трофобластом, що змінює товщину гемохоріального бар'єру.

Гемохоріальний бар'єр — комплекс морфологічних структур, що розділяють кров матері та плода в плаценті. Складається з ендотелію судин плода, навколишньої сполучної тканини, епітелію хоріальних ворсинок (**цитотрофобласт і хоріальний синцитій**) та фіброзної тканини, що покриває ворсинки зовні.

Гемохоріальна плацента — тип плаценти, коли ворсинки хоріона безпосередньо контактують (плавають) у крові матері.

Гладкий хоріон — частина хоріона, де відбулася редукція первинних ворсинок, що не беруть участі в утворенні плаценти.

Децидуальні клітини — містяться в сполучній тканині базального шару ендометрію. Мають великі розміри, багаті на глікоген.

Жовтковий мішок — один із позазародкових органів. Еволюційно вперше зустрічається у риб як запас поживних речовин для ембріона. У ссавців і людини трофічна функція фактично втрачена у зв'язку з розвитком хоріона, а потім — плаценти, але при цьому є кровотворним органом і місцем утворення попередників статевих клітин — *гонобластів*. У людини утворюється з ендодерми та позазародкової мезодерми при зміні форми зародка з плоскої (зародковий диск) на циліндричну. Після виконання своєї функції жовтковий мішок повністю редукується.

Котиледон — структурно-функціональна одиниця сформованої плаценти. Утворений стовбуровою ворсиною хоріона та її розгалуженнями, загальна кількість котиледонів у плаценті може сягати до 200, серед яких: 15–20 — зрілі, до 50 — незрілі, решта — рудиментарні.

Материнська частина плаценти — представлена видозміненою базальною частиною зруйнованого ендометрію. Сполучні перегородки відокремлюють котиледони один від одного. Є капсули, заповнені материнською кров'ю. У сполучній тканині містяться **децидуальні клітини**.

Плацента — позазародковий орган, що забезпечує зв'язок зародка з організмом матері. Утворюється спільно **ворсинчастим хо-**

ріоном (плодова частина плаценти) та видозміненою базальною частиною ендометрію (материнське місце). При цьому ворсинки хоріона своїми вершинами занурюються в базальну частину зруйнованого ендометрію. Структурно-функціональною одиницею є **котиледон**. Плацента виконує **трофічну, екскреторну** (для плода), **ендокринну та захисну функції**. У людини належить до **гемохоріального** типу.

Плодова частина плаценти — представлена вторинними ворсинками хоріона, що вкорінилися в слизову оболонку матки.

Пупковий канатик — морфологічна система, що з'єднує плаценту та тіло зародка. В основі міститься слизова сполучна тканина, що оточує обидві пупкові артерії та пупкову вену (спочатку вен було дві, але потім одна редукувалася). Зовні покритий епітелієм амніона. Забезпечує реалізацію функцій плаценти.

Симпластотрофобласт — див. **хоріальний симпласт**.

Хоріон (ворсинчаста оболонка) — один із позазародкових органів, що утворюється з клітин **трофобласта** та прилеглої до нього зсередини позазародкової мезодерми. Бере участь в утворенні плаценти. Оточуючи ззовні все тіло зародка, що формується, та інші позазародкові органи, він формує численні **ворсинки**. Забезпечує **імплантацію** зародка. Після імплантації диференціюється на **ворсинчастий і гладкий хоріон**. Еволюційно вперше виник у ссавців.

Хоріальний симпласт — зовнішній шар ворсинок хоріона, представлений клітинним симпластом, що виробляють протеолітичні ферменти, які забезпечують імплантацію зародка в матці.

Хоріальний синцитій — див. **хоріальний симпласт**.

Цитотрофобласт — внутрішній шар ворсинчастого хоріона, представлений кубічними епітеліальними клітинами. Виконує роль фільтра для трофічних продуктів, що надходять до зародка.

Тести для самоконтролю до підрозділу «Позазародкові органи»

1. Який позазародковий орган бере участь у формуванні плаценти?

- А) хоріон;
- Б) амніон;
- В) алантоїс;

- Г) жовтковий мішок;
- Д) гладкий хоріон.

2. Яка структура є «провідником» кровоносних судин до плаценти у людини?

- А) амніотичний пухирець;
- Б) алантоїс;
- В) жовтковий мішок;
- Г) плацента;
- Д) вторинні ворсинки хоріона.

3. Який тип плаценти спостерігається у людини?

