ЕМБРІОЛОГІЧНИЙ СЛОВНИК

В. С. Пикалюк, О. П. Антонюк, Г. Ф. Ткач, Н. М. Прокопчук

ЕМБРІОЛОГІЧНИЙ СЛОВНИК

Луцьк – 2025

УДК 611.013 (03)
Е 54

Рекомендовано до друку науково-методичною радою Волинського національного університету імені Лесі Українки
(протокол № 9___ від _21 травня 2025 р.)
Автори:
В. С. Пикалюк, О. П. Антонюк, Г. Ф. Ткач, Н. М. Прокопчук

За загальною редакцією проф. **В. С. Пикалюка**
***Рецензенти**: проф. д.б.н. В .І. Бумейстер.*
проф. д.вет.н .Т. А. Мазуркевич,
доц. к.м.н. О. А. Скрябіна

Ембріологічний словник / За заг. редакцією проф. В. С. Пикалюка. – Луцьк, 2025, 644 с.

Науково-методичне видання складається з чотирьох частин: першої та другої – морфологічної, в якій подано філо-, онтогенез органів та систем людини, третьої – методи ранньої діагностики розвитку плодів, та четвертої – словникової з анатомо-ембріологічним тлумаченням основних термінів. У першій та другій частинах розглянуті загальні та топографо-органні закономірності індивідуальних та видових законів розвитку організму людини. В третій частині детально описані сучасні методи клінічної діагностики розвитку плодів. Словникова частина видання містить понад 1000 анатомо-ембріологічних понять. Всі номенклатурні одиниці подані в алфавітному порядку з морфологічним трактуванням їх суті й латиногрецькою етимологією, що дозволяє читачу вільно оперувати термінологічними понятями та уникати неточностей в іншій інтерпретації. Необхідно зазначити, що це друге видання, яке перероблене і доповнене. Навчально-довідкове видання немає аналогів, адресоване біологам, практичним лікарям, викладачам, аспірантам, студентам.

УДК 611.013 (03)
Е 54

© В. С. Пикалюк 2025
© О П. Антонюк 2025
© Г. Ф. Ткач 2025
© Н. М. Прокопчук 2025

ПЕРЕДМОВА

Вивчення і науково-біологічне описання будь-якого органа живого організму завжди базується на трьох складових: розвитку, будові, функції. При цьому, без вияснення процесу формування організму, зрозуміти будову і принципи функціонування його органів і систем неможливе. Розвиток, у свою чергу, ділиться на видовий (філогенез) та індивідуальний (онтогенез). Їх взаємозв'язок був обґрунтований із відкриттям та формулюванням філогенетичного закону Геккеля-Мюллера: "Онтогенез є коротким повторенням філогенезу". Саме в онтогенезі формуються зміни, які стануть основою подальшого філогенезу. Тому для розуміння ембріогенезу органа необхідно знати не тільки індивідуальний, а й філогенетичний розвиток даного виду. Знання ембріогенезу має не тільки фундаментально-теоретичне значення, але й важливе для практичної медицини, являючись відмичкою для розуміння причин та механізмів аномалій, даючи можливість діагностувати, лікувати, а інколи і запобігати їх формуванню.

Створення самостійної української держави гостро поставило питання використання української наукової термінології у практичній та науковій ме дичних сферах. Адже система термінів складає основу професійної лексики фахівця. Особливістю медико-біологічної освіти є широке використання латино-грецької термінології, що вимагає глибокого розуміння походження семантичних коренів спеціальних термінів та докладання додаткових зусиль при засвоєнні чи використанні наукового багажу. Це і спонукало авторів до створення не традиційного за структурою та змістом академічного термінологічного тлумачного словника, а наукового видання з прикладним аспектом. Базою термінів для монографії послужили першоджерела, що відображають рівень ембріологічних істин минулих років та сучасності. Відібрано більше 1000 термінів, що

складають основу ембріологічної лексики. При цьому, ми базувалися на українських варіантах діючих Міжнародних біологічної, анатомічної, гістологічної, генетичної та ембріологічної номенклатур.

Видання складається з двох повноцінних розділів. Перша частина – теоретична викладка основ загальної та топографо-органної ембріології, в якій подані основи філо- та онтогенезу окремих органів, ділянок та систем організму, наведені фундаментальні закономірності гістогенезу. Друга частина являє собою власне більш традиційний, вибудуваний за алфавітною формою, тлумачний словник ембріологічних термінів із відтворенням їх греко-латинських термінів. Висловлюємо надію, що наукове монографічне видання викличе зацікавленість та стане реальною підмогою в науково-практичній діяльності широкого кола фахівців біолого-медичного циклу, студентів, школярів.

З повагою та вдячністю за проявлену зацікавленість та висловлені зауваження - побажання

автори.

Умовні скорочення

ЦНС – центральна нервова система
СБ – смакові бруньки
лат. – латинський
гр. – грецький
a. – arteria – артерія
aa. – arteriae – артерії
v. – vena – вена
vv. – venae – вени
n. – nervus – нерв
nn. – nervi – нерви

Українська абетка

Аа, Бб, Вв, Гг, Ґґ, Дд, Ее, Єє, Жж, З,з, Ии, Іі, Її, Ий, Кк, Лл, Мм, Нн, Оо, Пп, Рр, Сс, Тт, Уу, Фф, Хх, Цц, Чч, Шш, Щщ, Ьь, Юю, Яя

Вік об'єктів дослідження визначали за таблицями А. І. Брусиловського, Л. С. Георгієвської, Б. М. Петтена, Б. П. Хватова, Ю. М. Шаповалова

Вік ембріонів людини	**Тім'яно-куприкова довжина, мм**
IV	4,0 – 5,0
V	6,0 – 8,0
VI	9,0 – 13,0
VII	14,0 – 20,0
VIII	21,0 – 30,0
IX	31,0 – 41,0
X	42,0 – 53,0
XI	54.0 – 65.0
XII	66,0 – 80,0

ЧАСТИНА І. ЗАГАЛЬНА ЕМБРІОЛОГІЯ

1.1. Основні стадії онтогенезу

Онтогенез, або індивідуальний розвиток, можна розділити на наступні етапи:

прогенез (гаметогенез);

пренатальний онтогенез (ембріогенез);

постнатальний онтогенез.

Прогенез – формування статевих клітин (сперматозоїдів і яйцеклітин). Основна подія прогенезу – мейоз і утворення гаплоїдного набору хромосом (n). Внаслідок мейозу відбувається рекомбінація генетичного матеріалу. Тому брати і сестри при однаковому генотипі батьків мають свій власний унікальний генотип.

Ембріогенез – частина онтогенезу, що включає наступні стадії:

- запліднення і утворення зиготи;
- дроблення і утворення бластули (у людини – бластоцисти);
- гаструляція;
- гістогенез і органогенез;
- системогенез.

Ембріогенез включає три періоди:

1) початковий (1-й тиждень);

2) зародковий (2 – 8-й тижні);

3) передплодовий (9 – 10-й тижні);

4) плодовий (з 11-го тижня до народження дитини). У внутрішньоутробному періоді виділяють дві стадії:

5) зародкову;

6) плодову або фетальну (фетогенез).

Ембріогенез починається із запліднення сперматозоїдом яйцеклітини. Основна подія – відновлення диплоїдного набору хромосом (2n).

Дроблення (кінець першої доби) – ділення зиготи без росту дочірних клітин до розмірів материнської. Дроблення в людини – **повне нерівномірне асинхронне**. Існують два роди бластомерів: великі *темні* і дрібні *світлі*. Світлі бластомери обростають одним шаром темних бластомерів, даючи початок *трофобласту*. Скупчення темних бластомерів формує *ембріобласт*. У зародку утворюється порожнина, яка заповнена рідиною і оточена трофобластом, що складається з одного шару клітин. До трофобласта зсередини прилягають клітини ембріобласта – *зародковий вузлик*. У результаті даних перетворень зародок набирає вигляду *бластоцисти*.

Гаструляція (з 7-ї доби) – процес утворення двошарової гаструли з одношарової бластули. Проходить у два етапи.

1. Перша фаза – **деламінація** (розщеплення) – завершується утворенням

епібласта і *гіпобласта*.

2. Друга фаза – **міграція** – відбувається переміщення клітин зовнішнього шару зародкового щитка в напрямі до майбутнього заднього полюса тіла, внаслідок чого формується *первинна смужка*. На передньому кінці первинної смужки формується *первинний* (*гензеновський*) *вузлик*. По медіальній лінії первинна смужка злегка продавлюється – утворюється *первинна борозенка*. На вершині первинного вузлика виникає вип'ячування – *первинна ямка*. Наперед від первинного вузлика розташовується матеріал майбутньої хорди (*хордальна пластинка*), а ще далі спереду її оточує у формі широкого серпа матеріал майбутньої нервової системи (*нервова пластинка*). Первинна смужка є матеріалом майбутньої

мезодерми. Клітини мезодерми зміщуються вперед і в сторони, розташовуючись із боків (справа і зліва) від хордального відростка. Таким чином, формується характерний для хордових осьовий комплекс зачатків.

Підсумок гаструляції – формування трьох зародкових листків: *ентo-*, *екто-* і *мезодерми*.

Одночасно з **гаструляцією** відбувається **імплантація**.

Гістогенез і **органогенез** (з 20-го дня). Диференціювання клітин іде двома шляхами: у зачатки тканин і органів зародка і в позазародкові органи.

1.2. Класифікація яйцеклітин

В основу класифікації яйцеклітин покладена кількість жовтка в їх цитоплазмі.

За цією ознакою яйцеклітини поділяють на:

- **алецитальні** (без жовтка);
- **оліголецитальні** (маложовткові);
- **мезолецитальні** (з середньою кількістю жовтка);
- **полілецитальні** (багатожовткові).

Кількість жовтка в цитоплазмі залежить від тривалості ембріогенезу і від умов розвитку тварини.

Інша класифікація яйцеклітин заснована на розподілі жовтка в цитоплазмі. За цією ознакою розрізняють:

- **ізолецитальні** або **гомолецитальні** яйцеклітини (гр. *iso-* або *homo-* рівно-, однорідно-, *lecythos* – жовток), в яких жовток розподілений рівномірно по цитоплазмі;

- **телолецитальні** яйцеклітини (гр. *thelos* – кінець), в яких жовток розподілений нерівномірно;

- **центролецитальні** – яйцеклітини, в яких жовток знаходиться в центрі.

Телолецитальні яйцеклітини підрозділяються на *помірно телолецитальні*, в яких немає різкого зсуву ядра і органел до анімального полюса, і *різко телолецитальні*, в яких ядро і органели різко зміщені до анімального полюса.

1.3. Гістогенез та органогенез

З 20-го дня утробного розвитку починається новий період у формуванні зародка, головними особливостями якого є:

1) початок відособлення тіла зародка від так званих позазародкових частин;

2) утворення нервових валиків і початок замикання нервового жолобка в нервову трубку;

3) початок сегментації і диференціювання мезодерми (табл. 1).

На основі останньої ознаки даний період може бути названий також **сомітним**, або **періодом сегментації**.

Відповідно до зміни форми тіла зародка (з розпластаного у вигляді зародкового щитка він стає об'ємним) ентодермальна покрівля жовткового мішка (**кишкова ентодерма**) втягується в тіло зародка і утворює зачаток кишки. Цей зачаток кишки спочатку сліпо замкнутий із переднього і заднього кінців, тобто позбавлений ротового і відхідникового отворів (останні прориваються значно пізніше). Отвір, що веде в передню кишку, називається *передніми* (або *головними*) *кишковими воротами*, у задню кишку ведуть *задні* (або *хвостові*) *кишкові ворота*. Внаслідок замикання покрівлі жовткового мішка в кишкову трубку (починаючи з переднього і заднього кінців), алантоїс виявляється сліпим формуванням задньої кишки.

Таблиця 1

Етапи диференціювання

а) у процесі ембріогенезу з однієї клітини – зиготи утворюється безліч різноманітних клітин, які об'єднані в складні структурні утворення – тканини, органи і цілий організм. Зокрема, організм людини включає близько $2x10^{13}$ клітин; б) диференціювання починається з самої зиготи; в) відповідних етапів розвитку зародка, розрізняють кілька етапів диференціювання в ембріогенезі:	
Оотипічний етап	● Реалізується на стадії яйцеклітини і зиготи; ● На даному етапі існують біохімічні відмінності не між окремими клітинами, а між різними ділянками цитоплазми зиготи. Ці ділянки називаються презумптивними; ● Потрапляючи при дробленні в той чи інший бластомер, кожна така ділянка визначає напрямок подальшого диференціювання цього бластомера;
Бластомерний етап	● Є біохімічні та морфологічні відмінності між бластомерами, які посилюються в міру дроблення; ● До стадії 4 – 8 бластомерів відмінності ще не дуже великі (чому можлива поява однояйцевих близнюків), а потім стають незворотними
Інші етапи	Подальші етапи диференціювання відповідають: ● утворенню зародкових листків; ● появи зачатків тканин (ранній гістогенетичний етап)
Поява диферонів	● Особливість гістогенетичного етапу полягає в тому, що лише на даному етапі з'являються диферони клітин; ● Кожний **диферон** – це сукупність клітинних форм, які складають лінію диференціювання – від стовбурової клітини до повністю диференційованих клітин

Одночасно з відособленням тіла зародка від позазародкового матеріалу починається утворення **нервових валиків**: краї нервової пластинки потовщуються і піднімаються над рештою ектодерми, після чого починається замикання нервового жолобка, з подальшим формуванням нервової трубки. Під час замикання нервової пластинки за рахунок матеріалу потовщених нервових валиків, що зрощуються один з одним, формується **гангліозна пластинка**, яка виявляється затиснутою між нервовою трубкою, що замкнулася, і розташованою над нею шкірною ектодермою. Гангліозна пластинка сегментується і дає початок метамерно розташованим зачаткам спинних гангліїв. Окремі групи клітин, що пізніше виселяються з гангліозної пластинки в різні ділянки тіла зародка, дають початок вегетативним гангліям, хромафінній тканині надниркових залоз, хроматофорам.

Мезодерма, яка в результаті другої фази гаструляції шкіри розташовується з боків від хордального відростка у вигляді двох крил, що розповсюджуються до периферії, починаючи з 20-го дня внутрішньотробного розвитку диференціюється на компактніші **соміти**, що лежать більш медіально (тобто безпосередньо прилягають справа і зліва до хордального відростка) і на більш пухкі периферичні ділянки – **спланхнотоми** (або "бічні пластинки"). Матеріал сомітів *сегментується*, тобто підрозділяється на метамерно розташовані один за одним ділянки (спинні сегменти), матеріал спланхнотомів залишається *несегментованим*.

Спланхнотоми розшаровуються на два листки, що набувають епітеліоподібної структури: **вісцеральний листок**, прилеглий до ентодерми, і парієтальний листок,

прилеглий до шкірної ектодерми. Невеликі ділянки матеріалу спланхнотомів, прилеглі до сомітів, відособлюються і сегментуються (паралельно із сегментацією сомітів), утворюючи **нефротоми** (або **сегментні ніжки**), що є зачатками канальців первинної нирки. Матеріал нефротомів, що відноситься до найбільш каудальних сегментів тіла, не сегментується, представляючи з кожного боку тіла суцільну клітинну масу – **метанефрогенний** зачаток, що дає згодом початок вторинним, або остаточним, ниркам. Вісцеральний і парієтальний листки спланхнотомів дають початок **целомічному епітелію** (**мезотелію**), а порожнина між цими листками утворює **вторинну порожнину тіла** (**целом**), представлену у сформованому організмі очеревиною, плевральною і перикардіальною порожнинами. Крім того, з листків спланхнотомів (особливо вісцерального) виселяються в проміжки між зародковими листками клітини, що дають початок **мезенхімі**.

Соміти в міру їх формування в послідовності спереду назад диференціюються кожен на три ділянки: *дорсолатеральну* – **дерматом** (мезенхімний зачаток сполучної тканини, власне шкіри), *медіовентральну* – **склеротом** (створюючи скелетогенну мезенхіму, що дає початок хрящовим і кістковим тканинам осьового скелета), і розташований між ними **міотом** (зачаток скелетної поперечносмугастої мускулатури)

1.4. Розвиток позазародкових органів

До позазародкових, трофічних провізорних, органів ссавців відносять такі структурні утворення, які існують і функціонують тільки в пренатальному періоді онтогенезу. Вони утворюють **послід**, що забезпечує двобічний зв'язок

між організмом матері і плода і під час пологів виходить услід за плодом. До складу посліду входять плацента, плодові оболонки і пуповина.

Структурне і функціональне становлення усіх позазародкових органів, а також особливості диференціації їх тканин пов'язані з виникненням в еволюції хребетних внутрішньоутробного розвитку. Запліднення і дроблення в людини відбувається в маткововій трубі, причому дроблення закінчується утворенням бластоцисти. У складі останньої розрізняються зовнішні покривні клітини, названі **трофобластом**, і внутрішня клітинна масса – ембріобласт – заповнена рідиною порожнина називається **бластоцелем**.

Трофобласт – еволюційне новопридбання плацентарних ссавців і в структурному відношенні є збірним поняттям. На відміну від усіх інших дефінітивних і позазародкових тканин, він має своє, тільки йому властиве, позаембріональне джерело розвитку – трофоектодерму. Залежно від типу плацентації трофобласт може зберігати клітинну будову упродовж всього пренатального періоду, або на найраніших етапах ембріогенезу піддаватися структурній перебудові, даючи залежно від виду тварини все різноманіття клітинних і неклітинних форм трофобласта. При цьому в примітивних плацентах трофобластичне покриття хоріальних ворсинок повною мірою зберігає епітеліоморфний вигляд, тоді як у особин з інтерстиціальним типом плацентації трофобластична вистілка місцями втрачає риси дійсного епітелію і не може бути з точністю віднесена до якого-небудь відомого типу епітеліїв. В останньому випадку можна виділити два, принципово відмінних у функціональному і структурному відношенні, варіанти. Перший – це клітинні і плазмодіальні трофобластичні структури, що формують власне трофобластичне вистилання

хоріальних ворсинок, трубочок, балок та ін., які спочатку орієнтовані на виконання різноманітних функцій плаценти (трофіка, дихання, виділення). Саме вони разом із стромальними елементами формують плацентарний бар'єр. І другий – клітини і багатоядерні трофобластичні структури, що володіють здатністю до міграції, ендомітотичної редуплікації і функціонально більш спеціалізовані.

Епітеліальні вистилання інших позазародкових органів, рівно як і мезенхіма і позаембріональна сполучна тканина, є похідними внутрішньої клітинної маси бластоцисти. Сама внутрішня клітинна маса йде на побудову не тільки позазародкових органів, але і є джерелом розвитку сполучної тканини хоріона (плаценти) і тканин зародка. Природно припустити, що в морфології епітеліїв і сполучної тканини позазародкових органів повинно бути багато спільного з будовою однойменних тканин дефінітивів плода. Разом з тим гістогенез тканин позазародкових органів проходить в умовах жорсткішої тимчасовопросторової детерміації, і ця обставина, а також характер трофобласто-сполучно-тканинних взаємин, накладають відбиток на гістогенез тканин, що складають їх, роблячи останні несхожими за своєю гістофізіологією на тканини дефінітивів. До тканин позазародкових органів відносять ряд епітеліальних або епітеліоморфних (наприклад, амніотичний, жовтковий епітелій, трофобластичне вистилання) і сполучних тканин (мезенхіма, позаембріональна сполучна тканина амніона, алантоїса, жовткового мішка, хоріона, пуповини). Загальні властивості тканин позазародкових органів і їх відмінності від дефінітивів зводяться до наступного:

1) диференціація таких тканин є скороченою і прискореною;

2) "провізорний" епітелій виконує функції різних епітеліїв дефінітивів (покривну, гормон-продукуючу, всмоктуючу, секреторну);

3) сполучна тканина відрізняється мізерним набором клітинних форм і містить велику кількість аморфної речовини, насиченої глікозамінгліканами;

4) старіння тканин позазародкових органів відбувається дуже швидко – до кінця внутрішньоутробного розвитку.

У трофобласті розрізняють полярну ділянку, яка покриває внутрішню клітинну масу, і пристінкову (муральну) частину, що утворює бластоцель. Клітини мурального трофобласта встановлюють контакт із материнською тканиною крипт ендометрія матки і до моменту імплантації досягають стану термінального диференціювання. Трофобласт шляхом деламінації поділяється на два шари: *внутрішній* (цитотрофобласт) і *зовнішній* (синцитіотрофобласт).

Цитотрофобласт (шар Лангханса) складається з клітин, що інтенсивно розмножуються. Їх ядра містять добре помітні ядерця, а клітини – чисельні мітохондрії, добре розвинені гранулярну ендоплазматичну сітку і комплекс Гольджі. У цитоплазмі міститься маса вільних рибосом і гранул глікогену.

Синцитіотрофобласт – високоплоїдна багатоядерна структура, що утворюється з клітин цитотрофобласта. Вона є джерелом плацентарного соматомамотропіну (плацентарний лактоген), хоріонічного гонадотропіну (ХГТ) і естрогену. Мітози від сутні. Цитоплазма заповнена пухирцями різних розмірів. Цитовілін – периферичний мембранний білок у синцитіотрофоділянці.

Амніон – складчастий об'ємний мішок, заповнений амніотичною рідиною. На черевному боці амніон прикріплений до тіла зародка. На краніальному кінці амніон утворює головну **амніотичну складку**. Із збільшенням розмірів зародка, його голова росте вперед в амніотичну складку, увігнутий край якої зміщується в каудальному

напрямі. Бічні амніотичні складки формуються по обидва боки зародка за рахунок країв головної складки. Хвостова амніотична складка утворюється на каудальному кінці зародка і росте в краніальному напрямі. Головна, бічні і хвостова амніотичні складки сходяться над зародком і замикають амніотичну порожнину. Місце з'єднання амніотичних складок – амніотичний шов; тут утворюється зникаючий згодом тканинний тяж. Протягом подальшого розвитку амніотична порожнина швидко збільшується за рахунок хоріонічної порожнини, й амніон починає обволікати сполучну ніжку і протоку жовткового мішка, збираючи їх разом та зумовлюючи утворення первинного пупкового канатика. У дистальній ділянці канатик містить жовткову протоку і пупкові судини. Проксимальніше в ньому локалізуються петлі кишки і залишки алантоїса. Жовтковий мішок міститься в хоріонічній порожнині і сполучається з пупковим канатиком своєю протокою. Наприкінці третього місяця амніон розширюється до такої міри, що вступає в контакт із хоріоном, облітеруючи хоріонічну порожнину. Жовтковий мішок після цього зморщується і поступово облітерується. Черевна порожнина тимчасово є занадто малою для кишкових петель, що швидко розвиваються, і деякі з них у складі пупкового канатика виштовхуються в позазародковий простір. Ці виштовхнуті за межі плода кишкові петлі формують **фізіологічну кишкову грижу**. Наприкінці третього місяця розвитку кишкові петлі втягуються в тіло плода, а порожнина в пупковому канатику заростає. Коли облітерується алантоїс і жовткова протока з її судинами, у канатику залишаються тільки пупкові судини, оточені **вартоновими драглями**. Цей різновид сполучної тканини має високий вміст протеогліканів і функціонує як захисне

мікрооточення для кровоносних судин пупкового канатика. Стінки артерій містять багато міоцитів та еластичних волокон, які сприяють швидкому звуженню і скороченню пупкових судин після перев'язки канатика. Сформований амніотичний мішок наповнюється **амніотичною рідиною**, що захищає зародок при струсі, дозволяє плоду здійснювати рухи і запобігає злипанню плода з навколишніми тканинами. Плід заковтує амніотичну рідину, яка таким чином потрапляє в кишечник. В амніотичну рідину плід виділяє сечу.

Жовтковий мішок – винесена за межі зародка частина первинної кишки.

Стінка жовткового мішка складається з двох шарів: внутрішній шар утворений позазародковою ентодермою, а зовнішній – позазародковою мезодермою. У період найбільшого розвитку жовткового мішка його кровоносні судини відокремлені від стінки матки тонким шаром тканини, що робить можливим поглинання з матки поживних речовин і кисню. Позазародкова мезодерма служить місцем ембріонального гемопоезу. Тут формуються кров'яні острівці, в яких із стовбурових кровотворних клітин диференціюються клітини крові. Позазародкова ентодерма жовткового мішка служить джерелом первинних статевих клітин; вони мігрують у зачатки гонад, де диференціюються в **гамети**. Пізніше складки амніона стискують жовтковий мішок, утворюється вузька перетинка, що сполучає його з порожниною первинної кишки – **жовткове стебельце**. Ця структура подовжується і вступає в контакт з ніжкою тіла, що містить алантоїс. Жовткове стебельце і ніжка алантоїса разом зі своїми судинами утворюють пупковий канатик, що відходить від зародка в ділянці пупкового кільця. Жовткове

стебельце зазвичай повністю заростає до кінця 3-го місяця розвитку плода.

Алантоїс – невелике вип’ячування задньої стінки жовткового мішка до 16-го дня розвитку, яке утворене позазародковою ентодермою і мезодермою. Дистальна частина алантоїса в міру росту швидко розширюється і перетворюється на мішок, сполучений із кишкою за допомогою ніжки. У людини алантоїс рудиментарний, але бере участь у формуванні судинної мережі плаценти. Його проксимальний відділ має відношення до утворення сечового міхура, що слід враховувати при аномаліях розвитку цього органа.

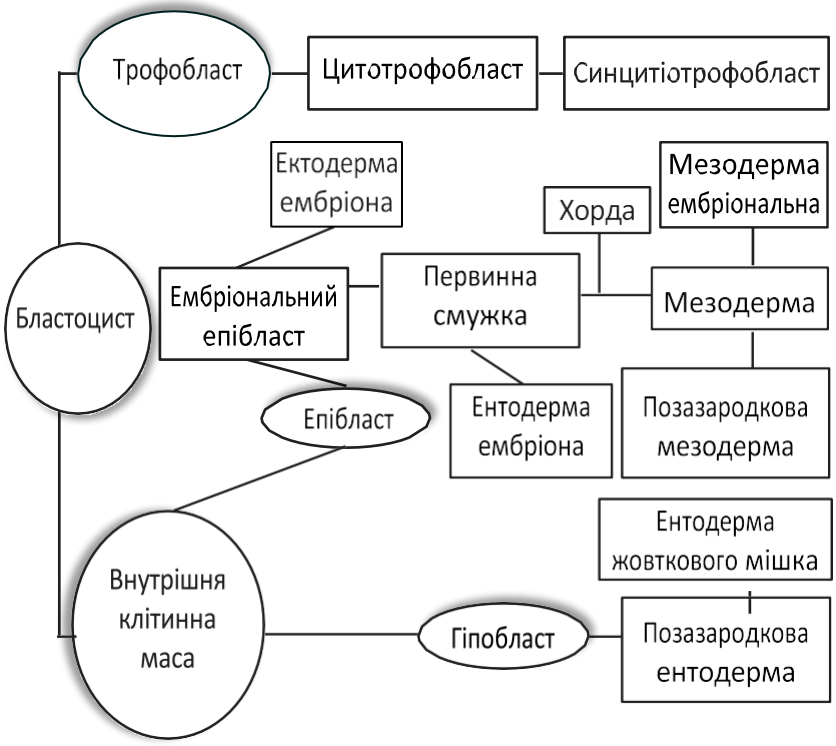
Плацента зв'язує плід з організмом матері. Плацента складається з материнської (базальна частина децидуальної оболонки) і плодової (ворсинчастий хоріон – похідне трофобласта і позазародкової мезодерми) частин. У порожнині матки бластоциста знаходиться протягом 1 – 2 діб. Імплантація відбувається на 7 – 8-му добу після запліднення, коли функціональний шар ендометрія має найбільшу товщину. У ході імплантації бластоциста вступає в тісний контакт з епітелієм слизової оболонки матки. У деяких місцях дотичні епітеліальні клітини матки і клітини трофобласта формують спеціалізовані контакти, у т. ч. щілинні. Під дією маткового секрету оболонка запліднення розчиняється. Після цього бластоциста прикріплюється до ендометрія, як правило, тим полюсом, на якому розташована внутрішня клітинна маса (полярний трофобласт). Через дві доби зародок виявляється повністю зануреним у слизову оболонку матки. У людини ендотелій материнських кровоносних судин і хоріон фактично омивається кров'ю матері. Така плацента отримала назву **гемохоріальної**.

З'єднання трофобласта і позазародкової мезодерми призводить до утворення **хоріона**. У формуванні хоріона розрізняють три періоди: передворсинчастий (7 – 8-й день розвитку), період утворення ворсинок (до 50-го дня), період котиледонів (з 50-го по 90-й дні).

Передворсинчастий період. У ході імплантації клітини трофобласта проліферують і утворюють цитотрофобласт, зовні від якого розташований синцитій – похідне цитотрофобласта. На ранніх термінах імплантації трофобласт не володіє вираженими цитолітичними властивостями: бластоциста проникає між клітинами поверхневого епітелію без його руйнування. Надалі, у міру взаємодії з ендометрієм, трофобласт проявляє цитолітичну активність. У тканині ендометрія, навколо трофобласта, з'являються порожнини (лакуни), заповнені кров'ю матері. Після появи лакун бластоциста може бути названа плодовим міхуром; настає ворсинчастий період розвитку плаценти (схема 1, табл. 2, 3).

Схема 1

Розвиток зародка людини



Таблиця 2

Етапи розвитку зародка людини

Назва етапу	Назва зародка	
Запліднення	сперматозоїд	яйцеклітина
	ЗИГОТА	
1) **Зигота** – клітина, що є результатом запліднення яйцеклітини 2) У зиготі два ядра вихідних клітин (**пронуклеуси**): **наближаються однин до одного**;		
I Дроблення	МОРУЛА	
	БЛАСТУЛА	
1. При дробленні зигота ділиться на більш дрібніші клітини, так що об'єм зародка не збільшується 2. Спочатку утворюється **морула** — щільне скупчення клітин 3. При подальшому дробленні між клітинами **виникає** порожнина (**бластоцель**) 4. Зародок називається **бластулою** (у людини — **бластоциста)**, а його стінка — **бластодермою**		
II Гаструляція	ГАСТРУЛА	
Клітини зародка утворюють три зародкових листки: зовнішній — **ектодерму**; середній — **мезодерму**; внутрішній — **ентодерму**		
III Формування комплексу осьових зачатків	ЗАРОДОК ІЗ КОМПЛЕКСОМ ОСЬОВИХ ЗАЧАТКІВ	
1. Із матеріалу зародкових листків утворюються осьові зачатки: а) нервова трубка; б) хорда; в) первинна кишка; г) соміти (включають дерматом, міотом, склеротом); д) нефрогонотоми**;** е) спланхнотоми. 2. Із зародкових листків виділяється мезенхіма (джерело розвитку ряду тканин) 3. Тіло зародка відмежовується від позазародкових органів		
IV Формування зачатків тканин, органів і систем (початковий гісто- і органогенез)	ПЛІД З ОСНОВНИМИ СИСТЕМАМИ ОРГАНІЗМУ	
Із осьових зачатків і мезенхіми формуються зачатки практично усіх органів		
V Подальший розвиток тканин органів і систем (дефінітивний гісто- і органогенез)	ЗРІЛИЙ ПЛІД	
Зачатки тканин і органів шляхом подальшого диференціювання перетворюється в повноцінні тканини і органи		
Пологи	НОВОНАРОДЖЕНИЙ	

Таблиця 3

Утворення зародкових листків і відокремлення їх від тіла зародка

Бластула (**бластоциста**) – пухирець, до стінки якого (**трофобласт**) зсередини в одному місці прилягає група зародкових клітин (**ембріобласт**).	
Шляхом деламінації **ембріобласт** розщеплюється на **гіпобласт** і **епібласт.**	
Епібласт розщеплюється на два листки: **зародковий епібласт** і **амніотичну ектодерму**, між якими утворюється порожнина **амніона.**	
Міграція клітин **зародкового епібласта** призводить до утворення в середній частині зародка **первинної смужки** і **первинного** (**гензеновського**) **вузлика.**	
ЗАРОДКОВИЙ ЕПІБЛАСТ УТВОРЮЄ ЗАРОДКОВИЙ ЩИТОК І СЛУЖИТЬ ДЖЕРЕЛОМ УСІХ ТРЬОХ ЗАРОДКОВИХ ЛИСТКІВ	
Ентодерма	Найбільш товстий шар з багаторядним розташуванням клітинних ядер. Одні клітини, проходячи через **первинну смужку**, відтісняють у різні боки клітини **гіпобласта** і дають початок **зародковій ентодермі.**
Мезодерма	Представлена окремими, пухко розташованими клітинами. Інші клітини поширюються у вигляді пухкого шару між **епібластом** і **гіпобластом**; вони дають початок зачаткам **хорди** і **мезодерми**, утворюючи так звані мезодермальні крила з боків від **хорди.**
Ектодерма	Має вигляд тонкого листка, утвореного сплющеними клітинами. У самому **епібласті** залишаються тільки клітини **ектодерми**. Ці клітини поступово шляхом **епіболії** оточують весь жовток. Зародок розташовується на жовтку.
Амніон	З'являється в результаті розщеплення епібласта на два листки: **1) зародковий епібласт; 2) амніотична ектодерма.** Порожнина, що виникає між цими листками, заповнюється рідиною і називається амніотичною.

Продовження таблиці 3

Жовтковий мішок	**Жовтковий пухирець** утворюється з гіпобласта. Клітини гіпобласта, розростаючись до периферії від зародкового щитка, відмежовують з внутрішнього боку частини простору всередині трофобласта.
Обростання стінок мезенхіми	Позазародкові частини **ентодерми** і **вісцерального листка мезодерми** починають обростати жовток, формуючи жовтковий мішок. В утворенні стінок обох пухирців бере участь і позазародкова мезодерма (мезенхіма). Клітини мезенхіми виселяються із зародкового щитка в порожнину бластоцисти і поступово обростають всі наявні поверхні – амніотичної бульбашки, жовткового мішка, а також самого трофобласта.
Хоріон	**Трофобласт** разом із прилеглою до нього мезодермою називається хоріоном, або ворсинчастою оболонкою. Хоріон утворює чисельні ворсини (епітеліомезенхімальної природи), що висту-пають з його зовнішнього боку.
Амніотична ніжка і алантоїс	Зародок розташовується між амніотичною ніжкою і жовтковим пухирцем. Він пов'язаний з хоріоном за допомогою амніотичної ніжки з позазародкової мезенхіми. Сюди вростає алантоїс – невеликий пальцеподібний виріст кишкової ентодерми і вісцерального листка мезодерми.
Тулубові складки	Ектодерма, ентодерма, парієтальний і вісцеральний листки мезодерми утворюють тулубові складки. Після цього зародок пов'язаний з жовтковим мішком порожнистим канатиком – жовтковою стеблинкою.
ПОХІДНІ МЕЗОДЕРМИ	
Хорда	Утворюється одночасно з утворенням самої мезодерми. Формуючі її клітини мігрують з епібласта через **первинний вузлик**. **Хорда** – непарна осьова структура. Одна з її функцій – встановлення осі тіла.

Продовження таблиці 3

Сомiти	Знаходяться з боків від хорди і утворюються з дорсальної мезодерми. Їх ключова особливість полягає в тому, що вони являють собою сегменти – компактні скупчення мезодермальних клітин. Всього уздовж осьової лінії утворюється 44 пари сомітів. З'являються всі пари сомітів не одночасно, а послідовно – у напрямку від передньої частини зародка до задньої.
Частини сомітів	**Дерматом** (прилеглий до ектодерми) – зачаток дерми (внутрішнього шару шкіри). **Міотом** (середня частина) – зачаток поперечносмугастих скелетних м'язів. **Склеротом** (прилеглий до хорди) – зачаток скелета.
Нефрогонотоми	**Нефрогонотоми** або **сегментні ніжки** знаходяться латеральніше сомітів (сегментовані). Представляють собою зачатки системи виділення і гонад, у зв'язку з чим у них вже досить рано виявляються окремі канальці.
Спланхнотоми	З обох цих листків утворюється епітелій, що вистилає внутрішні порожнини організму (грудну, черевну) – **парієтальний листок.** **Вісцеральний листок** – зачаток міокарда та епікарда Порожнина між названими листками називається **целомічною.**
Мезенхіма	Сукупність рухомих відросткових клітин, виселяють з різних відділів мезодерми – перш за все з сомітів і спланхнотома. Мезенхіма знаходиться як всередині зародка, так і поза ним (позазародкова мезенхіма). З мезенхіми утворюються: 1) судини (у тому числі аорта); 2) тканини внутрішнього середовища організму – всі види сполучних тканин (у т.ч. скелетні і хрящові); кровотворна тканина і сама кров; гладеньком'язова тканина.

Продовження таблиці 3

ПОХІДНІ ЕКТОДЕРМИ	
Нервова трубка і гангліозні пластинки	**Нервова трубка** формується в результаті вп'ячування ектодерми, що лежить над хордою. Вип'ячування ектодерми призводить до появи **нервового жолобка** і **нервових валиків.** **Жолобок** змикається в нервову трубку (непарний зачаток). **Нервові валики** перетворюються в парні гангліозні пластинки, що лежать між нервовою трубкою і ектодермою. Утворення **нервової трубки** відбувається під впливом індукторів, що виділяються хордою. **Нервова трубка** – зачаток спинного і головного мозку **Ганліозні пластинки** – зачаток периферичних нервових вузлів.
Шкірна ектодерма	Є зачатком: 1) епідермісу шкіри і його похідних; 2) епітелію початкового і кінцевого відділів шлунково-кишкового тракту; епітелію деяких інших органів.
ПОХІДНІ ЕНТОДЕРМИ	
Шкірна ентодерма	Ентодерма згодом теж бере участь у формуванні осьового зачатка (разом з вісцеральним листком спланхнотома) – первинної кишки. Первинна кишка є зачатком епітелію органів травної системи (шлунка, кишечнику, печінки, підшлункової залози).
СКЛАД СТІНОК ПОЗАРОДКОВИХ ОРГАНІВ	
Стінка жовткового мішка	Позазародкова ентодерма (гіпобласт) – зсередини; мезенхіма – ззовні.
Стінка амніотичного пухирця	Позазародкова ектодерма – зсередини, мезенхіма – ззовні.
Стінка хоріона	Трофобласт (позазародкова ектодерма) – ззовні, мезенхіма – зсередини.

Період утворення ворсинок. В ембріональному періоді послідовно утворюються первинні, вторинні і третинні ворсинки.

Первинні ворсинки – скупчення клітин цитотрофобласта, оточеного синцитіотрофобластом. Клітини цитотрофобласта мають неправильну форму і світлу цитоплазму.

Вторинні ворсинки. Упродовж 12 – 13 днів у первинні ворсинки вростає надзародкова мезодерма, що призводить до формування вторинних ворсинок, рівномірно розподілених по всій поверхні плодового яйця. Вторинні ворсинки мають найбільшу довжину в базальній частині децидуальної оболонки. Епітелій вторинних ворсинок представлений світлими клітинами округлої форми з великими ядрами. Над епітелієм розташований синцитій із нечіткими межами, темною зернистою цитоплазмою, щіточковою облямівкою і поліморфними ядрами. На стадії вторинних ворсинок у клітинах трофобласта зменшується число мітозів. Починається васкуляризація ворсинок.

Третинні ворсинки. З 3-го тижня розвитку виникають третинні ворсинки, що містять кровоносні судини. Цей період називають плацентацією. Ворсинки, звернені до базальної частини децидуальної оболонки, кровопостачаються не тільки із судин, що походять із хоріальної мезодерми, але і з судин алантоїса. Період з'єднання гілок пупкових судин із місцевою мережею кровообігу збігається з початком серцевих скорочень (21-й день розвитку) і в третинних ворсинках починається циркуляція ембріональної крові. Васкуляризація ворсинок хоріона закінчується, як правило, на 10-му тижні вагітності. До цього терміну формується плацентарний бар'єр. Не всі ворсинки хоріона розвинені однаково добре. Ворсинки, звернені до капсулярної частини відпадаючої оболонки, розвинені слабко і

поступово зникають. Тому хоріон у цій частині називають гладеньким. Строма гладенького хоріона, зверненого до капсулярної частини децидуальної оболонки, збіднена кровоносними судинами.

Період котиледонів. **Котиледон** – структурно-функціональна одиниця сформованої плаценти. Він утворений стовбуровою ворсинкою і її розгалуженнями, що містять судини плода. До 140-го дня вагітності в плаценті сформовано 10 – 12 великих, 40 – 50 дрібних і до 150 рудиментарних котиледонів. До 4-го місяця вагітності формування основних структур плаценти закінчується. Лакуни сформованої плаценти містять близько 150 мл материнської крові, що повністю заміщається 3 – 4 рази на хвилину. Загальна поверхня ворсинок досягає 14 м^2, що забезпечує високий рівень обміну між матір'ю і плодом.

Децидуальна (що відпадає) оболонка утворюється на всій поверхні ендометрія, але раніше вона розвивається в ділянці імплантації. До кінця 2-го тижня ендометрій повністю заміщується децидуальною оболонкою, в якій розрізняють **базальну** (*decidua basalis*), **капсулярну** (*decidua capsularis*) і **пристінкову** (*decidua parietalis*) частини. Децидуальна оболонка, що оточує хоріон, утворює базальну і капсулярну частини. У решти ділянках порожнина матки вистелена пристінковою децидуальною оболонкою. У децидуальній оболонці виділяють губчасту (спонгійну) і компактну зони. Більш пухка губчаста зона містить залишки залоз ендометрія.

Базальна частина децидуальної оболонки входить до складу плаценти. Вона відокремлює плодове яйце від міометрія. У губчастому шарі багато залоз, що зберігаються до 6-го місяця вагітності.

Капсулярна частина. До 18-го дня вагітності капсулярна частина повністю змикається над імплантованим плодовим яйцем і відокремлює його від порожнини матки. У міру розвитку плода капсулярна частина випинається в порожнину матки і до 16-го тижня зростається з пристінковою частиною. При доношеній вагітності капсулярна частина добре помітна лише в нижньому полюсі плодового яйця (над внутрішнім зівом). Поверхневого епітелію в капсулярній частині немає.

Пристінкова частина. До 15-го тижня вагітності пристінкова частина децидуальної оболонки потовщується за рахунок компактної і губчастої зон. Пізніше в компактній зоні зникають великі децидуальні клітини. У губчастій зоні пристінкової частини децидуальної оболонки залози розвиваються до 8-го тижня вагітності. До моменту злиття пристінкової і капсулярної частин кількість залоз поступово зменшується, вони стають невиразними. Наприкінці доношеної вагітності пристінкова частина дewидуальної оболонки представлена декількома шарами децидуальних клітин. З 12 го тижня вагітності поверхневий епітелій пристінкової частини зникає.

Децидуальні клітини – великі клітини пухкої сполучної тканини навколо судин компактної зони. Молоді децидуальні клітини схожі з фібробластами. Із диференціюванням розміри децидуальних клітин збільшуються, вони набувають округлої форми, їх ядра стають світлими, клітини тісніше прилягають одна до одної. До 4-го тижня вагітності переважають великі децидуальні клітини. Частина децидуальних клітин має кістковомозкове походження; можливо, вони беруть участь в імунній відповіді. Децидуальні клітини продукують пролактин і простагландини.

Ворсинчастий хоріон утворюється на боці, зверненому до міометрія, де добре розвинені третинні ворсинки. У ворсинчастому хоріоні капіляри наближені до базальної мембрани трофобласта і утворюють поверхневу капілярну мережу. Серед клітинних елементів строми третинних ворсинок наявні макрофаги – **клітини Хофбауера**. Від вершини ворсинок убік децидуальної тканини відходять клітинні стовпчики (колони), які складаються з клітин цитотрофобласта, що контактують з поверхневою компактною зоною децидуальної оболонки. У ділянці контакту формується зона коагуляційного некрозу. Далі клітини цитотрофобласта проникають у губчасту зону ендометрія, міометрій і стінку судин матки. Вростання цитотрофобласта на 6-му тижні вагітності в стінку спіральних артерій призводить до розтину їх просвіту і встановлення циркуляції материнської крові між ворсинками хоріона. Ворсинки, тісно пов'язані з материнською тканиною, називають якірними, або закріплюючими. Але більшість ворсинок у порожнинах базальної частини децидуальної оболонки лежать більш-менш вільно.

1.5. Періодізація життя зародка людини

РІВНІ I-III

Процес запліднення закінчується на четвертий день. На даних рівнях відбувається злиття сперматозоїда з яйцеклітиною, дроблення яйця. Запліднене яйце стає схожим на бальзамову ягоду "морус", зародок на цьому етапі називають морулою.

РІВНІ IV–V

День 4-7-й. На стадії морули плодове яйце потрапляє в порожнину матки, де перетворюється в бластоцисту. На стадії бластоцисти для плідного яйця характерно те, що

частина більших клітин утворюють ембріобласт, з якого надалі розвивається ембріон, а інша частина – більш дрібних клітин, що розташовані ззовні плідного яйця, які формують живильну оболонку зародка – трофобласт.