- А) децидуальна;
- Б) ендохоріальна;
- В) епітеліохоріальна;
- Г) гемохоріальна;
- Д) гладкий хоріон.

4. Яка функція амніона у людини?

- А) захист та створення умов для розвитку плода;
- Б) запас поживних речовин;
- В) газообмін;
- Г) нагромадження продуктів метаболізму;
- Д) утворення статевих клітин.

5. Що утворює структурно-функціональну одиницю плаценти?

- А) пупковий канатик;
- Б) гемохоріальний бар'єр;
- В) котиледон;
- Г) децидуальні клітини;
- Д) первинні ворсинки хоріона.

КЛЮЧІ ВІДПОВІДЕЙ НА ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

До підрозділу «Загальні поняття»: 1 — Б, 2 — В, 3 — Б, 4 — Д, 5 — А.

До підрозділу «Прогенез»: 1 — А, 2 — Г, 3 — Б, 4 — В, 5 — А.

До підрозділу «Запліднення»: 1 — В, 2 — С, 3 — В, 4 — С, 5 — С.

До підрозділу «Гаструляція»: 1 — Г, 2 — В, 3 — А, 4 — Д, 5 — Г.

До підрозділу «Органо- і системогенез. Нервова система, ендокринна система, органи чуття»: 1 — Г, 2 — А, 3 — Б, 4 — В, 5 — А.

До підрозділу «Серцево-судинна система»: 1 — А, 2 — В, 3 — А, 4 — Д, 5 — Д.

До підрозділу «Розвиток зуба»: 1 — Г, 2 — А, 3 — Д, 4 — В, 5 — Б.

До підрозділу «Травна система»: 1 — А, 2 — Д, 3 — Г, 4 — Г, 5 — А.

До підрозділу «Сечовивідна та статева системи»: 1 — А, 2 — Д, 3 — Г, 4 — В, 5 — В.

До підрозділу «Позазародкові органи»: 1 — А, 2 — Б, 3 — Г, 4 — А, 5 — В.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Вернигородський С. В., Рекун Т. О. Особливості гістогенезу епітеліального диферону стравохідно-шлункового переходу в ранньому періоді онтогенезу. *Вісник морфології*. 2016. Т. 22, № 2. С. 422–426. URL: <https://dspace.vnmu.edu.ua/123456789/9632>
2. Гістологія. Цитологія. Ембріологія : підручник / за редакцією Луцик О. Д., Чайковський Ю. Б. Вінниця : Нова книга, 2018. 592 с.
3. Медична ембріологія з основами репродуктології та тератології : навч. посіб. / Яременко Л. М. та ін. Київ : Книга-плюс, 2024. 184 с.
4. Павлина В., Росс М. Г. Гістологія : підручник і атлас у 2-х томах. Том 1. : підручник. Київ : Медицина, 2021. 480 с.
5. Павлина В., Росс М. Г. Гістологія: підручник і атлас у 2-х томах. Том 2. : підручник. Київ : Медицина, 2021. 624 с.
6. Сілкіна Ю. І. Медична ембріологія з основами тератології : навч. посіб. / за ред. Чайковського Ю. Б. Київ : Нова книга, 2019. 208 с.
7. Ходоровська А. А. Сучасні відомості про морфогенез та особливості будови тканин і органів дихальної системи людини (огляд літератури). *Буковинський медичний вісник*. 2017. Т. 21, № 2 (2). С. 156–159. URL: [http://nbuv.gov.ua/UJRN/bumv_2017_21_2\(2\)_40](http://nbuv.gov.ua/UJRN/bumv_2017_21_2(2)_40)
8. Школьников В. С., Грищенко Ю. В. Сучасні дані про розвиток структур середнього мозку людини у пренатальному періоді онтогенезу. *Звіти Вінницького національного медичного університету*. 2017. Т. 21, № 1 (1). С. 188–191. URL: <https://reports-vnmedical.com.ua/index.php/journal/article/view/108>
9. Brand-Saber B. *Kurzlehrbuch Embryologie*. Thieme, 2023. 168 p. German.
10. Carlson B. M. *Human embryology and developmental biology*. 7th ed. Philadelphia : Elsevier Health Sciences, 2023. 528 p.
11. Carlson B. M. *Human embryology and developmental biology: with student*. St. Louis : Elsevier Health Sciences Division, 2019. 496 p.
12. Cindrova-Davies T., Sferruzzi-Perri A. N. Human placental development and function. *Seminars in Cell & Developmental Biology*. 2022 Nov. Vol. 131. P. 66–77. DOI: 10.1016/j.semcd.2022.03.039. PMID: 35393235.