День 7-12-й. Імплантована бластоциста занурюється в товщу слизової оболонки матки, відбувається її повне занурення в ендометрій. Імплантація завершена і починається розвиток зародка. Утворюється порожнина амніона і позаембріональна порожнина тіла зародка. Дана стадія зазвичай поділяється на основі розвитку клітин трофобласта. На 7-8-й день бластоциста складається приблизно із 100 клітин, імплантується в стінку матки. Трофобласт містить ферменти, завдяки яким відбувається "розплавлення" клітин слизової оболонки (ендометрія) стінки матки, і поступове занурення зародка в глибину функціонального шару ендометрія. Після імплантації зародка в стінці матки починається відповідальний період формування основних органів і систем плода, а також важливого органа вагітності – плаценти.

РІВНІ VI–VIII

День 13–19-й. Хоріональні ворсинки розгалужуються і з’являються жовтковий мішок, первинна смужка і первинний вузлик. До кінця даної стадії утворюється нервова пластинка. З нервової пластинки розвинуться відділи центральної нервової системи. Ембріон активно розвивається. Саме в цей період утворюються зачатки скелета, а також м'язів. Одночасно з розвитком плодових оболонок, з каудального відділу первинної кишки зародка утворюється випинання – алантоїс. В алантоїсі судини зародка "підростають" до війкової оболонки, вростаючи потім у кожну ворсинку. У результаті цього безсудинний хоріон васкуляризується. На цьому закінчується період пресомітів.

РІВНІ IX–X

День 20–23-й. Розміри ембріона 1,0 – 2,0 мм. Відбувається утворення сомітів. Нервові валики і спинна струна (хорда) подовжуються. Стають помітними краніальна і хвостова складки. Відбувається диференціювання клоакової перетинки і задньої кишки.

РІВНІ XI–XII

День 24–27-й. Розмір ембріона 4 мм. Краніальна і хвостова складки стають помітнішими. Жолобок нервової трубки замикається і утворюються первинні мозкові пухирі. Потім відбувається розвиток очних кришталевих і слухових пухирців. Утворюється вигин середнього мозку. Далі формуються зачатки кінцівок. Починають формуватися печінка, підшлункова залоза, легені, щитоподібна залоза, канальці первинної нирки. Утворюється серце: на середній лінії з'єднуються дві серцеві трубки і починається його скорочення; розвиваються зачатки внутрішніх органів: легенів, шлунка, печінки, ендокринних залоз. Починається формування плаценти, пуповини, через яку в ембріон будуть надходити поживні речовини та кисень, а видалятися продукти його життєдіяльності.

РІВЕНЬ XIII

День 27–29-й. Розміри ембріона 4–5 мм. З'являються чотири зяброві дуги. Закінчується інвагінація слухового пухирця. Наявні пухирці кришталиків, але вони ще не зафіксовані. Починає з'являтися зачаток нижньої кінцівки, а між верхньою і нижньою кінцівками вже існує явно помітний гребінь. Серце виступає на поверхні тіла. Плідне яйце починає перетворюватися в ембріон. Він нагадує плоский диск, що складається з шарів. Утворюються три види зародкових листків. Вони стануть початком формування різних тканин і органів. Внутрішній шар-листок

– ендодерма відповідає за утворення легенів, печінки, травної системи, підшлункової залози. З середнього шару-листка – мезодерми розвиваються скелет, м'язова система, нирки, кровоносні судини і серце. Зовнішній шар-листок – ектодерма формує шкіру, волосся, очні кришталики, зубну емаль, нервову систему.

РІВНІ XIV–XV

День 28–30-й. Розміри ембріона 6 – 7 мм. Відбувається повна інвагінація очних кришталиків. З'являються розгалуження бронхів у легенях. Зачатки верхніх кінцівок подовжуються, зачатки нижніх кінцівок представлені у вигляді невеликих плавників. З'являються зачатки нирок і надниркових залоз. У цей період активно розвиваються позазародкові органи (хоріон, амніон і жовтковий мішок). Вони забезпечують трофіку, дихання, біохімічну всебічну підтримку і захист плода. Хоріон сприяє створенню плаценти, а амніон – плодового міхура. На 28-й день починає формуватися хребет – він "ділить" організм на дві симетричні половини: ліву та праву. Якщо в цей період виконати майбутній матері УЗД, то на екрані монітора лікар розрізнить ручки і ніжки – правда, поки вони виглядають як маленькі "бруньки" з боків.

День 31–32-й. Розмір ембріона 7 – 8 мм. Відбувається збільшення півкуль мозку і смугасте тіло має чіткі межі. Пухирці кришталиків закриваються. Нюхові плакоди починають опускатися в ділянку носа. Зачатки верхніх кінцівок розділилися на сегмент кисті і сегмент передпліччя – плече. У зачатків або відростків нижніх кінцівок дане розділення тільки починається. У первинній кишковій трубці є первинна кишкова петля і яскраво виражене ілеоцекальне з'єднання.

РІВЕНЬ XVI

День 32–34-й. Розмір ембріона 9 – 10 мм. Змінюються межі ніздрів. Ретинальний пігмент додає очам темне забарвлення. Горбки вушних раковин набувають чітких контурів. Кисть розділена на ділянки зап'ястка і пальців. Нижня кінцівка ділиться на три сегменти: стегно, гомілку і стопу. Соміти передпліччя мають невиразні контури, тоді як кисть яскраво виражена. Сформована брижа кишечнику.

РІВНІ XVII–XVIII

День 34–36-й. Розмір ембріона 11 – 13 мм. Об'єм голови явно переважає. Основні пропорції тіла більш виражені, ніж на ранніх стадіях. Соміти чітко помітні в люмбосакральній ділянці. На обличчі нюхові ямки зближуються, ніздрі опускаються і направляються вентрально. Наявні носолобні жолобки. Сформовані горбки вушних раковин. Зяброва щілина між першою і другою дугою формує зовнішній слуховий прохід. У пластинки кисті з'являються промені пальців, а в стопі – пальцева пластинка. У серці відбувається розділення стовбура аорти і легеневого стовбура та повне розділення між правим і лівим передсердно-шлуночковими каналами. У первинній кишці з'являється апендикс. Зливається дорсальна і вентральна частини підшлункової залози, але їх протоки ще розділені. Середня кишка випинається в пуповину (пупковий канатик).

День 36–38-й. Розмір ембріона 14 – 16 мм. З'являються парамезонефральні (мюллерові) протоки, потиличний і мостовий вигин мозку. Є лікті. Прорізаються промені кисті, з'являються промені пальців. Формуються складки вій. Пігментована сітківка покрита склеральними масами. Є верхівка носа (у профіль). Горбки вушної раковини зливаються, утворюючи зовнішнє вухо; у внутрішньому є від одного до трьох напівкруглих каналів. У легенях фіксуються розгалуження

бронхів. З'являється довгий сечовід і ниркова миска розділяється, утворюючи ниркові чашки. У серці відбулося виділення аортального клапана і клапана легеневої артерії.

РІВНІ XIX–XXI

День 38–40-й. Розмір ембріона 17 – 20 мм. Торс подовжується і випрямляється. Нижні і верхні кінцівки витягуються в довжину. Промені пальців стають ще більш вираженими, але поглиблення (жолобки) ще не з’явилися.

День 40–42-й. Розмір ембріона 21 – 23 мм. Верхні кінцівки подовжуються і згинаються в ліктьових вигинах, фіксуючись на поверхні грудей. Кисті розведені в сторони. У скронево-лобній ділянці голови з'являється поверхневе судинне сплетення.

День 42–44-й. Розмір ембріона 22 – 24 мм. Поверхневе судинне сплетення волосяної частини голови розповсюдилося до тім'ячка. Кисті зігнуті в зап'ястках і зафіксовані на поверхні грудної клітки. Пальці подовжуються і їх кінці дещо потовщені, тому що йде процес утворення подушечок пальців. Стопи просуваються до серединної лінії і можуть стикатися.

РІВНІ XXII–XXIII

День 44–46-й. Розмір ембріона 25 – 27 мм. Повіки повністю покривають очі. Зовнішнє вухо повністю сформувалося. Руки витягуються вперед.

День 46–48-й. Розмір ембріона 28 – 30 мм. Голова випрямляється. Витягується шия. Кінцівки стають довшими і більш диференційованими.

ТИЖДЕНЬ 6-й

Відбувається поділ клоаки за допомогою фронтальної перегородки на аноректальний і урогенітальний синуси.

ТИЖДЕНЬ 7-й

За допомогою УЗД фіксуються перші рухи плода. У зародка визначаються груди і живіт. На ручках визначаються пальці. Проявляються зачатки очей. Кисті і

стопи зараз більше схожі на ласти тюленя з п’ятьма променями – майбутніми пальчиками. Кісткова тканина передплода зростає, і поступово скелет стає все більш твердим – починається так зване скостеніння. У крихітному роті розвиваються перші зернятка зубів, оформляються щелепи.

ТИЖДЕНЬ 8-й

Наприкінці 8-го тижня закінчується зародковий етап і починається фетальний (плодовий) етап. Одночасно з цього часу відбувається прорив клоаки і утворення анального проходу. Пряма кишка, покрита слизовою оболонкою, розвивається з ендодермальної первинної кишкової трубки, а відділ промежини формується з ектодермальної лійки. З’єднання ектодермальної лійки відбувається не з нижнім кінцем – вершиною, а з передньою стінкою кінцевої кишки. Кінцевий відділ ембріона має виражений хвостовий відросток, у товщу якого глибше та каудальніше анального отвору продовжується кінцева кишка. Цей її відділ називається постанальною кишкою (intestinum postanale). У міру подальшого розвитку плода хвостовий придаток атрофується. Разом з тим зменшується і постанальна кишка. Однак до моменту народження дитини у 30% дітей вона повністю зникає, а в 70% в тій чи іншій мірі виражена. Даний період характеризується бурхливим ростом плода (особливо в період 9 – 20-го тижня) і подальшою диференціацією органів і тканин, утворених протягом зародкового періоду.

ТИЖНІ 9–12-й

Починають формуватися статеві органи, хоча відрізнити стать поки неможливо. Продовжується розвиток нервової системи. У шкірі передплода стає більше рецепторів. Передплід ворушить ручками та ніжками, гримасує.

Наприкінці ембріонального і на початку передплодового періоду за допомогою нервових волокон встановлюється зв’язок між органами, що розвиваються, і їхніми частинами та відповідними невротомами. Очі передплода за своєю будовою вже нагадують очі дорослого, але його зір "включиться" тільки після народження, коли навколо плода з’явиться світло. Розмір голови плода майже дорівнює розміру половини тіла. Відбувається прискорений ріст тіла плода, який майже подвоюється до 12-го тижня. Голова росте повільніше. Шия подовжується і випрямляється, так що підборіддя більше не торкається тіла плода. Повіки повністю змикаються і очі залишаються закритими до 25-го тижня. На пальцях з’являються нігті. Верхні кінцівки стають непропорційно довгими. Середня кишка, яка вп’ячувалась у пуповину (пупковий канатик), повертається в збільшену черевну порожнину (10-й тиждень). Починається виділення жовчі. Розвиток зовнішніх статевих органів закінчується на 9-му тижні, а повне статеве диференціювання – до 12-го тижня.

ТИЖНІ 13–16-й

Продовжується швидкий ріст плода. Голова пряма. Очі перемістилися на лицеву частину голови, але між ними ще велика відстань. Зовнішнє вухо мігрувало з верхньої частини шиї на бічну частину голови. Дуже швидко відбувається скостеніння: скелет чітко видно при рентгенологічному дослідженні плода. Тіло плода покрите пушковим волоссям.

ТИЖНІ 17–20-й

Ріст плода сповільнюється. Досягаються відносні пропорції частин нижніх кінцівок. Активізується секреція сальних залоз, які утворюються для покриття і захисту шкіри плода від мацеруючої дії навколоплідних вод. Починається

утворення мієлінового шару спинного мозку. З'являється бурий жир. Мати починає відчувати перші ворушіння плода.

ТИЖНІ 21–25-й

Повіки і брови добре розвинені. Пушкове волосся темніє. Шкіра може бути покрита зморшками через відсутність підшкірного шару і відносного прискорення росту шкіри. Обличчя і тіло плода набувають рис новонародженого. Починаючи з 25-го тижня зазвичай народжуються життєздатні діти.

ТИЖНІ 26–29-й

Очі знову розплющені. Брови і вії добре розвинені. Зінична перетинка зникає. Волосся на голові подовжується. Форми тіла округляються в міру відкладення підшкірно-жирової клітковини.

ТИЖНІ 30–34-й

Форми тіла стають округлішими, а колір тіла – рожевий. Яєчка опускаються в мошонку. Нігті на пальцях кисті і стопи повністю сформовані. Майже весь шар пушкового волосся зійшов і шкіра покривається vernix caseosa. Пупок знаходиться в центральній частині живота. Яєчники знаходяться ще вище за рівень верхнього краю входу в таз і до народження не опускаються. Починається утворення мієлінового шару головного мозку. Протягом останніх тижнів рівень жиру збільшується на 14 г щодня. Маса тіла новонародженого зазвичай складає 3400 г, ріст 560 мм. Маса тіла немовляти чоловічої статі більша, ніж маса тіла немовляти жіночої статі.

1.6. Критичні періоди розвитку людини

У процесі розвитку нового організму існують критичні періоди розвитку – періоди, коли весь організм або його окремі клітини, органи і їх системи є найбільш чутливими до

екзогенних та ендогенних факторів середовища. Саме в цей час у них можуть відбутися зміни, які в подальшому призведуть до порушення нормального розвитку і до формування аномалій – порушень нормальної анатомічної будови органів без порушення їх функцій, вад – порушень анатомічної будови органів із порушенням їх функцій, каліцтв – виражених анатомічних порушень структури органів, із порушенням їх функцій, часто несумісних із життям. У ході онтогенезу, особливо ембріогенезу, виділяються періоди вищої чутливості статевих клітин, що розвиваються (у період прогенезу), і зародка (у період ембріогенезу). Вперше на це звернув увагу австралійський лікар Норманн Греп (1944). П. Г. Светлов (1960) сформулював теорію критичних періодів розвитку і перевірив її експериментально. Суть цієї теорії полягає в утвердженні загального положення, що кожен етап розвитку зародка в цілому і його окремих органів зокрема починається відносно коротким періодом якісно нової перебудови, детерміацією, що супроводжується проліферацією і диференціюванням клітин. У цей період ембріон найбільш сприйнятливий до ушкоджувальних дій різної природи. Серед органів і систем людини, що розвиваються, особливе місце належить головному мозку, який на ранніх стадіях є в ролі первинного організатора диференціювання навколишніх тканинних і органних зачатків (зокрема, органів чуття), а пізніше відрізняється інтенсивним розмноженням клітин (приблизно 20000 за хвилину), що вимагає оптимальних умов трофіки.

Критичними періодами в розвитку людини є наступні:

1) гаметогенез (спермато- і овогенез);

2) запліднення;

3) імплантація (7 – 8-ма доба);

4) плацентація і зачатки осьових комплексів (3 – 8-й тижні);

5) стадія посиленого росту головного мозку (15 – 20 тижні);

6) формування статевого апарату та інших функціональних систем (20 – 24-й тижні);

7) народження дитини;

8) період новонародженості (до 1 року);

9) період статевого дозрівання (11 – 16 років).

До найчастіших факторів, які порушують нормальний ембріогенез, належать ембріотоксичні (ендогенні) та антропогенні (екзогенні) фактори:

1) перезрівання жіночої статевої клітини, порушення обміну речовин у матері, гіпоксія, вміст у крові матері токсичних речовин;

2) тривале перегрівання організму матері; супутні захворювання матері вірусної етіології;

3) опромінення – небезпечне у зв'язку з можливими мутаціями, оскільки клітини ембріональних зачатків особливо чутливі до променів різної природи (рентгенівського, α-, β-, γ- випромінювання);

4) медикаментозні (у т.ч. алкоголь, наркотики);

5) хімічні (солі важких металів, пестициди та ін.).

ЧАСТИНА ІІ. ТОПОГРАФО-СИСТЕМНА ЕМБРІОЛОГІЯ

2.1. Розвиток скелета тулуба

Кістки тулуба розвиваються із сомітів – похідних дорсального відділу мезодерми (склеротома), розташованих близько спинної хорди. Мезенхіма поступово розростається навколо спинної хорди і нервової трубки, утворюючи первинні (перетинчасті) хребці. На 5-му тижні ембріонального розвитку з'являються острівці хрящової тканини: одна в тілі, а також парні, праворуч і ліворуч, у дорсальних і вентральних дугах перетинкового хребця, які надалі зливаються. Спинна хорда, оточена хрящовою тканиною, втрачає своє призначення і зберігається лише у вигляді драглистого ядра міжхребцевих дисків. Дорсальні дуги хребців при злитті утворюють остисті відростки. На дугах хребця формуються суглобові і поперечні відростки. Вентральні дуги проникають у передні відділи міотомів, формуючи ребра. Передні кінці 9 верхніх ребер розширюються, зливаючись між собою, утворюють дві поздовжні смужки – закладку груднини.

На початку 8-го тижня починається заміна хрящового скелета кістковим. У ребрах з’являються точки скостеніння в ділянці майбутнього кута ребра, а в черепі і горбку точки скостеніння з’являються до 15 – 20-го років життя. Остаточне злиття всіх точок скостеніння ребра завершується до 20 – 25-го років життя.

Наприкінці 2-го місяця ембріогенезу утворюється груднина при злитті лівої і правої мезенхімних смужок, розташованих на вентральних кінцях лівих і правих ребер. Вони з 8-го тижня ембріогенезу перетворюються в

хрящові зачатки ребер і груднини. У хрящовій закладці груднини з'являються ядра скостеніння, які зливаються між собою протягом 7 – 8-го місяців ембріогенезу аж до першого року життя.

У хребцях точки скостеніння з'являються наприкінці 8-го тижня ембріогенезу: одна в тілі і по одній у кожній половині дуги хребця. На 1-му році життя зростаються ядра дуги, яка на 3-му році приростає до тіла, а передня і задня дуги першого шийного хребця зростаються на 5 – 6-му роках життя. Утворення будь-якої кістки відбувається за рахунок молодих сполучних клітин мезенхімного походження – остеобластів, які виробляють міжклітинну кісткову речовину, що відіграє головну опорну роль (табл. 4).

Таблиця 4

Точки скостеніння і терміни синостозування кісток (за М. Р. Сапіним,1996, зі змінами)

Кістка	Місце появи точки скостеніння	Термін появи	Термін зрощення з тілом кістки (синостозування), роки
Лопатка	Шийка лопатки	Кінець 2-го місяця ембріонального розвитку	3–7
	Дзьоboподібний відросток	1 рік	15–17
	Акроміон	15–18 років	18–19
	Медіальний край	15–19 років	20–21
	Грудний кінець	16–18 років	20–25
Плечова	Голівка	40–45-й день утробного розвитку	3–7
	Великий горбок	1–5 років	3–7
	Малий горбок	1–5 років	20–25
	Голівка виростка	1–5 років	13–21
	Латеральний надвиросток	4–18 років	17–20

Продовження таблиці 4

Плечова	Медіальний надвиросток	4–11 років	
	Блок	7–16 років	
Ліктьова	Проксимальний епіфіз	7–14 років	13–20
	Дистальний епіфіз	3–14 років	
Променева	Проксимальний епіфіз	7–14 років	13–20, 15–25
	Дистальний епіфіз	4–9 років	
Зап'ясток	Голівчаста	2 місяці	13–21
	Гачкоподібна	3 місяці	15–25
	Тригранна	3 роки	
	Півмісяцева	4 роки	
	Човноподібна	5 років	
	Кістка-трапеція	5–6 років	
	Трапецієподібна	5–6 років	
	Горохоподібна	6,0–16,5 року	
П'ясткові	Епіфізи	10 міс.–7 років	15–25
Фаланги	Епіфізи	5–7 років	14–21
Тазова	Гребінь, ості, сідничний горб, лобковий горб	3–5 міс. утробного розвитку	20–25
Стегнова	Голівка	1–2 міс. утробного розвитку	15–22
	Великий рожен	1-9 міс. утробного розвитку	14–22
	Малий рожен	6–14 міс. утробного розвитку	14–22
	Нижній епіфіз	6 міс. утробного розвитку – 3 роки життя	15–24
Надколінок		2–6 років	15–24
Велико-гомілкова	Проксимальний епіфіз	7 міс. утробного розвитку – 4 роки	17–18
	Горбистість	6–16 років	17–24
	Дистальний епіфіз	1–2 роки	14–24
Мало-гомілкова	Проксимальний епіфіз	2–6 років	15–17
	Дистальний епіфіз	3 міс.–3 роки	
Заплесно	П'яткова, таранна, кубоподібна кістки	5–6 міс. утробного розвитку – 1 рік	12–22

Продовження таблиці 4

З а п л е с н о	Горб п'яткової кістки	5–12 років	16–20
	Латеральна клиноподібна кістка	9 міс. утробного розвитку – 3–5 років	12–22
	Медіальна клиноподібна кістка	9 міс. утробного розвитку – 4 роки	
	Проміжна клиноподібна кістка	9 міс. утробного розвитку – 5 років	
	Човноподібна кістка	3 міс. утробного розвитку – 5 років	
П л е с н о в і	Епіфізи	первинні – 2–3 міс. вторинні – 3–4 роки утробного розвитку	15–20
Ф а л а н г и	Епіфізи		

Відповідно до відмічених трьох стадій розвитку скелета, кістки можуть розвиватися на основі сполучної або хрящової тканини. Тому розрізняють наступні види скостеніння (остеогенезу):

1. Ендесмальне скостеніння (*en* – всередині, *desme* – зв'язка) відбувається в сполучній тканині первинних, покривних кісток. На певній ділянці ембріональної сполучної тканини, що має контури майбутньої кістки, завдяки діяльності остеобластів з'являються острівці кісткової речовини (*точки скостеніння*). З первинного центру процес скостеніння розповсюджується на всі боки променеподібно шляхом накладання (апозиції) кісткової речовини по периферії. Поверхневі шари сполучної тканини, з якої формується покривна кістка, залишаються у вигляді окістя, з боку якого відбувається збільшення кістки в товщину. Процесс здійснюється в чотири етапи:

1) утворення скелетогенного острівця: у місцях розвитку майбутньої кістки відбувається осередкове (вогнищеве) розмноження мезенхімних клітин;

2) диференціювання клітинних острівців: формується оксифільна речовина з колагеновим волокном – органічна матриця майбутньої кісткової тканини;

3) кальцифікація (імпрегнація солями кальцію);

4) формування пластинчастої кістки.

2. Перихондральне скостеніння (*peri* – навколо, *chondros* – хрящ) відбувається на зовнішній поверхні хрящових зачатків кістки за участю охрястя (*perichondrium*). Мезенхімний зачаток, що має контури майбутньої кістки, перетворюється на "кістку", що складається з хрящової тканини (хрящова модель кістки). Завдяки діяльності остеобластів охрестя, що покриває хрящ зовні, на поверхні його, безпосередньо під охрестям, відкладається кісткова тканина, яка поступово заміщає тканину хрящову і утворює компактну кісткову речовину.

З переходом хрящової моделі кістки у кісткову охрястя стає окістям (*periosteum*) і подальше відкладення кісткової тканини йде за рахунок окістя – **періостальне скостеніння**. Тому перихондральний і періостальний остеогенези змінюють один одного.

3. Енхондральне скостеніння (*endo*, гр. – всередині, *chondros* – хрящ) – здійснюється всередині хрящових зачатків за участю охрястя, яка віддає відростки, що містять судини, всередину хряща. Проникаючи вглиб хряща разом із судинами, кісткоутворююча тканина руйнує хрящ, що піддався звапнінню, і утворює в центрі хрящової моделі кістки острівець кісткової тканини (точка скостеніння). Розповсюдження процесу енхондрального скостеніння з центру до периферії призводить до формування губчастої кісткової речовини. Відбувається не пряме перетворення хряща на кістку, а його руйнування і заміщення новою тканиною, кістковою.

Характер і порядок скостеніння функціонально зумовлені також пристосуванням організму до навколишнього середовища. Так, у водних хребетних

(наприклад, костистих риб) костеніє шляхом перихондрального остеогенезу тільки середня частина кістки, яка, як у всякому важелі, витримує велике навантаження (первинні ядра скостеніння). У ссавців кінці кісток, що беруть участь у зчленуваннях, отримують самостійні точки скостеніння. Такий порядок зберігається і в онтогенезі людини, у якої скостеніння також функціонально зумовлене і починається з найбільш навантажуваних центральних ділянок кісток. Так, спочатку на другому місяці утробного життя виникають **первинні точки**, з яких розвиваються основні частини кісток, що несуть на собі найбільше навантаження, тобто тіла, або діафізи, diaphysis, трубчастих кісток (гр. *dia* – між, *phyo* – росту; частина кістки між епіфізами) і кінці діафіза, названі метафізами (*metaphysis* – позаду, після). Вони скостеніють шляхом периенхондрального остеогенезу. Потім, незадовго до народження або в перші роки після народження, з'являються **вторинні точки**, з яких утворюються шляхом енхондрального остеогенезу кінці кісток, що беруть участь у зчленуваннях, формуються епіфізи, *epiphysis* (наріст, *epi* – над) трубчастих кісток. Ядро скостеніння, яке виникає в центрі хрящового епіфіза, розростається і стає кістковим епіфізом, побудованим із губчастої речовини. Від первинної хрящової тканини залишається на все життя тільки тонкий шар її на поверхні епіфіза, формуючи суглобовий хрящ. У дітей, юнаків і навіть дорослих з'являються **додаткові острівці** скостеніння, з яких костеніють частини кістки, що витримують натяг внаслідок прикріплення до них м'язів і зв'язок, названі апофізами, *apophysis* (відросток, *apo* – від): наприклад, великий рожен стегнової кістки або додаткові точки у відростках поперекових хребців, що костеніють лише в дорослих.

Так само функціонально зумовлений і характер скостеніння, пов'язаний із будовою кістки. Так, кістки і частини кісток, що складаються переважно з губчастої кісткової речовини (хребці, груднина, кістки зап'ястка і заплесна, епіфізи трубчастих кісток та ін.) костеніють енхондрально, а кістки і частини кісток, побудовані одночасно з губчастої і компактної речовини (основа черепа, діафізи трубчастих кісток та ін.) розвиваються шляхом ені перихондрального скостеніння. Ряд кісток людини є продуктом злиття кісток, що самостійно існують у тварин. Відображаючи цей процес злиття, розвиток таких кісток відбувається за рахунок вогнищ скостеніння, відповідних за своєю кількістю і розташуванням числа кісток, що злилися. Так, лопатка людини розвивається з двох кісток, що беруть участь у плечовому поясі нижчих наземних хребетних (лопатки і коракоїду). Відповідно до цього, окрім основних ядер скостеніння в тілі лопатки, виникають вогнища скостеніння в її дзьобоподібному відростку (колишньому коракоїді). Скронева кістка, що зростається з трьох кісток, костеніє з трьох груп костистих ядер.

2.2. Розвиток кінцівок

ЗАЧАТОК КІНЦІВОК

Кінцівки розвиваються зі скупчення клітин, що походять із бічної мезодерми, і клітин ектодерми, що покривають їх. В амніот зачатки кінцівок виникають на вольфових гребенях, які розташовуються уздовж бічних поверхонь тіла зародка. Формування кінцівок починається після того, як відбулися зачатки більшості органів зародка, а м’язовий шар стінки тіла, що підстилає зачаток кінцівки,

досяг певного ступеня диференціювання. Це відображає філогенез хордових тварин, у яких до моменту виникнення кінцівок була вже добре розвинена хорда. Процес розвитку кінцівки відповідає краніокаудальному правилу, відповідно до якого в будь-який момент онтогенезу передні кінцівки розвиненіші, ніж задні. Розвиток кінцівок починається з активації клітин бічної мезодерми; проте природа активуючих стимулів до цього часу залишається невідомою. Ранній зачаток кінцівки виникає в безпосередній близькості від сомітів, причому є дані, які вказують на певну роль сомітів у розвитку кінцівок. Можливо, що активуючі впливи на зачаток кінцівок походять від довколишнього пронефроса, проте твердих доказів про наявність такого роду взаємодій між пронефросом і зачатком кінцівки немає. Активовані мезодермальні клітини зачатка кінцівки впливають на ектодерму, що покриває їх, внаслідок чого у більшості хребетних тварин у цьому місці відбувається її потовщення. Експериментально показано, що в розвитку кінцівок провідна роль належить мезодермі. При комбінуванні мезодермальної частини зачатка кінцівки з ектодермою бічної поверхні тулуба раннього зародка ектодерма потовщується і залучається до процесу формування кінцівки. Поєднання ж ектодермальної частини кінцівки з бічною мезодермою не призводить до розвитку кінцівки. Ці досліди демонструють не тільки провідну роль мезодерми кінцівки, але й свідчать про те, що на цій стадії розвитку тулубова ектодерма зародка ще не повністю детермінована, оскільки вона може бути залучена в процес розвитку кінцівки, хоча в нормі з неї сформувалася б шкіра бічної поверхні зародка (табл. 5).

Таблиця 5

Розвиток кінцівок (за М. Г. Прівесом, 2000)

Топографічний відділ		Передня кінцівка (у людини верхня кінцівка)	Задня кінцівка (у людини нижня кінцівка)
Stylopodium		Humerus	Femur
Zeugopodium		Radius, ulna	tibia, fibula
Autopodium	Basiopodium (зап'ястка, заплесна)	radiale, intermedium, ulnare, centralia; I, II, III, IV, V carpalia	tibiale, intermedium; fibulare, centralia; I, II, III, IV, V tarsal
	Acropodium (п'ясток, плесно і пальці)	I, II, III, IV, V metacarpalia, phalanges	I, II, III, IV, V metatarsalia, phalanges

МЕЗОДЕРМА РАННЬОГО ЗАЧАТКА КІНЦІВКИ

Мезодерма раннього зачатка кінцівки утворена мезенхімними клітинами, розташованими в пухкому матриксі з колагенових волокон і мукополісахаридів (глікозаміногліканів). Клітини виглядають недиференційованими, мають великі ядра з вираженими ядерцями, цитоплазма їх слабко базофільна. Мітотична активність цих клітин висока у всіх зонах зачатка кінцівки. Безпосередньо під апікальним ектодермальним гребенем знаходиться зона завтовшки в декілька сотень мікрон із великою кількістю основної речовини, в якій спостерігається високий мітотичний індекс. Ця ділянка, названа зоною прогресу, відіграє важливу роль у рості та морфогенезі кінцівки. Зачаток кінцівки добре кровопостачається, а під апікальним ектодермальним гребенем розташований досить виражений крайовий синус. Ранній зачаток кінцівки не іннервований, але в міру розвитку в нього вростають нервові волокна.

У процесі розвитку відбувається не однобічний, а взаємний вплив ектодерми і мезодерми, що формують бруньку кінцівки. Ряд даних свідчить про те, що мезодерма раннього зачатка кінцівки стимулює ектодермальні клітини до утворення апікального ектодермального гребеня, а після його виникнення вплив мезодерми необхідний для підтримки цілісності цієї структури.

Деякі автори припускають, що вплив мезодерми здійснюється за допомогою мезодермального "підтримуючого чинника", проте виділити й ідентифікувати цей чинник до цього часу не вдалося. Багато даних свідчать про те, що морфогенез кінцівки визначається швидше зачатковою мезодермою, а не ектодермою зачатка. Якщо, наприклад, мезодерму крила зародка з'єднати з ектодермою зачатка ноги, то розвивається крило, вкрите пір'ям. У результаті поєднання дистальної мезодерми ноги з ектодермою крила утворюється нога, вкрита роговими пластинками. Взаємний вплив мезодерми і ектодерми зачатка кінцівок спостерігається навіть у тому випадку, коли обидва компоненти належать різним видам.

ВІДМИРАННЯ КЛІТИН У КІНЦІВЦІ, ЩО РОЗВИВАЄТЬСЯ

Серед багатьох процесів, що відбуваються під час розвитку кінцівки, найбільш помітною є відмирання клітин. Цей процес раніше всього спостерігається на передніх кінцівках у ділянці майбутньої пахвової ямки. Дещо пізніше зони клітинного відмирання виникають у ділянці ліктьового суглоба і між пальцями, що розвиваються. Для розвитку задніх кінцівок характерна така ж послідовність появи зон некрозу клітин. Є припущення, що некроз клітин, як один із механізмів розвитку кінцівки, виник у філогенезі хребетних після відділення амніот від анамній. Загибель клітин деяких зон зачатка кінцівки, мабуть, генетично зумовлена на

конкретних стадіях розвитку. У певний період, за образним виразом Саундерса (1957), включається "годинник смерті" і "засуджені" клітини, залишаючись протягом ще деякого часу зовні нормальними, приречені загинути в критичній стадії розвитку. Відмиранню клітини передує зниження рівня синтезу білків і нуклеїнових кислот та підвищення активності гідролітичних ферментів. Поблизу заднього краю зачатка кінцівки в місці її з'єднання із стінкою тіла знаходиться ділянка мезенхіми, що володіє особливими властивостями. Клітини цієї ділянки, названі зоною поляризуючої активності, стимулюють формування додаткових кінцівок при пересадці на передню преаксіальну частину зачатка кінцівки. Гомологія між кістками зап'ястка і заплесна може бути виражена таким чином (табл. 6).

Таблиця 6

Гомологія між кістками зап'ястка і заплесна (за М. Г. Прівесом, 2000, із змінами)

Топографічний відділ	Зап'яcток	Заплесно
Radiale resp. Tibiale	os scaphoideum	os talus
Intermedium	os lunatum	
Ulnare resp. Fibulare	os triquetrum	os calcaneum
Centrale	немає	os naviculare
Carpale I resp. Tarsale	os trapezium	os cuneiforme I
Carpale II resp. Ntarsale	os trapezoideum	os cuneiforme II
Carpale III resp. Tarsale	os capitatum	os cuneiforme III
Carpale IV resp. Tarsale	os hamatum	os cuboideum
Carpale I resp. Tarsale		
os pisiforme – сесамоподібна		

Експериментальні дані свідчать про те, що саме на ранніх стадіях розвитку відбувається детермінація осей і встановлюється загальний план морфогенезу специфічних структур. Подальший ріст кінцівки і диференціювання

клітин і тканин, а також ріст кінцівки в цілому, відбуваються відповідно до цього морфогенетичного плану розвитку. Вказана послідовність подій виявляється так виразно, що можна майже категорично стверджувати: морфогенез передує диференціюванню.

Макроскопічно розвиток кінцівки починається утворенням зачатка кінцівки з диска детермінованих клітин. У міру росту зачатка кінцівки її дистальна ділянка сплющується, формуючи лопаткоподібну структуру. Зачатки пальців з'являються на зразок променів у цій тонкій лопатці, а незабаром стають помітними ділянками ліктьового або колінного суглобів. До цього моменту фактично усі основні компоненти вже закладені і подальший розвиток кінцівки полягає в рості та ротації, внаслідок чого кінцівка набуває своєї дефінітивної конфігурації.

ДИФЕРЕНЦІЮВАННЯ СКЕЛЕТА КІНЦІВОК

Послідовна диференціація структур кінцівки відбувається упродовж проксимодистального градієнта й у меншій мірі це виражено вздовж передньо-задньої осі. Диференціація вздовж останньої осі варіює в різних класах хребетних тварин. Таким чином, хоча всі майбутні елементи кінцівки представлені в ранньому зачатку кінцівки, стилоподій, stylopodium (плече або стегно) диференціюється першим, за ним іде автоподій, autopodium (кисть або стопа).

Скелетні елементи виникають із початково наявних у зачатку кінцівки клітин. Першою морфологічною ознакою формування скелета є скупчення клітин мезенхіми в центрі проксимальної ділянки зачатка кінцівки. Ці клітини починають секретувати матеріал основної речовини (матрикс) і незабаром стає помітним гіаліновий хрящ. У передніх кінцівках ссавців першими формуються лопатка і плечова кістка, потім з'являються постаксіальні елементи

зигоподія і автоподія (зачатки ліктьової кістки, четвертого і п'ятого пальців). Останніми стають помітними преаксіальні елементи (зачатки променевої кістки і третього, другого, першого пальців). В амфібій елементи кінцівок закладаються уздовж передньо-задньої осі у зворотному порядку – променева кістка виникає раніше ліктьової. Скелет кінцівки залишається хрящовим доти, поки не сформуються всі анатомічні структури кінцівки. Заміщення хряща кісткою починається на пізніших стадіях розвитку.

Диференціювання м'язів. Формування м’язів кінцівки починається незабаром після утворення скелетних елементів. Розрізняють, як правило, чотири основні фази в розвитку м’язової тканини:

1. Утворення скупчень мезенхімних клітин, що є загальними м'язовими масами для згиначів і розгиначів. У цих масах закладаються шари, відповідні шарам мускулатури сформованої кінцівки.

2. Відособлення зачатків окремих м'язів із загальних м'язових мас. Виявлено, що в зачатку крила курячого зародка загальні м'язові маси розділяються спочатку на маси, відповідні групам м'язів, а потім ці маси, що утворилися, розщеплюються на зачатки окремих м'язів. У цей час м'язові клітини знаходяться на стадії ранніх м'язових трубочок. Механізми, що визначають розподіл загальних м'язових мас на зачатки окремих м'язів, невідомі.

3. Фаза реконструкції зачатків м'язів. Спочатку зачатки м'язів формуються у вигляді, характерному для філогенетично примітивних форм. Протягом фази реконструкції м'язові зачатки набувають положення і конфігурації, які властиві даному виду тварини. Наприклад, тильні міжкісткові м'язи кисті руки людини (*mm. interossei dorsalis*) утворюються в результаті злиття декількох м'язових

закладок. Разом з тим, зачаток м'язового шару на долоні зникає в результаті загибелі клітин. Цікаво відзначити, що в цьому випадку гинуть достатньо диференційовані клітини, міофіламенти, що містять дефінітивні м’язи.

4. Становлення дефінітивної форми м'язів.Під час цієї стадії утворюється сполучнотканинна строма м'язів. Відомо, що м'язи формуються окремо від сухожиль і що їх з'єднання відбувається на пізніших стадіях розвитку. Незважаючи на порівняно незалежне походження кожної з тканинних закладок, презумптивні клітини елементів скелета, м'язів і сухожиль вже детерміновані відносно свого майбутнього положення в органі. Після того, як м'язи повністю сформуються, вони продовжують рости відповідно до росту тіла протягом плодового періоду і після народження. У багатьох видів тварин до моменту народження додаються нові м'язові волокна до вже сформованих м'язів. Незабаром після народження формування нових м'язових волокон припиняється і їх число залишається більш-менш постійним упродовж всього періоду постнатального життя. М'язовими волокнами є синцитіальні структури і їх ядра втрачають здатність ділитися. Ріст окремих м'язових волокон здійснюється шляхом включення клітин-саркомерів, що зазвичай має місце на кінцях м'язових волокон.

РОЗВИТОК ВАСКУЛЯРИЗАЦІЇ КІНЦІВОК

Ранній зачаток кінцівки забезпечується кров’ю через якнайтоншу мережу капілярів, що виникають від декількох сегментарних гілок аорти. Незабаром окремі судини в капілярній мережі отримують переважаючий розвиток порівняно з іншими. Однією з перших формується первинна центральна артерія. Кров із центральної артерії проходить через

капілярну мережу і збирається в крайовий синус, локалізований у верхній частині зачатка кінцівки під апікальним ектодермальним гребенем і повертається в тіло через венозні канали, що тягнуться уздовж пре- і постаксіальних меж кінцівки. Із ростом зачатка кінцівки відбувається ріст капілярної мережі і збільшення крайового синуса.

Утворення головних артерій кінцівки є складним процесом, що пов'язаний із послідовним виникненням і регресією декількох артеріальних стовбурів. Уявлення про роль процесу васкуляризації в розвитку кінцівки змінювалися не один раз. Відповідно до найбільш ранніх гіпотез, васкуляризація кінцівки зародка на кожній стадії розвитку зумовлена філогенетично і майже не залежить від тканин, що розвиваються. Більшого поширення набула точка зору, згідно з якою характер васкуляризації визначається ростом інших тканин зачатка кінцівки, а морфогенез судинної системи є вторинним процессом, майже виключно залежним від диференціювання цих тканин. Останніми роками усе більшу увагу привертає гіпотеза про те, що характер васкуляризації, як такий, може визначати морфогенез і диференціювання тканин кінцівки. Тісний взаємозв'язок крайового синуса і апікального ектодермального гребеня розглядається деякими авторами як вираз функціональної залежності між ними, а не просто як анатомічне сусідство. Передбачається також, що чинником детермінації диференціювання клітинних груп може бути неоднорідність розподілу метаболітів, створена кровоносною системою кінцівки, що розвивається. Для того, щоб остаточно з'ясувати роль кровоносних судин у процесі формування кінцівки, необхідно провести додаткові дослідження. Ймовірно, що характер васкуляризації визначає формоутворюючі процеси і навпаки.

ІННЕРВАЦІЯ ЕМБРІОНАЛЬНОЇ КІНЦІВКИ

Зачаток кінцівки і її ранній розвиток відбувається без участі нервів. У вищих хре бетних нерви проростають у певні сегменти кінцівки вже після зачаток скелетних елементів і загальних м'язових мас. Диференціювання окремих м'язів і їх іннервація відбуваються одночасно. Тісний взаємозв'язок між нервами і окремими компонентами кінцівки поставив ряд питань, що стосуються морфогенетичного впливу нервів на розвиток кінцівки і чинників, що визначають характер іннервації тих або інших її частин. Відомо, що загальний морфогенез кінцівок не залежить від її іннервації. Це було показано в дослідах із пересадками, в яких зачаток кінцівки, поміщений в ектопічне положення, продовжував нормальний розвиток. В експериментах із видаленням певної частини нервової трубки в ранніх зародків були отримані неіннервовані кінцівки. Але їх анатомічна і гістологічна будова була практично нормальною. Проте нерви впливають на мітотичну активність мезенхімної епітеліальної тканини. Тому деякі незначні відхилення в будові неіннервованих кінцівок все ж таки спостерігалися, ймовірно, внаслідок недостатньої кількості клітин, необхідних для формування зачатків певних структур. Саме таким шляхом нерви, мабуть, непрямо впливають на морфогенез кінцівки.

Чинники, що визначають характер іннервації кінцівки, до цих пір не вияснені. Існують такі точки зору:

1) характер іннервації повністю зумовлений конфігурацією інших тканинних компонентів кінцівки, а врастаючі нерви пасивно ідуть відповідно до створених для них умов;

2) врастаючі нерви є унікально спеціалізованими, що зумовлює їх ріст у напрямі специфічних детермінованих структур кінцівки.

Обидві гіпотези перевірялися експериментально і стало ясно, що вирішення проблеми лежить між цими двома крайніми точками зору. Якщо кінцівку пересадити в ектопічне положення або ділянку нервової системи зародка трансплантувати так, щоб кінцівка отримала неприродну для неї іннервацію, то розвивається зародок, у якого можна розрізнити головні, нервові стовбури, але загальний характер іннервації зазвичай аномальний. З дослідів, проведених на зародках риб і амфібій випливає, що рухові нервові волокна мають явну "перевагу" до певних м’язів, навіть якщо ці м’язи забезпечені іншими нервовими волокнами, що призводить до виникнення подвійної іннервації цих м’язів.

ЗМІНА ПОЛОЖЕННЯ КІНЦІВОК

Протягом ембріонального життя відбувається істотна зміна положення передніх і задніх кінцівок. Ці зміни найпростіше зрозуміти, якщо використовувати як модель власну руку. Ранні зачатки рук відходять в сторони майже під прямим кутом до тулуба (відведіть руки горизонтально в сторони долонею вперед, направивши великий палець вгору). Після утворення ліктьового суглоба, передпліччя і кисть повертаються вентрально, так що долоня повертається до тулуба (не опускаючи плеча, зігніть руки в ліктях, привівши долоні до грудей). Потім рука повертається на 90° уздовж її довгої осі, так що лікті виявляються поверненими в каудальному напрямі (зведіть лікті до боків).

Ноги зазнають аналогічних змін. Під час раннього розвитку зачатки ніг виступають з тіла паралельно зачаткам рук: майбутні підошовні і долонні поверхні дивляться вперед, а зачатки великих пальців відхилені в краніальному напрямі. Після утворення колінного суглоба, гомілки і стопи

згинаються так, що підошви повертаються до тулуба. Далі нога також повертається на 90°, але в напрямі протилежному обертанню руки. Тепер колінні суглоби обернені в краніальному напрямі.

Незважаючи на зміни в орієнтації кінцівок, їх гомологічні структури і початкове положення закладок структур можуть бути визначені за іннервацією. Великий палець руки і поверхня передпліччя, де розташована променева кістка (преаксіальні структури), іннервуються з краніальних ділянок нервової системи. Те ж саме характерно для великого пальця ноги і поверхні гомілки, де локалізована велика гомілкова кістка.

Скелет тулуба людини у зв'язку з прямоходінням досягає найвищого розвитку і цим відрізняється від скелета ссавців. Вертикальне положення тіла людини позначається на конфігурації грудної клітки, кінцівок.