13. Cochard L. R., Dueñas A. N. Netter's atlas of human embryology. Philadelphia : Elsevier. 2024. 320 p.
14. Copp A. J. Reichert's membrane — a continuing enigma for developmental biologists. *Developmental Biology*. 2025 Apr. Vol. 520. P. 75–81. DOI: 10.1016/j.ydbio.2025.01.007. PMID: 39800146.
15. Corrigendum to “Avian bioresources for developmental biology: transgenic chicken and quail resources in the United Kingdom, France, and Japan” / Henderson L. et al. *Developmental Biology*. 2025 Jun. Vol. 522. P. 30. DOI: 10.1016/j.ydbio.2025.03.003. PMID: 40080988.
16. Development of the immune system in the human embryo / Hos-sain Z. et al. *Pediatric Research*. 2022 Oct.. Vol. 92, N 4. P. 951–955. DOI: 10.1038/s41390-022-01940-0. PMID: 35042957.
17. Devi V. S. Inderbir Singh's human embryology. New Delhi : Jay-pee Brothers Medical Publishers, 2018. 362 p.
18. Early human development and stem cell-based human embryo models / Shahbazi M. N. et al. *Cell*. 2023. Vol. 31, № 10. P. 1398–1418.
19. Early human trophoblast development: from morphology to function / Gauster M. et al. *Cellular and Molecular Life Sciences*. 2022. Vol. 79, P. 345. DOI: 10.1007/s00018-022-04377-0.
20. Embryologie et histologie humaines / Brisset S. et al. Paris : Mas-son Éditeurs. 2016. 360 s. (In French).
21. Foucrier J., Vervoort M., Franquinet R. Atlas d'embryologie des-criptive. Paris : Dunod. 2019. 208 p. (In French).
22. Human embryo implantation / Muter J. et al. *Development*. 2023 May 15. Vol. 150, N 10. dev201507. DOI: 10.1242/dev.201507. Epub 2023 May 31/ PMID: 37254877. PMCID: PMC10281521.
23. Human embryogenesis: a comparative perspective / Gerri C. et al. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*. 2020 Oct. 6. Vol. 36, P. 411–440. DOI: 10.1146/annurev-cellbio-022020-024900. PMID: 33021826.
24. Human embryonic development: from peri-implantation to gastru-lation / Zhai J. et al. *Trends in Cell Biology*. 2022 Jan. Vol. 32, N 1. P. 18–29. DOI: 10.1016/j.tcb.2021.07.008. PMID: 34417090.
25. Human gastrulation: the embryo and its models / Ghimire S. et al. *Developmental Biology*. 2021 Jun. Vol. 474. P. 100–108. DOI: 10.1016/j.ydbio.2021.01.006. PMID: 33484705.

26. Insights into the Role of Telomeres in Human Embryological Parameters. Opinions Regarding IVF / Anifandis G. et al. *J Dev Biol*. 2021 Nov. Vol. 13, N 9 (4). P. 49. doi: 10.3390/jdb9040049. PMID: 34842724; PMCID: PMC8628962.
27. Kim Y., Kim I., Shin K. A new era of stem cell and developmental biology: from blastoids to synthetic embryos and beyond. *Experimental & Molecular Medicine*. 2023. Vol. 55. P. 2127–2137. DOI: 10.1038/s12276-023-01097-8.
28. Kumar B. Embryology: Text & Atlas. New Delhi : Wolters Kluwer (India) Pvt. Ltd., 2017. 296 p.
29. Liberali P., Schier A. F. The evolution of developmental biology through conceptual and technological revolutions. *Cell*. 2024. Vol. 187, N 14. P. 3461–3495. DOI: 10.1016/j.cell.2024.05.053. PMID: 38906136.
30. Mescher A. L. Junqueira's Basic Histology: text and atlas. 16th ed. New York : McGraw Hill, 2021. 576 p.
31. Moore K. L., Torchia M. G. The developing human: clinically oriented embryology. Philadelphia : Elsevier Health Sciences Division, 2015. 560 p.
32. Mungara P., Kaur D., Kumar S. Comparative review of animal and human embryology: divergences and significance. *Poonam Shodh Rachna*. 2024 May. Vol. 3, N 5. P. 1–8. URL: <https://poonamshodh.in/public/temp/709/e7e506a1a27dc84dd5ddeeb6288383a1.pdf>.
33. Pelegri F. J. Vertebrate embryogenesis: embryological, cellular, and genetic methods. New York : Springer; Humana Press, 2019. 434 p.
34. Plopper G., Ivankovic D. B. Principles of cell biology. Burlington : Jones & Bartlett Learning, 2020. 1748 p.
35. Rohen J. W., Lütjen-Drecoll E. Funktionelle embryologie: die Entwicklung der Funktionssysteme des menschlichen Organismus. Stuttgart : Thieme, 2022. 204 p. (In German).
36. Role of vascular endothelial growth factor (VEGF) in human embryo implantation: clinical implications / Guo X. et al.. *Biomolecules*. 2021 Feb. 10. Vol. 11, N 2. P. 253. DOI: 10.3390/biom11020253. PMID: 33578823.
37. Ross M. H., Pawlina W. Histology: a text and atlas: with correlated cell and molecular biology. 6th ed. Philadelphia : Wolters Kluwer / Lippincott Williams & Wilkins, 2011. 996 p.