2.3. Розвиток черепа

Череп, як скелет голови, зумовлений у своєму розвитку органами тваринного і рослинного життя. **Мозковий череп** розвивається у зв'язку з головним мозком і органами чуття. **Вісцеральний череп** розвивається з парних **зябрових дуг**, пов'язаних із бічними стінками головного відділу первинної кишки.

Мозковий череп, представляючи продовження хребетного стовпа, розвивається із склеротомів головних сомітів, які закладаються в кількості 3 – 4 пар у потиличній ділянці навколо переднього кінця *chorda dorsalis*. Мезенхіма склеротомів, оточуючи пухирці головного мозку й органів чуття, що розвиваються, утворює хрящову капсулу, *cranium primordiale* (первинний), яка на відміну від хребетного стовпа залишається несегментованою. Хорда проникає в череп до

гіпофіза, *hypophysis*, внаслідок чого череп ділять по відношенню до хорди на **хордальну** і **прехордальну** частини.

У прехордальній частині попереду гіпофіза закладається ще пара хрящів, або черепних щаблин, *trabeculae cranii*, які зв'язані з хрящовою носовою капсулою, яка лежить попереду і формує орган нюху. З боків від хорди розташовуються хрящові пластинки *parachordalia*. Згодом *trabeculae cranii* зростаються з *parachordalia* в одну хрящову пластинку, а *parachordalia* – з хрящовими слуховими капсулами, що закривають зачатки органа слуху. Між носовою і слуховою капсулами з кожного боку черепа формується заглиблення для органа зору.

Перетворюються і хрящі зябрових дуг: верхня частина **першої зябрової** (або **щелепної**) **дуги** бере участь у формуванні верхньої щелепи. На вентральному хрящі тієї ж дуги утворюється нижня щелепа, яка прикріпляється до скроневої кістки за допомогою скроневонижньощелепного суглоба. Решта частин хрящів першої зябрової дуги перетворюється на слухові кісточки: молоточок і коваделко. Верхній відділ **другої зябрової дуги** (**гіоїдної**) йде на утворення третьої слухової кісточки – стременця. Всі три слухові кісточки не мають відношення до кісток скелета і поміщаються в барабанній порожнині, що розвивається з першої зябрової кишені і є складовою середнього вуха. Решта частини під'язикової дуги йде на побудову під'язикової кістки (малих рогів та частково тіла) і шилоподібних відростків скроневої кістки.

Третя зяброва дуга дає решту частин тіла під'язикової кістки і її великих рогів.

З наступних зябрових дуг формуються хрящі гортані, що не мають відношення до скелета (табл. 7).

Таблиця 7

Похідні зябрових дуг і відповідні нерви (Braus, 1924)

Вісцеральні (зяброві) дуги	Похідні вісцеральних дуг людини	Черепні нерви
Перша зяброва дуга	Молоточок, коваделка, вентральний хрящ нижньої щелепи	Третя гілка трійчастого нерва (V)
Друга зяброва дуга	Стремінце, шилоподібний відросток скроневої кістки, малі роги і частина тіла під'язикової кістки, шило-під'язикові зв'язки	Лицевий нерв (VII)
Третя зяброва дуга	Великі роги і частина тіла під'язикової кістки	Язикоглотковий нерв (IX)
Четверта зяброва дуга	Щитоподібний і решта хрящів гортані	Верхня горлова гілка блукаючого нерва (X)

Таким чином, у людини кістки черепа за своїм розвитком можуть бути розподілені на три групи:

1) Кістки, що формують мозкову капсулу:

● розвиваються на основі сполучної тканини – кістки склепіння: тім'яні, лобова, верхня частина луски потиличної кістки, луска і барабанна частина скроневої кістки;

● розвиваються на основі хряща – кістки основи: клиноподібна (за винятком медіальної пластинки крилоподібного відростка), нижня частина луски, основна і бічні частини потиличної кістки, кам'яниста частина скроневої кістки.

2) Кістки, що розвиваються у зв'язку з носовою капсулою:

● на основі сполучної тканини – слізна, носова, чепець;

● на основі хряща – решітчаста і нижня носова раковина.

3) Кістки, що розвиваються із зябрових дуг:

● нерухомі – верхня щелепа, піднебінна, вилична кістки;

● рухомі – нижня щелепа, під'язикова кістки і слухові кісточки.

Кістки, що розвинулися з мозкової капсули, складають мозковий череп, а кістки інших двох відділів, за винятком решітчастої, утворюють кістки обличчя (лицевий череп).

2.4. Розвиток суглобів

Формування скелета хребетних починається з хрящових моделей майбутніх кісткових сегментів. Їх виявленню передує *стадія прехондральної мезенхіми*. Це невеликі розрізнені скупчення мезенхімних клітин. Клітини однієї з популяцій прехондральної мезенхіми стають детермінованими в напрямі хондрогенної диференціації. Морфологічно це виражається в ущільненні клітин, утворенні скупчень, агрегатів. На даному етапі диференціювання ці клітини іменуються *хондробластами*. Вони утворюють так звану *хрящову бластему*. *Період конденсації* визначають як один із критичних періодів *розвитку зчленування*, як час можливої дії генів-мутантів і формування аномалій розвитку кінцівок. Подальше диференціювання клітин хрящової бластеми пов'язане з припиненням синтезу колагену I типу, активацією синтезу колагену II типу, зниженням проліферативного індексу (до 25% від початкового) і, як правило, з *безповоротністю диференціювання*. Ці клітини іменуються *хондроцитами*.

Сукупність процесів проліферації і секреції забезпечує інтерстиціальний ріст хрящової бластеми – накопичення маси молодого хряща за рахунок збільшення його міжклітинних (матриксних) структур і утворення лакун, в

яких локалізуються клітини. Хрящові зачатки оточені клітинами фібробластичного типу, за рахунок яких формується охрястя. Клітини внутрішнього шару охрястя зберігають хондрогенні потенції і є резервом репарації.

Наступним етапом розвитку є *фрагментація бластеми*. Механізм фрагментації заснований на здатності обмеженої частини клітин хрящового зачатка повернутися до синтезу колагену I типу, внаслідок чого в бластемі утворюються прошарки волокнистої сполучної тканини. Ці ділянки отримали назву *інтерзон*. Інший процес утворення інтерзон визначається як можливість активного впровадження у хрящову бластему фібробластичних клітин із перихондральної мезенхіми, що оточує хрящові зачатки. Ділянка інтерзони в суглобі, що формується, стає місцем утворення щілиноподібних просторів – порожнин (процес кавітації). Мабуть, процес *кавітації* – утворення порожнини суглоба – є сукупністю ряду процесів у клітинах і матриксі інтерзони. Вони полягають в загибелі і лізисі частини клітин, екстрацелюлярному накопиченні речовин, що секретуються клітинами інтерзони, збільшенні відстані між клітинами, а також у прояві їх ферментативної і макрофагальної функцій.

Роль м'язової активності ембріона у формуванні суглобової порожнини, згідно із сучасними уявленнями, досить суттєва. Початкові етапи кавітації ініціюються і проходять незалежно від рухової активності зародка. Вони визначаються включенням генетичних механізмів, закріплених еволюцією, ще до початку рухових акцій. Проте рух є визначальним чинником подальшого розвитку зачатків, тобто провідною умовою для нормального органогенезу суглоба. Одночасно з процесом кавітації з клітин мезенхіми, що оточують хрящові зачатки і проходять

фібробластичне диференціювання, утворюється стінка суглоба – її зовнішня фіброзна і внутрішня синовіальна частини (капсула суглоба). Формування останньої органоспецифічне для суглоба, оскільки пов’язане з утворенням унікального деривату мезенхіми покривного шару, представленого синовіоцитами і волокнистим матриксом.

2.5. Розвиток м'язів

2.5.1. Ембріогенез тканин

М’язи тіла повинні розглядатися з погляду їх розвитку і функції, а також топографії систем і груп, в які вони складаються.

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА І КЛАСИФІКАЦІЯ

Всі тканинні системи, що містять білки актиноміозинового комплексу, можна розділити на три великі групи:

1) м’язові тканини;

2) міоїдні клітинні комплекси;

3) решта всіх клітин, що містять актиноміозиновий комплекс.

М’язові тканини вищих хребетних і людини включають *скелетну* і *серцеву смугасту*, *вісцеральну* (*несмугасту*) і *міонейральну* тканини.

Міоїдні клітинні комплекси – клітини, що виникають із різних ембріональних зачатків і містять у своїй цитоплазмі актиноміозинові комплекси, організовані у міофібрили. У класифікацію включаються джерела розвитку – зародкові листки і ембріональні зачатки, види тканин і клітинні популяції. Все це дозволяє оцінити гістобластичні потенції.

Виділені у класифікації види м’язових тканин мають різний вік філогенезу, який можна представити послідовністю: нем’язові скоротливі клітини – міоепітеліальні клітини – гладеньком’язові клітини – шлуночкові міоцити серця пойкілотермних – передсердні міоцити ссавців – шлуночкові міоцити ссавців – соматичні м’язові волокна.

Розглядаючи походження якнайдавнішої скоротливої соматичної м’язової тканини, А. А. Заварзін (1953) вважав, що соматична м'язова і нервова тканини з'являються в еволюції у вигляді примітивної нервово-м'язової системи, яка занурюється у внутрішнє середовище організму, де надалі відбувається розчленовування її складових функціональних компонентів. Н. Г. Хлопін (1946) виділяв наступні джерела соматичної м'язової тканини: міоепітеліальні елементи, що знаходяться в ектодермі і ентодермі в найбільш низькоорганізованих кишковопорожнинних. Проте він схилявся до думки про те, що саме клітини примітивної ектодерми предкових форм придбали особливості нейроепітеліальних і міоепітеліальних клітин. Частина примітивних "мінейроепітеліальних" елементів надалі почала розвиватися в напрямі скоротливих міоепітеліальних елементів, тобто відбувалося дивергентне диференціювання клітин первинної ектодерми в різних напрямах, що призвело до формування епітеліального, нервового і м’язового диферонів.

Отже, у літературі цілком устоялася думка, що м’язова тканина соматичного типу є найбільш стародавньою, виникає в кишковопорожнинних і проходить у ряді типів і класів тваринного світу найбільш тривалу еволюцію. Еволюційне ускладнення тканинних елементів соматичної мускулатури відбувається таким чином: *епітеліально-*

м’язові клітини, *веретеноподібнії одноядерні гладеньком’язові*, *косо- і поперечносмугасті клітини*, *багатоядерні поперечносмугасті м’язові волокна*. Останні включають дві частини: клітинну (клітини – міосателіти) і симпластичну, об'єднані загальною базальною пластиною сарколеми. Подолання клітинної організації в еволюції соматичної м'язової тканини – це якісний стрибок, який, імовірно, супроводжувався зміною не тільки структурної організації тканини, але і метаболічних процесів, зокрема зміною співвідношення процесів проліферації і диференціювання. На основі еволюційного стародавнішого неконкурентного типу метаболізму ДНК і специфічних білків у клітинах і симпластах соматичної м'язової тканини хребетних виник конкурентний тип відносин двох синтезів.

ОНТОГЕНЕТИЧНА КЛАСИФІКАЦІЯ М’ЯЗОВОЇ ТКАНИНИ

У складі нем’язових органів виділяється популяція клітин, що містить у своїй цитоплазмі гладенькі і поперечносмугасті міофібрили. Це велика і різнорідна група міоїдних клітин, джерела розвитку і шляху диференціювання яких досліджуються. Часто міоїдні клітини з’являються в умовах патологічного розвитку органів у культурі епітеліальних, нервових і інших тканин. Джерелами розвитку м’язових тканин і міоїдних клітин хребетних є ділянки мезодерми, ектодерма і мезенхіма.

За класифікацією Н. Г. Хлопіна (1945) всі м'язові тканини діляться на п'ять самостійних типів:

1) соматичного типу;
2) целомічного типу;
3) нейрального походження;
4) гладенька м'язова тканина внутрішніх органів і судин;
5) міоепітеліальні елементи.

За класифікацією Г. С. Катінаса (1983) виділяють п'ять типів м’язів:

1) соматичні (міотомні);

2) целомічні (з міоепікардиальної пластинки вісцерального листка соміту);

3) нейральні (з нервової трубки);

4) епідермальні (з шкірної ектодерми і прехордальної пластинки);

5) мезенхімні (з десмального зачатка у складі мезенхіми).

З урахуванням останніх даних про наявність великої групи міоїдних клітин, вчення про стовбурові клітини і диферони, пропонується наступна класифікація.

Генетична класифікація м'язових тканин і міоїдних клітин хребетних і людини:

I. М'ЯЗОВІ ТКАНИНИ:

1. Мезодермальні.

1.1. Спланхномезенхімна.

1.1.1. Вісцеральна.

Популяції: гладенькі міоцити оболонок і строми внутрішніх органів.

1.1.2. Судинна.

Популяції: гладенькі міоцити в стінці судин.

1.2. Міотомна.

1.2.1. Соматична.

Популяції: міосателітоцити і міосимпласти.

1.2.2. Переднього відділу травної трубки.

Популяції: міосателітоцити і міосимпласти.

1.2.3. Лімфатичних сердець.

Популяції: міосателітоцити і міосимпласти.

1.3. Целомічна.

1.3.1. Серцева.

Популяції: робочі, імпульспродукуючі (пейсмекерні),

провід ні, секреторні міоцити.

2. Ектодермальні.

2.1. Нейральна.

2.1.1. Міонейральна.

Популяції: гладеенькі міопігментоцити райдужки ока.

2.2. Ектомезенхімна.

2.2.1 Дермальна.

Популяції: гладенькі міоцити м'яза, що підіймає волосся.

II. МІОЇДНІ КЛІТИНИ:

1. Мезодермальні.

1.1. Спланхномезенхімні.

1.1.1. Міофібробласти.

1.1.2. Міоїдні сім'яних канальців.

1.1.3. Міоендокринні юкстагломерулярного комплексу, ренінсекретуючі міоцити матки.

1.1.4. Пейсмекерні в стінці ниркових чашок.

1.1.5. Міоїдно-секреторні теки фолікула яєчників.

1.1.6. Перицити кровоносних судин.

2. Ектодермальні.

2.1. Ектомезенхімні.

2.1.1. Міоїдні ЦНС.

Популяції:смугасті клітини і міотуби в шишкоподібній залозі, мозочку, павутинній оболони, головному мозку.

2.2. Епідермальні.

2.2.1. Міоепітеліальні.

Популяції: міоепітеліоцити слинних, потових і молочних за лоз.

2.2.2. Міоїдні епідермісу шкіри.

Популяції: міоїдні епітеліоцити регенеруючого епідермісу.

2.3. Прехордальні.

2.3.1. Міоїдні тимуса.

Популяції: смугасті міоцити і міотуби.

2.3.2. Міоїдні аденогіпофіза. Популяції: смугасті волокна.

2.5.2. Ембріогенез м'язів

М'язи тулуба розвиваються з дорсальної частини мезодерми, яка розділяється на первинні **сегменти**, або **соміти**. Після виділення склеротома, що йде на утворення хребетного стовпа, дорсомедіальна частина соміту, що залишилася, утворює міотом, клітини якого (**міобласти**) витягуються в подовжньому напрямі, зливаються один з одним і перетворюються надалі на **симпласти м'язових волокон**. Частина міобластів диференціюється в особливі клітини – **міосателіти**, що лежать поряд із симпластами. Міотоми розростаються у вентральному напрямі і розділяються на дорсальну і вентральну частини. З дорсальної частини міотомів виникає спинна (дорсальна) мускулатура тулуба, а з вентральної – вентральна мускулатура, розташована на передньому і бічному боці тулуба.

У кожен міотом (міомер) врастають гілки одноіменного спинномозкового нерва (**невромера**). Відповідно до поділу міотома на дві частини, від нерва відходять дві гілки, з яких дорсальна (задня) входить у дорсальну частину міотома, а вентральна (передня) – у вентральну. Всі м'язи, що походять з одного і того ж міотома, іннервуються одним і тим же спинномозковим нервом. Сусідні міотоми можуть зростатися між собою, але кожен із зрощених міотомів утримує нерв, що відноситься до нього. Тому м'язи, що

походять із декількох міотомів (наприклад, прямий м'яз живота), іннервуються декількома нервами. Спочатку міотоми на кожному боці відділяються один від одного поперечними сполучнотканинними перегородками, *myosepta*. Таке сегментоване розташування мускулатури тулуба в нижчих тварин залишається на все життя. У вищих же хребетних і в людини завдяки більшому диференціюванню м'язових мас сегментація значно згладжується, хоча сліди її і залишаються як у дорсальній (*короткі м'язи, що перехрещуються між хребцями*), так і у вентральній мускулатурі (*міжреберні м'язи і прямий м'яз живота*). Частина м'язів, що розвинулися на тулубі, залишається на місці, утворюючи місцеву, **авохтонну мускулатуру** (*autos* – той самий, *chthon*, гр.– земля). Інша частина в процесі розвитку переміщається з тулуба на кінцівки. Такі м'язи називаються **трункофугальними** (*truncus* – стовбур, тулуб, *fugo* – обертаю у втечу). Нарешті, третя частина м'язів, виникнувши на кінцівках, переміщається на тулуб. Це **трункопетальні** м'язи (*peto* – прагну). На підставі іннервації завжди можна відрізнити автохтонну (що розвивається в даному місці) мускулатуру від тієї, що змістилася в цю ділянку (м'язів-прибульців). Мускулатура кінцівок формується із мезенхімних закладок кінцівок і отримує свої нерви з передніх гілок спинномозкових нервів за допомогою плечового і попереково-крижового сплетень. При подальшому диференціюванні зачатки м'язів передньої кінцівки розростаються у проксимальному напрямі (трункопетальні м'язи) і покривають автохтонну мускулатуру тулуба з боку грудей і спини (*mm. pectorales major et minor, m. latissimus dorsi*). Окрім цієї первинної мускулатури передньої кінцівки, до пояса верхньої кінцівки приєднуються ще трункофугальні

м'язи, тобто похідні вентральної мускулатури, що служать для пересування і фіксації пояса, які перемістилися на нього з голови (*mm. trapezius i sternocleidomasoideus*) і з тулуба (*mm. rhomboideus, levator scapulae, serratus anterior, subclavius, omohyoideus*). У пояса задньої кінцівки вторинний м'яз не розвивається, оскільки він нерухомо пов'язаний із хребетним стовпом.

М'язи голови виникають частково з головних сомітів, головним чином із мезодерми зябрових дуг. Позаду загального стискача відособлюється пучок, що прикріпляється до пояса верхньої кінцівки (трапецієподібний м'яз). Коли з переходом з води на сушу у нижчих хребетних припинилося зяброве дихання, пристосоване для життя у воді, м'язи зябрового походження (вісцеральні) розповсюдилися на череп, де перетворилися на жувальні і мімічні м'язи, але зберегли свій зв'язок із тими частинами скелета, які виникли із зябрових дуг. Тому жувальні м'язи, що виникають із щелепної дуги і м'яза дна рота, розташовуються і прикріпляються на нижній щелепі та іннервуються трійчастим нервом (**V пара**). З мускулатури, що відповідає 2-й зябровій дузі, розвивається головним чином підшкірна мускулатура шиї і голови, що іннервується лицевим нервом (**VII пара**). М’язи, що виникають із матеріалу обох зябрових дуг, мають *подвійне прикріплення* і *подвійну іннервацію*, наприклад двочеревний м’яз, переднє черевце якого прикріплюється до нижньої щелепи (іннервація з трійчастого нерва), а заднє – до під'язикової кістки (іннервація з лицевого нерва). Вісцеральна мускулатура, що іннервується IX і X парами черепних нервів, у наземних хребетних частково редукується, а частково йде на утворення м’язів глотки і гортані. Трапецієподібний м’яз втрачає всякий зв’язок із зябровими дугами і стає виключно

м’язом пояса верхньої кінцівки. У ссавців від неї відщеплюється у вигляді окремої частини грудинно-ключично-соскоподібний м’яз. Задня гілка блукаючого нерва, що іннервує трапецієподібний м’яз, перетворюється у вищих хребетних у самостійний черепний нерв – n. accessorius. Оскільки мозковий череп у всіх своїх частинах представляє нерухоме утворення, то чекати розвитку м'язів на ньому не можна. Тому на голові трапляються тільки деякі залишки мускулатури, що утворилася з головних сомітів (m. epicranius). До них потрібно віднести також м'язи очних яблук, що походять із так званих передвушних міотомів (іннервація від III, IV і VI пар черепних нервів).

Потиличні міотоми разом із передніми тулубовими міотомами зазвичай утворюють шляхом вентральних відростків особливу підзяброву або під'язикову мускулатуру, що лежить під вісцеральним скелетом. За рахунок цієї мускулатури, проникаючої наперед до нижньої щелепи, формуються в наземних хребетних м'язи язика, що забезпечуються комплексом нервових волокон через своє походження з потиличних сомітів, створюючих під'язиковий нерв, який тільки у вищих хребетних став справжнім черепним нервом. Решта частини під'язикової мускулатури (нижче за під'язикову кістку) є продовженням вентральної мускулатури тулуба, що іннервується від передніх гілок спинномозкових нервів. Таким чином, для розуміння розташування і фіксації м'язів треба враховувати, окрім їх функції, також і розвиток.

2.5.3. Розвиток фасцій шиї

За походженням виділяють три листки фасції шиї:

• **lamina superficialis** – зредукований м'яз *perimysium m. platysmae*;

● **lamina pretrachealis** – розвивається з двох джерел: зредукована *m. cleidohyoideus* і звичайне для фасцій походження.

● **lamina prevertebralis** – має звичайне для фасцій походження.

Міжнародна класифікація м'язів враховує не тільки морфологічну будову фасцій шиї, але і їх онтогенез, тоді як класифікації фасцій, запропановані окремими авторами (у тому числі і В. С. Шевкуненко), засновані тільки на морфологічних особливостях будови фасцій. За В. С. Шевкуненко виділяють п'ять фасцій, а за міжнародною класифікацією – тільки три листки єдиної фасції шиї.

2.6. Розвиток щелепно-лицевої системи і порожнини рота

2.6.1. Ротова ямка (бухта) і зябровий апарат

Зародок травного тракту в ембріона людини наприкінці 1-го місяця утробного розвитку є первинною кишковою трубкою, що замкнута з обох кінців і з'єднується у своїй середній частині з порожниною жовткового мішка. Передній відділ кишкової трубки, який утворений матеріалом прехордальної пластинки, має початкову ектодермальну детермінацію з епітелію **епідермального типу** (за Н. Р. Хлопіним). Існує твердження, що цей відділ кишки, як і останні, є епітелієм **ентеродермального типу**. У краніальному кінці кишкова трубка безпосередньо, без проміжного шару мезенхіми, прилягає до ектодерми, яка вп'ячується у напрямі первинної кишки у вигляді ротової ямки, або бухти (*stomodeum*). Стінка кишки разом із дном ротової ямки утворюють глоткову, або ротову перетинку. У результаті прориву глоткової перетинки (приблизно на 26 – 27-му добу

розвитку) виникає з'єднання між ротовою ямкою і порожниною кишки і утворюється первинна порожнина рота.

У своєму початковому відділі (первинній глотці) передня кишка утворює чотири парні випини – **зяброві**, або **глоткові**, **кишені**, між якими розташовуються потовщення стінки глотки – зяброві дуги. Основну масу останніх утворює мезенхіма, що розростається, яка має подвійне походження. Центральна частина кожної дуги складається з мезенхіми, яка походить із **мезодерми**, її оточує **ектомезенхіма** (мезенхіма, що виникає в результаті *міграції клітин із нервового гребеня*). Всі зяброві дуги побудовані за єдиним планом. Зовні вони вкриті шкірною ектодермою, зсередини вистелені епітелієм первинної глотки; надалі кожна дуга містить артерію, нерв, хрящовий і м'язовий компоненти. Зяброві дуги відділяються зовні одна від одної вузькими вдавленнями ектодерми – зябровими щілинами. Перша, друга і третя зяброві дуги відіграють важливу роль у розвитку обличчя, порожнини рота і язика.

2.6.2. Розвиток лиця і первинної ротової порожнини

Найбільше значення в розвитку лиця, що проходить головним чином, між 4-м і 10-м тижнями утробного життя, має перша зяброва дуга. Обличчя утворюється в результаті росту і злиття зачатків (відростків), які є скупченнями мезенхіми у вигляді горбків, вкритих тонким шаром епідермісу, що розвивається з шкірної ектодерми. Перша зяброва дуга, розщеплюючись, дає початок парним **максилярним** (**верхньощелепним**) і **мандибулярним** (**нижньощелепним**) відросткам. Ці відростки обмежують вхід у ротову ямку зверху і знизу. Між максилярними відростками розташовується непарний лобовий відросток, основна маса якого представлена мезенхімою, що лежить

поверх швидко зростаючих лобових часток переднього мозку. У латеральних відділах лобового відростка утворюються заглибини, оточені валиками,– **нюхові ямки**. Останні розділяють лобовий відросток на медіальний і латеральний носові відростки і власне лобовий відросток, що лежить центрально. Заглиблення носових ямок призводить до того, що їх сліпі кінці досягають склепіння первинної ротової порожнини і з'єднуються з нею шляхом формування первинних хоан.

Максилярні відростки ростуть у медіальному напрямі і наближаються до латеральних і медіальних носових відростків, відділяючись від них борозенками. Надалі максилярні відростки зростаються один з одним і послідовно з латеральними і медіальними носовими відростками, які також зливаються один з одним. Це призводить до формування *зачатка верхньої щелепи і верхньої губи*. Середня частина верхньої щелепи, що несе різці, і середній відділ верхньої губи утворюються з матеріалу медіальних носових відростків. Між медіальними частинами максилярних відростків і латеральними носовими відростками є неглибока **слізноносова борозенка**, яка проходить від медіального краю ока, що розвивається, у ротову бухту. Надалі вона занурюється в мезенхіму, заглиблюється і замикається, перетворюючись на **слізноносовий канал**, по якому сльози стікають у порожнину носа.

Парні мандибулярні відростки, що зростаються один з одним, дають початок закладці нижньої щелепи і нижньої губи. Ділянка зрощення мандибулярних відростків добре виявляється в деяких людей у вигляді ямки на підборідді. Одночасно зачатки очей, що лежать спочатку з боків голови, переміщаються наперед, займаючи положення на передній

поверхні обличчя. Незабаром після цього в поверхневі структури обличчя, що формується, вростають мезодермальні клітини першої і другої зябрових дуг. Ці клітини формують жувальні і мімічні м'язи обличчя. У результаті вказаних процесів протягом 2-го місяця відбувається формування зовнішніх контурів обличчя ембріона, який починає бути поступово схожим на людське обличчя.

2.6.3. Розвиток нижньої і верхньої щелеп

У міру злиття мандибулярних відростків один з одним в їх мезенхімі відбуваються процеси диференціювання з формуванням великої паличкоподібної пластинки гіалінового хряща, який називається **меккелевим хрящем**. Цей хрящ тягнеться від ділянки вуха, що розвивається, до ділянки злиття мандибулярних відростків. По середній лінії хрящі кожної із сторін трапляються, але не зростаються – між ними зберігається прошарок мезенхіми. На латеральній поверхні меккелева хряща в ділянці його середньої третини на 6-му тижні формується ущільнення мезенхіми. На 7-му тижні в ділянці цього ущільнення виявляються остеогенні острівці і починається розвиток кісткової тканини, який розповсюджується наперед до середньої лінії. Кістка, що розвивається, оточує нерви, що лежать упродовж меккелева хряща, утворюючи внутрішньокісткові канали. Одночасно формуються медіальна і латеральна кісткові пластинки альвеолярного відростка, які охоплюють зубні зачатки, що розвиваються. Гілка нижньої щелепи розвивається внаслідок швидкого розповсюдження кісткової тканини, що формується, назад у напрямі першої зябрової дуги; при цьому відбувається відхилення від ходу меккелева хряща. Таким чином, до 10-го тижня формується

нижня щелепа шляхом розвитку кісткової тканини з остеогенних острівців мезенхіми без безпосередньої участі меккелева хряща. Надалі велика частина меккелева хряща піддається дегенеративним змінам, руйнується і розсмоктується, заміщаючись кістковою тканиною. Його задні відділи беруть участь в розвитку *середнього вуха* – з нього розвиваються слухові кісточки (*молоточок* і *коваделко*). У максилярних відростках мезенхімні клітини внаслідок диференціювання перетворюються на остеобласти, які утворюють кісткову тканину верхньої щелепи. З первинного центру скостеніння розповсюджується назад, нижче за очну западину, наперед у ділянку майбутніх різців і вгору до лобового відростка.

Починаючись у верхній щелепі, скостеніння поступово розповсюджується і на піднебінні відростки, внаслідок чого формується тверде піднебіння. Як і в нижній щелепі, відбувається формування кісткових пластинок альвеолярного відростка, які охоплюють зубні зачатки, що розвиваються.

2.6.4. Розвиток піднебіння та поділ первинної ротової і носової порожнин

Від країв максилярних відростків на 6 – 7-му тижні каудально ростуть пластинчасті виступи – **піднебінні відростки**, які підрозділяють первинну ротову порожнину на **нижній поверх** – *кінцеву порожнину рота* і **верхній поверх** – *порожнину носа*. Невелика середня частина піднебіння спереду трикутної форми (**первинне піднебіння**) утворюється з матеріалу зрощених середніх носових відростків. Велика частина піднебіння, названа вторинним піднебінням, формується наприкінці 2-го місяця в результаті злиття між собою піднебінних відростків. Спочатку піднебінні відростки направлені похило вниз,

розташовуючись із боків язика; надалі на 7 – 8-му тижні язик зміщується вниз, а краї піднебінних відростків піднімаються вгору до середньої лінії, зростаючись один з одним, а в краніальних ділянках – з первинним піднебінням. По середній лінії ділянки злиття вторинного і первинного піднебіння надалі відкривається так званий *різцевий отвір*. Процес злиття піднебінних відростків розповсюджується від їх передніх ділянок до задніх і завершується на 10-му тижні. Епітелій, що вкриває поверхню піднебінних відростків, у ділянці їх злиття (*майбутнього піднебінного шва*) руйнується шляхом апоптозу, заміщаючись мезенхімою. Проте комплекси його клітин, частково занурюючись у сполучну тканину, що розвивається, можуть зберігатися в ній у дорослого у вигляді округлих компактних скупчень – епітеліальних перлин. На поверхні піднебінних відростків, оберненій у порожнину рота, епітелій стає *багатошаровим плоским*, з боку порожнини носа – *багаторядним війчастим*. Механізми, що визначають різний характер диференціювання спочатку ідентичного епітелію і викликають його зникнення в ділянці злиття відростків, залишаються нез'ясованими. Одночасно зі злиттям піднебінних відростків по середній лінії вниз у напрямку від покрівлі порожнини носа до піднебінних відростків росте **носова перегородка**. Вона трапляється з піднебінними відростками і зростається з ними (10-й тиждень), розділяючи носову порожнину на дві половини.

У всьому первинному піднебінні і в краніальній частині вторинного піднебіння надалі розвиватиметься кісткова тканина – ці відділи піднебіння перетворяться на тверде піднебіння. Каудальна частина вторинного піднебіння збереже характер м'якого утворення і перетвориться на м'яке піднебіння і язичок. З матеріалу медіальних носових

відростків, як вже вказувалося вище, утворюється не тільки первинне піднебіння, а також середня частина верхньої щелепи, що несе різці, і середній відділ верхньої губи.

2.6.5. Розвиток язика

Починається на 4-му тижні в результаті проліферації мезенхіми на дні первинної ротової порожнини, утвореної вентральними відділами перших **трьох зябрових дуг**. У ділянці між першою і другою зябровими дугами по середній лінії з'являється непарний **язиковий горбик** (*tuberculum impar*). З цього горбка надалі формується невелика частина спинки язика трикутної форми, яка розташована наперед від сліпого отвору (місця зачатка щитоподібної залози). Латеральніше і попереду від непарного горбка з матеріалу першої дуги утворюються два бічні **язикові горбки**. Вони дуже швидко ростуть і, зливаючись один з одним та зростаючись також із матеріалом непарного горбка, охоплюючи його, дають початок тілу язика і його кінчику. Лінія з'єднання обох бічних частин язика простежується по його дорсальній поверхні у вигляді подовжнього жолобка – **серединної борозенки** язика. У тілі язика цій борозенці відповідає *сполучнотканинна перегородка*, що розділяє орган на дві симетричні частини.

Корінь язика утворюється з потовщення, що виникає позаду від сліпого отвору з мезенхіми в ділянці з'єднання **другої** і **третьої зябрових дуг** – так званої **скоби** (*copula*). Між скобою і непарним горбком розташовується гирло **щито-язикової протоки** (*ductus thyreoglossus*), якій у дорослого відповідає *сліпий отвір язика*. Після закінчення розвитку язика межею між його тілом і коренем служить

термінальна (**примежова**) **борозенка язика** – V-подібна лінія, вершиною направлена дорсально, спереду від якої розташовуються жолобчасті сосочки.

Язик поступово відособляюється від дна порожнини рота завдяки утворенню глибоких жолобків, що проникають під передній і бічні відділи язика, внаслідок чого тіло язика набуває рухливості. М'язи язика розвиваються з міотомів потиличних сомітів, клітини яких мігрують наперед у ділянку язика. Складне походження язика знаходить віддзеркалення в різних джерелах іннервації його окремих частин.

Топографічно м’язи язика поділяють на власні та скелетні. Онтогенетична класифікація м'язів язика:

М’язи, що починаються із похідних **I зябрової дуги** (на нижній щелепі):

а) m. genioglossus (підборідно-язиковий);

б) продовженням м'яза в товщі язика є вертикальні волокна між ниж ньою поверхнею його і спинкою*, m. verticalis*.

М'язи, що починаються на похідних **II зябрової дуги** (на *proc. styloideus* і ма лих рогах під'язикової кістки):

а) m. styloglossus (шилоязиковий);

б) m. longitudinalis superior (верхній подовжній);

в) m. longitudinalis inferior (нижній подовжній).

М’язи, що починаються на похідних **III зябрової дуги** (на тілі і великих рогах під'язикової кістки):

а) m. hyoglossus (під’язиково-язиковий);

б) m. transversus linguae (поперечний м’яз язика).

Зачаток язикового мигдалика починається на 9-му тижні утробного життя внаслідок міграції лімфоцитів у ділянку кореня язика, що розвивається. На ранніх стадіях розвитку він має вигляд інфільтрованої лімфоцитами ділянки

слизової оболонки. На 10 – 15-му тижні відбувається занурення слизової оболонки язикових фолікулів, що розвиваються, углиб із подальшим формуванням крипт. Паралельно відбувається збільшення розмірів фолікулів. Формування макро- і мікроскопічної структури язикового мигдалика завершується в основному до 4-го місяця; навколо кожного язикового фолікула утворюється щільна сполучнотканинна капсула. Посткапілярні венули з високим ендотелієм з'являються в язикових мигдаликах на 15-му тижні розвитку.

2.6.6. Розвиток слизової оболонки порожнини рота

Первинна порожнина рота утворюється внаслідок злиття ротової ямки з передньою кишкою. Епітелій, що вистилає порожнину рота, походить із двох джерел. Точна межа між епітеліями різного походження не визначена, проте прийнято вважати, що епітелій *присінка рота* має *ектодермальне походження*, а епітелій *власне ротової порожнини* походить із *вистилання передньої кишки*.

Спочатку епітелій, що вистилає порожнину рота, є одношаровим, проте вже на 5 – 6-му тижні він перетворюється на двошаровий, який стає багатошаровим на 10 – 12-му тижнях. В епітелії слизової оболонки різних відділів порожнини рота, який надалі перетвориться на зроговілий і незроговілий, виникають відмінності в експресії цитокератинів. Морфологічні особливості епітелію слизових оболонок вистилаючого і жувального типів починають виявлятися з 10 – 12-го тижня. В епітелії слизової оболонки жувального типу базальні клітини стають вищими. Між 13-м і 20-м тижнями шар епітелію набуває великої товщини і в ньому з'являються початкові ознаки поділу на шари. Формування гранул кератогіаліну дозволяє

розмежувати зернистий і остистий шари. Клітини поверхневого шару епітелію піддаються паракератозу протягом всього періоду до прорізування зубів. Лише після цього в епітелії слизової оболонки жувального типу виявляються ознаки ортокератозу.

Спеціалізація епітелію язика спостерігається приблизно на 7-му тижні, коли вперше виявляються жолобчасті сосочки, а пізніше – грибоподібні, листоподібні. У цих сосочках незабаром розвиваються смакові цибулини. Ниткоподібні та конусоподібні сосочки з'являються на 10-му тижні.

Власна пластинка слизової оболонки порожнини рота розвивається з *ектомезенхіми*. Міжклітинна речовина, в якій розкидані нечисельні дрібні клітини з відростками зазнають процесів диференціювання, які поєднуються з вказаними вище змінами епітелію.

На 6 – 8-му тижнях у сполучній тканині, що розвивається, з'являються ретикулярні волокна; на 8 – 12-му тижнях – колагенові волокна і капіляри. Еластичні волокна виявляються лише між 17-м і 20-м тижнями. Відмінності в будові власної пластинки в окремих ділянках слизової оболонки намічаються вже з 6 – 8-го тижня: у тих її відділах, які перетворяться на слизову оболонку жувального типу, спостерігається скупчення клітин і посилене формування волокон. Підслизова основа формується не під всіма ділянками слизової оболонки порожнини рота. Вона розвивається з тих же ембріональних джерел, що і власна пластинка слизової оболонки, а процеси диференціювання і дозрівання її сполучної тканини проходять так само. У підслизовій основі відбувається розвиток лімфоїдних утворень і частини дрібних слинних залоз.

2.6.7. Розвиток слинних залоз

Ембріональний розвиток слинних залоз починається з появи їх зачатків, які мають вигляд потовщень епітелію, що вистилає ротову порожнину. Зачатки привушної і піднижньощелепної слинних залоз вперше виявляються на 5 – 6-му тижнях, а під'язикової – на 7 – 8-му тижнях. Розвиток дрібних слинних залоз починається на 3-му місяці (за деякими даними, перші їх зачатки з'являються вже на 9 – 10-му тижнях). Надалі в ділянці зачатків залоз формуються епітеліальні тяжі, що занурюються в мезенхіму. Ці епітеліальні тяжі інтенсивно ростуть і гілкуються, надалі в тяжах виникає просвіт. Ділянка зачатка, найближча до вистилання порожнини рота, дає початок загальній вивідній протоці залоз; більш віддалені ділянки – системі вивідних проток і кінцевим відділам, що формують майбутні залозисті часточки.

На кінцях системи розгалужених вивідних проток, що формуються, пізніше розвиваються кінцеві відділи. Диференціювання клітин кінцевих відділів і вивідних проток продовжується протягом всього утробного періоду і не завершується до народження. Разом з тим, на пізніх стадіях утробного розвитку залоз (33 – 40-й тижні) кінцеві відділи і протоки в більшості вже схожі з такими в дорослих. Нерідко розвиток слинних залоз у внутрішньоутробному періоді, особливо дрібних, супроводжується формуванням додаткових (часто – рудиментарних) залоз, які надалі регресують.

Міоепітеліальні клітини вперше виявляються в кінцевих відділах і протоках на 15 – 16-му тижнях, коли залозисті клітини ще не диференційовані. На 19 – 24-му тижнях міоепітеліальні клітини мають форму опуклих многокутників, що утворюють суцільний базальний шар у

кінцевих відділах і у вставних протоках. На 25 – 32-му тижнях вони сплющуються і набувають відростчастих форм. Початкові і подальші етапи розвитку епітеліальних зачатків залоз зумовлені індукуючою дією мезенхіми. Зокрема, формування зачатків залоз відбувається під впливом мезенхіми, яка в певних ділянках сприяє посиленню поділу епітеліальних клітин при одночасній зміні в цих же ділянках складу базальної мембрани епітелію, що забезпечує можливість його росту. Галуження епітеліальних тяжів також індукується дією мезенхіми.

2.6.8. Розвиток зубів

Розвиток у людини двох генерацій (прикусів) зубів – тимчасових (молочних – *dentes decidui*) і постійних (*dentes permanentnes*), очевидно, пов'язане з адаптацією розмірів і числа зубів до розмірів щелепи. Постійні зуби більші тимчасових, їх кількість більша, тому в дитини постійні зуби не змогли б вміститися в недостатньо розвинутих щелепах. Завдяки тому, що в маленьких щелепах розвиваються спочатку дрібні зуби в меншій кількості і лише із ростом щелеп у них утворюється більше число великих зубів, розміри і функція зубів виявляються відповідною до розмірів щелеп.

Постійні зуби відрізняються від тимчасових наступними ознаками:

1. Кількістю – у людини 20 тимчасових та 32 постійних зуба.

2. Груповою приналежністю – молочні зуби: різці, ікла, моляри (великі корінні); постійні зуби мають ще одну групу – це премоляри або малі корінні зуби.

3. Анатомічною будовою:

- розміром – постійні зуби значно більші тимчасових,

товщина твердих тканин вища, розмір пульпової камери, кореневих каналів та апікального отвору більший. У тимчасових багатокореневих зубів не має гирла – звуження між пульпарною камерою та кореневим каналом;

• формою – молочні зуби мають в пришийковій частині емалевий поясок (*cingulum*), форма ріжучої поверхні в ікла та жувальні поверхні в молярів тимчасових і постійних зубів не збігається; моляри молочних та постійних зубів мають різну кількість горбків на жувальній поверхні.

4. Гістологічною будовою:

• у молочних та постійних зубів різний рівень мінералізації твердих тканин зуба (у твердих тканинах молочних зубів вище співвідношення: органічні речовини – неорганічний матрикс). У постійних зубів рівень мінералізації значно вищий. Як наслідок, молочні зуби менш міцні. Також відрізняється співвідношення основних мінеральних елементів у твердих тканинах. В емалі постійних зубів вищий відносний вміст фтору. Тобто вища відносна кількість фторапатиту і нижча гідроксіапатиту. Внаслідок цього емаль постійних зубів характеризується вищою кислотостійкістю. За тієї ж причини емаль тимчасових зубів біліша;

• дентинні канали молочних зубів значно товщі;

• у тимчасових зубів та тканинах пародонта нижче співвідношення кліткові елементи – міжклітинна речовина, у міжклітинній речовині знижено співвідношення волокна-строма, порівняно з постійними. Клітини менш диференційовані. Майже відсутні захистні клітини – резедуальні макрофаги та лімфоцити;

• у пульпі молочних зубів переважає синтетична функція, а при фізіологічних змінах – резорбційна, тоді як у постійних зубів переважає трофічна та захисна функції;

• судини пульпи та пародонта молочних зубів широкі та рівні порівняно з обсягом пульпарної камери. Але їх абсолютні розміри менші ніж у постійних зубів.

У розвитку тимчасових (випадних, молочних) зубів розрізняють п’ять періодів:

I – зачатки і внутрішньощелепного формування;

II – прорізування;

III – формування кореня і періодонта;

IV – стабілізації;

V – розсмоктування коренів.

Джерела розвитку тканин зуба. Тканини зуба є похідними слизової оболонки порожнини рота зародка, що розвивається. Зуби розвиваються із зубних зачатків, кожен з яких включає три постійно взаємодіючих компоненти:

1) емалевий орган, який утворюється з багатошарового епітелію вистілки порожнини рота;

2) зубний сосочок, утворений мезенхімою, що заповнює порожнину емалевого органа;

3) зубний мішечок, що також є похідним мезенхіми, яка ущільнюється навколо емалевого органа.

Мезенхіма, що формує зубний сосочок і зубний мішечок, є ектомезенхімою, оскільки вона утворюється з клітин, які мігрують із нервового гребеня. Емалевий орган бере участь в утворенні емалі зуба, зубний сосочок дає початок дентину і пульпі зуба, а зубний мішечок – цементу і періодонту. Таким чином, із тканин зуба лише емаль утворюється з епітелію, решта тканин розвивається з мезенхіми (схема 2).

У період зачатку і внутрішньощелепного формування зубів відбувається формування зачатків зубів, їх диференціювання, гістогенез та мінералізація твердих тканин зуба.

Перший період розвитку зуба у свою чергу розділяється ще на три стадії: період зачатку;

1) період формування і диференціювання зубних зачатків;

2) період формування тканин зуба (гістогенез тканин зуба).