38. Rossant J. Why study human embryo development? *Developmental Biology*. 2024. Vol. 509. P. 43–50. DOI: 10.1016/j.ydbio.2024.02.001. PMID: 38325560.
39. Rossant J., Tam P. P. L. Early human embryonic development: blastocyst formation to gastrulation. *Developmental Cell*. 2022 Jan 24. Vol. 57, N 2. P. 152–165. DOI: 10.1016/j.devcel.2021.12.022. PMID: 35077679.
40. Rugg-Gunn P. J., Moris N., Tam P. P. L. Technical challenges of studying early human development. *Development*. 2023 Jun 1. Vol. 150, № 11. dev201797. DOI: 10.1242/dev.201797. Epub 2023 Jun 1. PMID: 37260362.
41. Sadler T. W. Langman's medical embryology. Philadelphia : Wolters Kluwer, 2023. 472 p.
42. Sadler T. W., Drews U., Brand-Saberi B. Taschenlehrbuch embryologie. Stuttgart : Thieme, 2020. 536 p. (In German).
43. Sontakke Y. Textbook of human embryology. New Delhi : CBS Publishers & Distributors, 2018. 329 p.
44. Sozen B., Conkar D., Veenvliet J. V. Carnegie in 4D? Stem-cell-based models of human embryo development. *Seminars in Cell & Developmental Biology*. 2022 Nov. Vol. 131. P. 44–57. DOI: 10.1016/j.semedb.2022.05.023. PMID: 35701286.
45. Streit A. The neural plate border: multipotent progenitors or cells of mixed identity? *Developmental Biology*. 2025. Vol. 523. P. 51–58. DOI: 10.1016/j.ydbio.2025.04.002. PMID: 40204259.
46. Torchia M. G., Persaud T. V. N. The Developing Human: Clinically Oriented Embryology. London : Churchill Livingstone, 2024. 520 p.
47. Ulfig N., Brand-Saberi B. Kurzlehrbuch embryologie. Stuttgart : Thieme. 2017. 172 p. (In German).
48. Veterinary embryology / Kilroy D. et al. Hoboken : John Wiley & Sons, 2017. 400 p.
49. Wilkinson A. L., Zorzan I., Rugg-Gunn P. J. Epigenetic regulation of early human embryo development. *Cell Stem Cell*. 2023 Dec 7. Vol. 30, N 12. P. 1569–1584. DOI: 10.1016/j.stem.2023.09.010. PMID: 37858333.

ДЛЯ ПОДАТОК

ДЛЯ ПОДАТОК

Навчальне видання

**НАРБУТОВА Тамара Євгенівна,
ЗАПЕКА Ірина Євгеніївна**

**ЗАГАЛЬНА ЕМБРІОЛОГІЯ
У ТЕРМІНАХ І ПОНЯТТЯХ**

**Навчально-методичний посібник
для самостійної роботи здобувачів вищої освіти
медичного та стоматологічного факультетів**

Редактор А. А. Гречанова

Коректор О. В. Титова

Технічний редактор А. В. Попов

Електронне видання

Формат 60x84/16. Ум.-друк. арк. 2,76. Тираж 1. Зам. 2955

Одеський національний медичний університет.
65082, Одеса, Валіховський пров., 2.
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 668 від 13.11.2001.
e-mail: office@onmedu.edu.ua
тел: (048) 723-42-49
факс: (048) 723-22-15