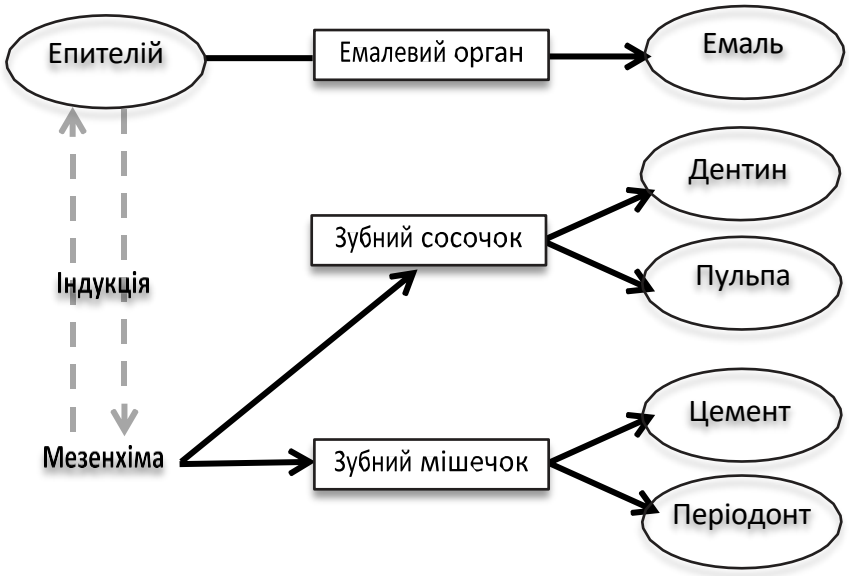
Період зубних зачатків називається також періодом зубної пластинки і зубних бруньок, або періодом ініціації. Протягом цього періоду епітеліальна вистілка порожнини рота ембріона утворює вирости в мезенхіму, що має вигляд зубної пластинки, на якій надалі під індукуючим впливом мезенхіми з'являється виріст у вигляді зубних бруньок. Кожна зубна брунька на наступній стадії розвитку перетворюється на епітеліальний емалевий орган, а мезенхіма – у зубний сосочок і зубний мішечок. Період формування і диференціювання зубних зачатків включає стадії "шапочки" і "дзвоника" (*cap stage* і *bell stage* в англомовній літературі), названі так за формою емалевого органа, характерного для цих стадій. Цей період повністю завершується для тимчасових зубів до кінця 4-го місяця утробного життя. У міру формування і подальшого росту зубних зачатків відбувається їх диференціювання і підготовка до утворення твердих тканин зуба – дентину і емалі.

Період формування тканин зуба (гістогенез тканин зуба) є найбільш тривалим: починаючись в утробному періоді, він завершується після народження. Перші ознаки формування тканин зуба простежуються на кінцевих етапах стадії "дзвоника", коли зубний зачаток вже набуває форми коронки майбутнього зуба. З твердих тканин зуба першим утворюється дентин у ході процесу, названого дентиногенезом. Лише після відкладення початкових шарів дентину по периферії зубного сосочка в епітеліальному

емалевому органі диференціюються клітини, які починають продукувати емаль поверх дентину, що формується. Процес формування емалі називається амелогенезом. Процеси розвитку тимчасових і постійних зубів проходять схожим чином, проте між ними є і ряд відмінностей. Перші ознаки розвитку зубів з'являються на 6 – 7-му тижнях ембріогенезу. Багатошаровий плоский епітелій ротової ямки в ділянках майбутніх зубних дуг верхньої та нижньої щелеп потовщується і занурюється в мезенхіму. Внаслідок цього процесу утворюються присінкова (вестибулярна) та язикова зубні пластинки. Епітеліальні клітини присінкової зубної пластинки швидко збільшуються, а потім дегенерують, формуючи щілину, яка відокремлює щоки і губи від ділянки, на якій згодом з'являються зуби. Таким чином виникає присінок ротової порожнини.

Схема 2

Джерела розвитку тканин зуба



На вільному краї язикової зубної пластинки проліферація клітин сприяє виникненню епітеліальних виростів – зубних сосочків у місцях, які відповідають майбутнім тимчасовим зубам. Для тимчасових зубів зверху і знизу з'являється по десять таких утворень, з яких згодом формуються емалеві органи. На 10-му тижні ембріогенезу в кожний емалевий орган починає вростати мезенхіма, що формує зубний сосочок. Навколо епітеліального зубного органа і зубного сосочка відбувається ущільнення мезенхіми, яка охоплює зачаток зуба і називається зубним мішечком. Таким чином, емалевий орган, зубний сосочок і зубний мішечок разом формують зубний зачаток, з якого утворюються усі тканинні елементи. Досягнувши певного ступеня розвитку, зачаток зуба починає відділятися від зубної пластинки, зберігаючи з нею зв'язок у вигляді тонких епітеліальних тяжів – шийки епітеліального зубного органа, яка потім розсмоктується, а зубні зачатки стають відокремленими. На цьому перший етап розвитку зуба закінчується.

За ним іде етап диференціювання зубних зачатків. Протягом цього періоду розвитку зубів відбуваються важливі зміни як у зубних зачатках, так і в тканинах, що їх оточують. Спочатку емалевий орган має однорідну будову – усі клітини однакові і розташовані шарами. Згодом між клітинами центральної частини емалевого органа починає накопичуватися білкова рідина, яка розшаровує і відсуває їх одна від одної. Між ними залишається зв'язок за рахунок контактів відростків. Завдяки цьому клітини центральної частини емалевого органа набувають зірчастої форми і нагадують клітини ретикулярної тканини. Ця ділянка називається пульпою емалевого органа, або зірчастим

ретикулумом. Клітини, що прилягають до поверхні зубного сосочка, утворюють шар внутрішніх емалевих клітин.Це високі клітини циліндричної форми, з яких згодом утворюються амелобласти (емалобласти, адамантобласти), тобто клітини, які утворюють емаль. По краю емалевого органа внутрішні емалеві клітини переходять у зовнішні емалеві клітини, які лежать на поверхні емалевого органа і мають плоску форму. Клітини емалевого органа ззовні вкриті базальною мембраною, яка називається емалевою базальною пластинкою і відмежовує емалевий епітелій від прилеглої мезенхіми.

Майже одночасно починається процес диференціації зубного сосочка. Він збільшується і ще глибше вростає в емалевий орган, у нього проникають кровоносні судини. На поверхні зубного сосочка з клітин мезенхіми утворюється декілька рядів тісно розташованих клітин із темною базофільною цитоплазмою, що отримали назву дентинобластів (одонтобластів). Шар дентинобластів безпосередньо прилягає до внутрішніх емалевих клітин і відокремлюється від них лише за допомогою базальної мембрани. Навколо зубних зачатків у мезенхімі продовжують формуватися балки кісткової тканини для стінки альвеол. Важливим моментом на етапі диференціювання зубних зачатків є вигинання внутрішнього емалевого епітелію, що визначає форму майбутньої коронки зуба. Саме на цій стадії вплив різноманітних несприятливих чинників призводить до вад розвитку коронки. Диференціювання клітин емалевого органа регулюється факторами росту, зокрема, інсуліноподібним фактором росту – 1, трансформуючим фактором росту – α (ТФР-α) і епідермальним фактором росту (ЕФР).

Наприкінці 4-го місяця утробного розвитку плода розпочинається період гістогенезу зубних тканин, протягом якого виникають тканини зуба – дентин, емаль і пульпа. Цемент утворюється пізніше, на 4 – 5-му місяцях постембріонального періоду, коли відбувається розвиток коренів, а за ним – прорізування зубів.

Формування дентину. Гістогенез зубних тканин починається з формування дентину. Активну участь у цьому процесі беруть дентинобласти. Ці клітини утворюють тонкі преколагенові волокна, які пізніше перетворюються на колагенові і утворюють органічну основу предентину. Дентинобласти синтезують і виділяють колаген I типу (основний органічний компонент дентину), глікопротеїни, фосфопротеїни, протеоглікани, глікозаміноглікани. Специфічними продуктами одонтобластів є так звані фосфорини – фосфорильовані білки, що є тільки в дентині. Вважають, що вони відіграють важливу роль, контролюючи ділянки і швидкість мінералізації дентину. Одонтобласти виробляють також кальцієзв'язувальні білки – остеокальцин і остеонектин, які трапляються в дентині і в кістці. Одонтобласти володіють не тільки секреторною, а й літичною активністю. Близько 15% синтезованого ними колагену руйнується самими одонтобластами за допомогою лізосомального апарату. Відкладання перших колагенових волокон відбувається безпосередньо в аморфну міжклітинну речовину зубного сосочка. Коли шар предентину досягає товщини 40 – 80 мкм, він відтісняється на периферію новоутвореними шарами предентину, в якому волокна мають інший напрямок – вони розташовані паралельно поверхні зубного сосочка. У подальшому ці внутрішні шари дентину, багаті на тангенціальні волокна, утворюють припульпарний дентин у сформованому зубі, а

радіальні волокна, що лежать у зовнішніх шарах дентину, які утворилися першими, – плащовий дентин. У міру стовщення шару дентину одонтобласти поступово відтісняються всередину сосочка, залишаючи в дентині тонкі відростки – дентинні відростки одонтобластів, що оточені тонкою цитоплазматичною мембраною. Тіла дентинобластів до складу утвореної ними речовини не входять, а залишаються в зовнішніх шарах пульпи. Це характерна особливість розвитку і будови дентину, який упродовж свого існування є безклітинною тканиною. Дентинобласти відіграють важливу роль і в процесі мінералізації дентину. За допомогою своїх відростків вони сприяють надходженню мінеральних солей із крові в основну речовину дентину, що розвивається.

Електронно-мікроскопічні дослідження показали, що навколо одонтобластів у міжклітинній речовині містяться невеликі пухирці, які відокремлюються від плазматичної мембрани цих клітин. Пухирці містять кальцієзв'язувальні ліпіди та лужну фосфатазу. Вважають, що вони створюють мікрооточення, в якому можливе виникнення перших голкоподібних кристалів гідроксіапатиту. Так починається мінералізація міжклітинної речовини. Перші кристали гідроксіапатиту, що з'явилися в пухирцях, розривають їх мембрану, ростуть і відкладаються на колагенових волокнах у ділянці емалеводентинного сполучення. Звапнення дентину тимчасових зубів починається наприкінці 5-го місяця ембріогенезу. Цей процес відстає від формування основної речовини дентину і тому між одонтобластами і шаром дентину завжди є шар незвапнованого дентину (предентину), який зберігається і у сформованому зубі. Насамперед відкладення солей вапна спостерігається в дентині, який вкриває верхівку зубного

сосочка, тобто в ділянці майбутнього різального краю зуба або його жувальних горбків. У подальшому острівці звапнення збільшуються і зливаються між собою. Процес мінералізації, що почався на верхівці зубного сосочка, поширюється на бічні поверхні коронки, шийку та корінь зуба. Мінералізація дентину відбувається таким чином, що в ньому утворюються дискретні ділянки звапнення сферичної форми (дентинні кульки), які повністю не зливаються. Між цими кульками можуть залишатися ділянки мало або зовсім незвапнованого дентину, які отримали назву інтерглобулярного дентину. Навколо відростків одонтобластів, навпаки, утворюється комірець високомінералізованого дентину, який називається перитубулярним. Тривалість періоду активності дентинобластів, що здійснюють відкладення та мінералізацію дентину, становить у тимчасових зубів приблизно 350 діб, а в постійних – близько 700 діб.

Утворення емалі. Невдовзі після початку діяльності дентинобластів і відкладення дентину, на верхівці зубного сосочка починають функціонувати емалобласти, які диференціюються із внутрішніх клітин епітеліального зубного органа. Розпочинається формування емалі – емалогенез.

Формування дентину передує початку емалогенезу, але ці процеси тісно пов’язані між собою і неможливі один без одного. Вони є проявом так званого взаємного (реципрокного) індукуючого впливу. Проліферація внутрішніх емалевих клітин дає поштовх до диференціації шару одонтобластів на верхівці сосочка, а відкладення тонкого шару дентину, у свою чергу, є необхідною умовою для початку формування емалі. У процесі розвитку емалі виділяють дві фази: формування органічної основи

емалевих призм (так званої матриці емалі) та їх первинне звапнення, а також дозрівання емалі, яке полягає в остаточній мінералізації емалевих призм. Процесу формування емалі передує зміна морфологічної та фізіологічної полярності емалобластів. Вона полягає в переміщенні ядра ззовні, а клітинних органел, навпаки, досередини, у бік дентину. Зміна фізіологічної полярності емалобластів, коли ядро та органели міняються місцями, пояснюється тим, що на цей час у зубний мішечок вростає достатня кількість судин (кровоносних капілярів), і поживні речовини надходять в емалобласт не з боку зубного сосочка, а ззовні – з боку зубного мішечка. Крім того, погіршуються умови живлення (трофіки) емалобластів з боку зубного сосочка внаслідок відкладень на його верхівці дентину. У першій фазі розвитку емалі емалобласт внаслідок складних перетворень формує емалеву призму, що є основним структурним елементом емалі. Цей процес розпочинається з формування в апікальному відділі емалобласта, що звернений до дентину, короткого цитоплазматичного відростка. Синтез білків емалі – емалогенінів та енамелінів відбувається на елементах гранулярної ендоплазматичної сітки. У комплексі Гольджі білки емалі дозрівають і формують секреторні гранули, що надходять у цитоплазматичний відросток. Коли довжина цих відростків досягає 20 мкм, починається формування емалевих призм, у подальшому – мінералізацією. Поверхня прилеглого дентину при цьому стає нерівною, що забезпечує щільне сполучення емалі з дентином. Вважають, що кристали дентину ініціюють формування в емалі перших центрів кристалізації. Із видовженням емалевих призм емалобласти зменшуються і перед початком прорізування зуба редукуються. У міру

утворення емалі і формування коронки зуба епітеліальний зубний орган зменшується, його клітини редукуються і зникають. Ріст і розвиток емалі відбуваються від емалеводентинного сполучення до периферії коронки зуба. Поверхня емалі зуба, який щойно прорізався, вкрита тонкою безструктурною оболонкою (кутикула емалі), яка тісно пов'язана з мембраною емалевих призм і є залишком зовнішнього емалевого епітелію. Після прорізування зуба вона швидко стирається, залишаючись лише на контактних поверхнях зубів.

Друга фаза розвитку емалі – дозрівання – триває приблизно три місяці. Вона полягає в зменшенні вмісту води в органічних речовин, накопиченні та кристалізації мінеральних солей. Незріла емаль, яка утворена секреторними енамелобластами і піддалася первинній мінералізації, на 65% складається з води, органічних речовин – 20%, мінеральних – лише 15%. Кристали гідроксіапатиту мають розміри 29х30 нм, а щільність їх розташування – 1240 на 1 мкм^2. Така емаль має консистенцію хряща і не здатна виконувати своєї функції. Дозрівання емалі супроводжується збільшенням вмісту мінеральних речовин (до 96%), розміру кристалів гідроксіапатиту до 140х80 нм, відповідно щільність їх розташування зменшується до 560 на 1 мкм^2, процес дозрівання емалі продовжується і після прорізування зуба. Зріла емаль на 95 – 96% складається з мінеральних солей і на 1 – 2% – з органічних речовин. Майже вся вона складається з щільно розташованих кристалів гідроксіапатиту. Внаслідок процесу дозрівання найвищий рівень мінералізації емалі спостерігається в її поверхневому шарі, а в напрямку емалеводентинного сполучення він знижується.

Особливістю емалі, що суттєво відрізняє її від дентину, цементу й кістки, є те, що її мінералізація відбувається надзвичайно швидко після секреції – період часу, що розділяє ці процеси, становить лише хвилини. Тому при відкладенні емалі в неї практично відсутній неімінералізований попередник (передемаль). Важливу роль у мінералізації емалі відіграють білки, які виробляють емалобласти. Вони виконують низку функцій, а саме:

● беруть участь у зв'язуванні іонів кальцію і регулюють їх транспорт секреторни

● ми енамелобластами;

● створюють первинні ділянки нуклеації (ініціації) при формуванні кристалів

● гідроксіапатиту;

● сприяють орієнтації кристалів гідроксіапатиту, які ростуть;

● формують середовище, яке забезпечує формування великих кристалів

● гідроксіапатиту та їх щільне укладення в емалі.

Білки емалі не є колагеновими, що також відрізняє емаль від інших звапнених тканин організму людини. Основними білками емалі в період її секреції є амелогеніни, які становлять 90% білків, що їх виділяють емалобласти. Друга група білків емалі – це енамеліни, які зв'язуються з кристалами гідроксіапатиту. У міру дозрівання емалі найбільша концентрація білків зберігається в периферійному шарі емалевих призм, що традиційно називають їх оболонкою.

Звапнення емалі тимчасових зубів починається на 4 – 5-му місяцях ембріонального розвитку. На 18 – 19-му тижнях (5-й місяць) вагітності мінералізується різальний край та 1/3 коронки різців, різальний край іклів і щічно-медіальний горбок перших тимчасових великих кутніх зубів.

Упродовж 20 – 25-го тижнів (6-й місяць) вагітності триває мінералізація різців, майже повністю завершується звапнення різального краю іклів, прискорюється мінералізація щічних горбків перших тимчасових великих кутніх зубів, виникають ділянки звапнення язиково-медіальних горбків, починається мінералізація щічно-медіальних горбків других тимчасових великих кутніх зубів. Упродовж 26-го тижня (7-й місяць) вагітності триває мінералізація тимчасових різців та іклів, щічні горбки перших тимчасових великих кутніх зубів майже зливаються, виникають перші ознаки мінералізації дистально-щічних горбків других тимчасових великих кутніх зубів. Упродовж 32-го тижня (8-й місяць) вагітності продовжується мінералізація тимчасових різців та іклів. Зливаються щічні горбки перших тимчасових великих кутніх зубів. Формується верхівка медіально-язикових горбків других тимчасових молярів. На 36-му тижні (9-й місяць) вагітності звапнення охоплює всі поверхні тимчасових різців (крім пришийкової ділянки), повністю зливаються щічні горбки перших тимчасових великих кутніх зубів, чіткіше виявляються їхні язикові горбки, процес мінералізації поширюється на апроксимальні поверхні перших тимчасових молярів, відбувається мінералізація дистально-язикових горбків других тимчасових великих кутніх зубів. На момент народження в дитини майже повністю сформовані коронки центральних тимчасових різців, меншою мірою – бічних різців, половина коронки тимчасових іклів, жувальні поверхні тимчасових молярів і щічно-медіальні горбки перших постійних молярів. Пришийкова ділянка різців, присінкова, пришийкова та апроксимальна поверхні іклів, язикова поверхня перших тимчасових молярів. Борозни всіх

тимчасових зубів ще повністю не мінералізовані. Остаточне дозрівання емалі відбувається вже після прорізування зуба, особливо інтенсивно упродовж 1-го року після прорізування. Основним джерелом надходження неорганічних речовин до емалі є слина, проте деяка кількість може надходити і з боку дентину. З огляду на особливе значення для повноцінної мінералізації в цей період має мінеральний склад слини і, зокрема, наявність у ній необхідної кількості іонів кальцію, фосфору, фтору. Упродовж усього життя емаль бере участь в обміні іонів, піддаючись процесам демінералізації (видалення мінеральних речовин) і ремінералізації (повторне надходження мінеральних речовин), збалансованим у фізіологічних умовах.

Розвиток пульпи зуба. Пульпа розвивається із мезенхіми зубного сосочка. Цей процес розпочинається з його верхівки, де вже утворився дентин. Одночасно відбувається диференціація мезенхімних клітин у центральній частині зубного сосочка. Більша частина клітин мезенхіми перетворюється на фібробласти, які починають виділяти компоненти міжклітинної речовини. У ній спочатку накопичується колаген у вигляді ізольованих фібрил, які згодом утворюють волокна. У міру дозрівання пульпи в ній зменшується кількість глікозаміногліканів. З розвитком зубного зачатка процес диференціації мезенхіми зубного сосочка і перетворення її на пухку сполучну тканину поширюється від його верхівки до основи. Водночас ця сполучна тканина проростає кровоносними судинами та нервами.

Розвиток цементу. Після розпаду піхви Гертвіга мезенхімні клітини зубного мішечка стикаються з дентином кореня. При цьому вони перетворюються на цементобласти (клітини, аналогічні остеобластам), які починають відкладати цемент на

поверхню кореня зуба. Формування цементу відбувається в постембріональний період безпосередньо перед прорізуванням зуба за типом періостального остеогенезу. Цемент за своєю структурою подібний до грубоволокнистої кістки. Цементобласти за своєю будовою не відрізняються від остеобластів. Вони утворюють колагенові волокна та основну речовину, що мінералізується з формуванням кристалів гідроксіапатиту. З розвитком міжклітинної речовини цементобласти перетворюються на цементоцити. Спочатку утворюється цемент, який не містить клітин (безклітинний, або первинний); він повільно відкладається в міру прорізування зуба, покриваючи 2/3 поверхні кореня, що розташована ближче до коронки. Після прорізування зуба утворюється цемент, який містить клітини (клітинний, або вторинний). Клітинний цемент розташований в апікальній третині кореня. Він утворюється швидше, ніж безклітинний, але за ступенем мінералізації поступається йому. Формування вторинного цементу є безперервним процесом, внаслідок чого його шар із віком стовщується. **Розвиток періодонта і кісткової альвеоли**. Періодонт утворюється з мезенхіми зубного мішечка паралельно з формуванням кореня. Після формування цементу з мезенхімних клітин внутрішнього шару зубного мішечка решта клітин його зовнішнього шару диференціюється у фібробласти і дає початок утворенню щільної сполучної тканини періодонта. Пучки колагенових волокон періодонта одним кінцем замуровуються в основну речовину цементу, другим – переходять до основної речовини альвеолярної кістки. Завдяки цьому корінь щільно прикріплюється до стінки кісткової альвеоли. Товщина пучків волокон періодонта зростає тільки після прорізування зуба і початку його функціонування.

2.7. Розвиток порожнини тіла

Первинний целом. Целом утворюється в результаті розщеплювання латеральної мезодерми на кожному боці тіла на два листки – вісцеральний (спланхнічний) і парієтальний (соматичний). Таким чином, початково первинний целом є парною порожниною, обмеженою з одного боку спланхномезодермою, а з іншого – соматомезодермою. Розщеплення мезодерми у ссавців відбувається спочатку поза зародком і потім вже розповсюджується в зародок. Коли в результаті формування складок тіло зародка відсікається від позазародкових оболонок, відбувається розділення внутрішньо-зародкових частин целома. Так утворюється внутрішньозародкова частина первинного целома, яка пізніше дасть початок всім порожнинам тіла дорослого організму.

Брижа. Процес формування складок, що відокремлюють зародок від позазародкових оболонок, завершує формування дна первинної кишки. Одночасно з цим спланхномезодерма з кожного боку зміщується в напрямку до середньої лінії, оточуючи тепер вже трубчастий травний тракт. Ці два шари спланхномезодерми, що оточують і підтримують кишку в порожнині тіла, називаються *первинною*, або *загальною*, *брижею*. Частина брижі, що розташована вентральніше кишки і прикріплює її до вентральної стінки тіла, називається *черевною брижею*. Первинна брижа розділяє целом на праву і ліву половини. Проте вже на дуже ранніх стадіях розвитку частина черевної брижі прориває́ться, що призводить до злиття целома і утворення непарної порожнини тіла, характерної для дорослого організму. У ділянці печінки черевна брижа не зникає. Печінка, як

відомо, виникає у вигляді дивертикула кишки, який вростає в черевну брижу. Частина черевної брижі, що розташована між печінкою і шлунком, зберігається у вигляді *печінково-шлункової зв'язки* (малий чепець, вентральний мезогастрій), а ділянка між печінкою і вентральною стінкою тіла хоча значною мірою і редукується, але зберігається у вигляді серпоподібної *зв'язки печінки* (*ligamentum falciformis*). Якщо черевна брижа майже повністю зникає, за винятком ділянки, пов’язаної з печінкою, то дорсальна брижа майже повністю зберігається. Вона підтримує кишечник у порожнині тіла і через неї проходять нерви і судини до кишечнику з головних стовбурів, розташованих у дорсальній стінці тіла. Різні ділянки дорсальної брижі отримали назви відповідно до частин травної трубки, з якими вони пов’язані: наприклад, мезогастрій підтримує шлунок (*gaster*), мезоколон – ободову кишку.

Розділення целома. Розділення целома на окремі порожнини починається з формування *поперечної перегородки* (*septum transversum*), яка з'являється на дуже ранніх стадіях розвитку і добре виражена в зародків завдовжки 9 – 12 мм. Розвиваючись від вентральної стінки тіла в дорсальному напрямі, вона утворює виступ, каудальна поверхня якого лежить на печінці, а краніальна поверхня звернена до шлуночків серця. Поперечна перегородка є однією із закладок діафрагми, проте, слід мати на увазі, що діафрагма – складна структура, і лише її вентральна частина виникає з поперечної перегородки. Розростаючись у дорсальному напрямі, поперечна перегородка все більш і більш розділяє перикардіальну і перитонеальну частини целома. Досягнувши дна передньої кишки, поперечна перегородка фактично завершує розділення целома на дві частини. Це розділення, проте,

неповне; на кожному боці кишки дорсальніше перегородки верхня і нижня целомічні порожнини продовжують сполучатися. Ці ділянки целома утворюють короткі канали, названі плевральними каналами, які сполучають грудну порожнину целома (перикардіальну порожнину) з перитонеальною порожниною целома. Спочатку плевральні канали порівняно невеликі, але в міру вростання в них легеневих бруньок, вони значно збільшуються в розмірах і стають третім головним компонентом целома – *плевральними порожнинами*. Плевральні канали частково обмежені двома парними складками тканини – плевроперикардіальною і плевроперитонеальною. *Плевроперикардіальні складки* виникають з дорсолатеральних стінок тіла в тому місці, де загальні кардинальні вени випинаються з целома і, зміщуючись до середньої лінії, впадають у венозний синус серця. З часом ці складки повністю відокремлюють передні відділи плевральних каналів від перикардіальної порожнини. Ззаду плевральні канали обмежені *плевроперитонеальними складками*, які виступають із стінки тіла, позначаючи місця відділення плевральних каналів від перитонеального целома. Формування плевральних порожнин дефінітивів і їх відділення від перикардіальної і перитонеальної порожнин відбувається в результаті збільшення розмірів легенів і "запечатування" обох кінців плевральних каналів плевроперикардіальними і плевроперитонеальними складками. Ранні бруньки легенів вростають у мезенхіму в каудальному і вентральному напрямах вентральніше стравоходу. У результаті такого росту вони випинаються в плевральні канали. У міру росту легені розширюються в дорсальному, вентральному і латеральному напрямах, зміщуючи мезенхіму. У результаті

цього розміри плевральних каналів сильно збільшуються і вони тепер частково оточують перикардіальну порожнину і розповсю джуються також дещо дорсальніше стравоходу. У процессі розвитку легенів передні частини плевральних каналів відділяються від порожнини перикарда плевропери-кардіальними складками. Нагадаємо, що плевроперикардіальні складки є виступами мезенхімної тканини, що оточує загальні кардинальні вени в тому місці, де вони сходяться до серця. Розширення легенів у латеральних напрямах, зсув кардинальних вен до середньої линії і опускання серця в його положення дефінітиву призводить до того, що плевроперикардіальні складки сходяться і зливаються одна з іншою, утворюючи дорсальну перегородку між легенями і серцем. Тим часом плевроперитонеальні складки, що сходяться від стінок тіла в напрямку до поперечної перегородки, завершують відділення задніх кінців плевральних каналів від перитонеальної порожнини. Дорсальна брижа виявляється затиснутою між поперечною перегородкою і плевроперитонеальними складками. Злиття цих структур завершує формування діафрагми. Пізніше периферичні ділянки діафрагми (особливо дорсолатеральні) заселяються мезенхімними клітинами, що мігрують із стінок тіла. Ці мезенхімні клітини дають початок крайовим м’язам діафрагми.

Розвиток діафрагми. Хоча плевральні порожнини відокремлені від порожнини осердя, вони сполучаються з черевною порожниною, оскільки діафрагма ще не сформована. У подальшому розвитку каудальні частини плевральних порожнин починають відмежовуватися від черевної порожнини *плевроочеревинними складками*, що мають форму півмісяців. Ці складки виступають у каудальні

відділи перикардіально-очеревинних каналів, а згодом поширюються в медіальному та вентральному напрямках. На 7-му тижні вони зливаються з брижею стравоходу та поперечною перегородкою. Таким чином, плевроочеревинні перетинки відмежовують грудну і черевну частини порожнини тіла. Подальше поширення плевральних порожнин відбувається за рахунок мезенхіми стінки тіла, тобто за рахунок нарощування плевроочеревинних перетинок з периферії. Міобласти стінки тулуба вростають у цю перетинку і, таким чином, формують м'язову частину діафрагми.

Отже, діафрагма розвивається з наступних структур: поперечної перегородки, що утворює сухожильний центр діафрагми; двох плевроочеревинних перетинок; м'язових елементів, що походять із латеральних та дорсальної стінок тіла; брижі стравоходу, в якій розвиваються ніжки діафрагми. Первинно поперечна перегородка розміщена на рівні шийних сомітів і в неї вростають нервові гілки 3, 4 і 5-го шийних сегментів спинного мозку. Ці діафрагмальні нерви проникають у перегородку крізь плевроперикардіальну складку. Цим пояснюється той факт, що під час росту легенів і опускання перегородки діафрагмальні нерви на шляху до діафрагми йдуть у товщі волокнистого осердя. Хоча упродовж четвертого тижня поперечна перегородка розміщується на рівні шийних сегментів, проте вже на шостому тижні діафрагма, що розвивається, опиняється на рівні грудних сомітів. Опускання діафрагми, найімовірніше, зумовлюється більш інтенсивним ростом дорсальної частини зародка (хребетний стовп) порівняно з вентральною. На початку 3-го місяця розвитку дорсальні пучки діафрагми опиняються на рівні першого

поперекового хребця. Діафрагмальні нерви забезпечують як рухову, так і чутливу іннервацію діафрагми. Оскільки периферична частина діафрагми походить із мезенхіми стінок грудної порожнини, вважають, що в чутливій іннервації периферичної частини діафрагми беруть участь нижні міжреберні нерви.

2.8. Розвиток травної системи

Первинна кишка розвивається із зародкової, або кишкової ентодерми, що представляє на ранніх етапах розвитку склепіння жовткового мішка. Під час формування тіла зародка (після 20-го дня утробного розвитку) і відмежування його від позазародкових елементів кишкова ентодерма згортається в трубку (первинна кишка), що замкнута в передньому і задньому відділах і сполучається з жовтковим мішком. На 4-му тижні внутрішньо-утробного життя первинна кишка, що розвивається з ентодерми, розташовується попереду хорди. Надалі з цієї ентодерми утворюються епітелій травної трубки (за винятком частини порожнини рота і ділянки відхідникового отвору), а також дрібні і великі травні залози (шлункові, кишкові, печінка, підшлункова залоза). Решта шарів травної трубки (слизова оболонка, підслизова основа, м’язова і сполучнотканинна оболонки) диференціюється із спланхноплеври (вісцероплеври) внутрішньої (медіальної) пластинки несегментованої частини мезодерми, яка прилягає до первинної кишки. У головному і каудальному відділах ембріона первинна кишка закінчується сліпо.

Наприкінці 1-го місяця утробного розвитку на головному кінці ембріона з'являється заглиблення ектодерми – ротова бухта (ямка), а на каудальному кінці – задньопрохідна, анальна бухта (ямка). Ротова бухта,

заглиблюючись, доходить до переднього замкнутого кінця первинної кишки. Між порожниною первинної кишки і ротовою бухтою утворюється двошарова глоткова перетинка (мембрана), що складається із зовнішнього ектодермального і внутрішнього ентодермального шарів. Незабаром (на 4 – 5-му тижні) глоткова перетинка проривається і порожнина ротової бухти з'єднується з порожниною первинної кишки. Анальна бухта відділяється від порожнини первинної кишки задньопрохідною перетинкою (мембраною), утвореною, подібно до глоткової мембрани, з ектодермального шару анальної бухти і ентодермального шару первинної кишки. Прорив відхідникової перетинки на 5-му тижні розвитку призводить до формування каудального отвору первинної кишки. Таким чином, первинна кишка ембріона стає відкритою з двох боків. У ній виділяють **головну** (**глоткову**) і **тулубову** кишки, межею між якими є ентодермальне випинання первинної кишки – майбутня епітеліальна вистілка трахеї і бронхів. У тулубової кишки у свою чергу виділяють *передній*, *середній* і *задній відділи*. Ротова бухта вистелена епітелієм ектодермального походження, з неї утворюється частина порожнини рота. З **глоткової кишки**, яку вистилає епітелій ентодермального походження, утворюються *глибокі відділи порожнини рота* і *глотки*. **Передній відділ тулубової кишки** йде на формування *стравоходу*, *шлунка* і *ампулярної частини дванадцятипалої кишки*. **Середня кишка** дає початок *тонкій* (окрім *pars ampularis duodeni*) і *початковому відділу товстої кишки* (сліпа кишка, висхідна і поперечна ободові), *печінці* і *підшлунковій залозі*, а із **задньої кишки** утворюється *кінцевий відділ товстої кишки* (низхідна, сигмоподібна ободові і пряма кишка). Сомато- і вісцероплевра утворюють очеревину. Кишкова трубка, швидко подовжуючись, утворює петлеподібні вигини, що все більш ускладнюються. Стінка її спочатку представлена

ентодермою і прилеглим до неї вісцеральним листком спланхнотомів. Пізніше між ними з'являється мезенхіма, клітини виселяються з вісцерального листка спланхнотомів і, посилено розмножуючись, швидко утворюють основну товщу кишкової стінки. Ектодермальний листок дає початок кишковому епітелію і його залозистим похідним (залози шлунка і кишечнику, печінка, підшлункова залоза). У мезенхімі розвивається сполучна тканина із судинами і гладенька мускулатура. Епітеліальний вісцеральний листок спланхнотома стає мезотелієм серозної оболонки. Спочатку кишкова трубка має однорідну будову по всій довжині. Пізніше намічається розширена ділянка з потовщеною стінкою – зародок шлунка. Залози шлунка і крипти кишечнику виникають шляхом множинних вростань (вп'ячувань) епітелію в мезенхіму з подальшим відповідним диференціюванням клітин, ворсинок кишечнику – шляхом випинань епітелію і мезенхіми, що підстилає його, у просвіт кишки. Ворсинки утворюються не тільки в тонкій кишці, але і в товстій, проте тут вони пізніше згла джуються і зникають. Спланхнотоми правого і лівого боків тіла, зближуючись над і під кишковою трубкою, утворюють **брижі** – *спинну* (по всій довжині кишкової трубки) і *черевну* (тільки в ділянці шлунка і передньої частини дванадцятипалої кишки). Кишкова трубка виявляється підвішена на спинній брижі, яка через велику довжину кишки і малу протяжність лінії прикріплення до стінки тіла утворює віялоподібні складки, за що і отримала назву брижі. Через дорсальний мезентерій відбувається вростання нервових волокон і вселення нейробластів у стінку кишкової трубки. У вентральному езентерії (брижі) відбувається формування печінки і підшлункової залози, що виникають шляхом випинань ентодермального епітелію в мезенхіму.

В ембріона наприкінці 1-го місяця розвитку тулубова кишка прикріплена до передньої і задньої стінок дорсальною

і вентральною брижами. Вентральна брижа рано зникає і залишається тільки на рівні зачатка шлунка і дванадцятипалої кишки. На 2-му місяці ембріонального розвитку розширення первинної кишки, що з'явилося на 4-му тижні і відповідне майбутньому шлунка, продовжує збільшуватися в розмірах, стає веретеноподібним. Посилений ріст у довжину решти частини кишкової трубки призводить до формування кишкової петлі, опуклим боком оберненим наперед і донизу. У кишковій петлі розрізняють два коліна: низхідне і висхідне. Одночасно із ростом кишки і шлунка відбувається їх поворот у черевній порожнині. У результаті посиленого росту дорсальної частини шлункового розширення шлунок набуває ретроподібної форми. У нього формуються велика кривина на місці дорсальної частини і мала кривина в ділянці вентральної його стінки. Одночасно з ростом відбувається поворот шлунка вправо таким чином, що його ліва поверхня стає передньою, а права – задньою. Дорсальна опукла частина шлунка (майбутня велика кривина) направлена вниз і вліво, а увігнута передня частина (майбутня мала кривина) – вгору і вправо. Таке обертання шлунка викликає скручування вправо кінцевого відділу стравоходу. Разом із поворотом шлунка відбувається зміна положення його дорсальної і вентральної бриж. Дорсальна брижа в результаті повороту шлунка із сагітального положення переходить у поперечне. Посилений її ріст призводить до подовження вліво і донизу, поступового виходу дорсальної брижі з-під великої кривини шлунка і утворенню випинання (великий чепець). Одночасно з поворотом шлунка на висхідному коліні кишки, поряд з вершиною петлі, утворюється невелике випинання – це майбутня сліпа кишка. Початковий відділ низхідного коліна кишки трансформується надалі у

дванадцятипалу кишку, а решта відділу – у брижову частину тонкої кишки. Початкова частина висхідного коліна йде на формування кінцевого відділу тонкої кишки, а решта частини – на утворення сліпої, висхідної і поперечної ободових. Ріст шлунка, що продовжується, призводить до опускання його великої кривини, і підшлункова залоза виявляється розташованою позаду шлунка. Посилено продовжує рости і випинання дорсальної брижі шлунка (великий чепець). При цьому задня частина дорсальної брижі продовжується на задню стінку черевної порожнини у вигляді парієтальної очеревини, а передня частина, що йде від великої кривини шлунка, вільно опускається вниз між передньою стінкою черевної порожнини спереду і петлями кишки ззаду. Упродовж 2 – 3 місяців утробного розвитку задня кишка переміщається із серединної площини вліво і вгору попереду кишкової петлі, а сама кишкова петля здійснює поворот за годинниковою стрілкою (вправо) на 180°. У результаті такого повороту зародок сліпої кишки зміщується в праве верхнє положення, а верхнє коліно кишкової петлі йде вниз позаду задньої кишки. Подальший ріст усіх відділів кишкової петлі призводить до того, що в другій половині утробного розвитку зачаток сліпої кишки опускається вниз і вправо в праву клубову ямку, кишкова петля повертається вправо ще на 90° (всього на 270°). Значне подовження низхідного коліна кишки призводить до формування чисельних петель тонкої кишки, які ще більше зміщують догори поперечну ободову (товсту) кишку. Таким чином, у результаті цього повороту висхідна ободова кишка, що утворюється з висхідного коліна, розташовується справа, прилягаючи до задньої стінки черевної порожнини, а поперечна ободова кишка займає поперечне положення.

Між ними утворюється правий (печінковий) вигин ободової кишки. Внаслідок такого розташування висхідної і низхідної ободової кишок, очеревина, що вкриває поверхню, яка прилягає до задньої стінки черевної порожнини, резорбується, і вони виявляються вкритими очеревиною з трьох боків (мезоперитонеально). У цей же період верхній відділ задньої кишки, що перемістився вліво, утворює низхідну ободову кишку, що приростає до задньої стінки черевної порожнини і лівої її частини. Між поперечною ободовою кишкою і початковою частиною задньої кишки (низхідна ободова кишка) утворюється лівий (селезінковий) вигин ободової кишки. Дорсальна брижа задньої кишки також приростає до задньої стінки черевної порожнини, за винятком тієї її частини, яка належить сигмоподібній кишці і приростає неповністю. У сигмоподібної кишки її брижа зберігається, проте вона зміщується ліворуч від серединної лінії. Зміна положення ділянки кишкової петлі, з якої розвивається поперечна ободова кишка, також призводить до зміни положення її брижі: із сагітального вона переходить у поперечне положення, відповідно до розташування поперечної ободової кишки. Змінюється також положення брижі тонкої кишки: із сагітального воно стає косим. Випинання дорсальної брижі шлунка – великий чепець – розташовується попереду попереної ободової кишки і петель тонкої кишки. Задня стінка його у верхньому відділі зростається з поперечною ободовою кишкою і її брижею. Порожнина позаду шлунка перетворюється на чепцеву сумку. Проміжок між листками великого чепця нижче за рівень поперечної ободової кишки після народження зазвичай заростає.

Зачаток печінки має спочатку вигляд жолобоподібного випинання потовщеного ентодермального епітелію кишкової трубки. Передня частина цього випинання (*pars hepatica*), сильно розростаючись, утворює паренхіму печінки, задня (*pars cystica*) – жовчний міхур та жовчну протоку. Випинання епітелію кишки, відшаровуючись від кишкової стінки, утворює *ductus choledochus*, що відкривається в порожнину кишки. У нього, у свою чергу, відкриваються печінкова і жовчноміхурова протоки. Зачаток печінкової паренхіми набуває вигляд системи тяжів, що діляться, між якими розгалужуються судини. Лише на значно пізніших стадіях формуються часточки печінки, а епітеліальні тяжі набувають впорядкованого розташування у вигляді печінкових балок.

Підшлункова залоза утворюється з одного непарного дорсального зачатка і з двох парних вентральних. Перший відкривається в порожнину кишки первинною *санториновою протокою* (на дорсальній стінці кишки напроти отвору *ductus choledochus*), другі – загальною *вірсунговою протокою* (поряд з отвором *ductus choledochus*). Пізніше в результаті обертань кишечнику при його рості й нерівномірному рості кишкової стінки обидва зачатки (дорсальний і парний вентральний) зближуються і зливаються, а санторинова протока облітерується. Як екзокринна, так і ендокринна (острівкова) частини підшлункової залози мають загальне походження зі всіх трьох зачатків органа.

2.9. Розвиток органів дихання

Дихальні шляхи розвиваються з двох зачатків: ентодермального і мезодермального. Ентодермальнй зачаток трахеї і бронхів єдиний і його розвиток знаходиться у тісному зв'язку з формуванням травного тракту. Зачаток

дихальних шляхів з'являєтьсяна 3-му тижні ембріонального розвитку у вигляді випинання епітелію вентральної поверхні глоткової кишки. З неї формується трубка, каудальній кінець якої йде на формування трахеї і головних бронхів, а також їх епітелію. З мезенхіми на 8-му тижні утробного розвитку утворюються хрящі, сполучна тканина, м'язи, судини. Наприкінці 4-го місяця починається зачаток слизових залоз і поява еластичних волокон. Таким чином, до кінця 5-го місяця ембріонального розвитку усі основні елементи трахеї і головних бронхів майже сформовані. Проте їх диференціювання і ріст продовжуються як утробно, так і після народження. На 4-му тижні каудальний полюс легеневого зачатка розділяється за допомогою подовжньої борозни на праву і ліву легеневу нирки. На 5-му тижні на кожному із зачатків з'являються кулясті виступи, аналоги майбутнім часткам легені; на зачатку правої легені їх три, а на лівому – два. На кінцях цих виступів утворюються нові випинання, а на останніх – ще нові, так що картина нагадує розвиток альвеолярної залози. Таким чином, на 6-му місяці формується бронхіальне дерево, на кінцях розгалужень якого утворюються ацинуси з альвеолами. Кожен зачаток легені закутує мезенхіма, яка проникає між частинами, що формуються, утворюючи сполучну тканину, гладенькі м'язи і хрящові пластинки в бронхах. Епітелій слизової оболонки і залоз походить з *ентодерми*.

Парієтальна і вісцеральна плевра мають різні джерела походження. Парієтальна плевра формується з плевроперикардіальних складок, прилеглих ззовні до зачатка легені, що розвивається, по обох боках від дорсолатеральних стінок тіла. На 4-му тижні утробного розвитку відбувається розділення целома на парні плевральні порожнини. На 6-му тижні в ембріона плевральні порожнини стають ізольованими від

перитонеальних порожнин. Формування вісцеральної плеври пов'язане з розвитком легенів. Ентодермальні зачатки, відповідні паренхіматозній частині бронхів і легенів, починають розвиватися з маси мезенхіми, що оточує їх; з боків її знаходиться мезодерма. У процесі росту легеневі зачатки просуваються латерально в обидва боки целома і дорсально по відношенню до серця.

2.10. Розвиток сечовидільної системи

У розвитку сечостатевого апарату в зародка людини знаходить особливо яскраве віддзеркалення процес філогенезу цього апарату органів у ряду хребетних. Тому для розуміння складних перебудов зародкової системи виділення в людини необхідно спочатку коротко зупинитися на розвитку органів виділення у філогенезі тваринного світу.

Найбільш примітивні багатоклітинні тварини (губки, кишковопорожнинні), позбавлені спеціальних органів виділень; у них кожна клітина тіла має можливість виводити продукти обміну в зовнішнє середовище (воду). У нижчих червів (наприклад, плоских) поширені найбільш примітивні органи виділення – **протонефридії**, сильно розгалужені в тканинах тіла трубочки, що відкриваються на поверхні шкіри порами виділень. Зазвичай, буває одна пара протонефридіїв на все тіло черв’яка навіть у сегментованих форм (стрічкові черви); інакше кажучи, протонефридії *не мають сегментарного характеру*. Їх розгалуження закінчуються в тканинах сліпо замкнутими кінцями, причому кожен з цих кінців утворений частіше всього однією великою клітиною – соленоцитом, забезпеченим пучком довгих джгутиків ("*миготливе полум'я*"), коливальні рухи яких забезпечують рух рідини у бік

вивідного отвору. Відсутність кровоносної системи, яка у вищезгаданих тварин забирає продукти обміну з тканин і несе їх до нирок, у плоских червів компенсується сильною розгалуженістю протонефридних трубочок, що проникають у всі ділянки тіла.

У вищих – кільчастих червів (дощовий черв'як та ін.), у яких з'являються вторинна порожнина тіла (целом) і кровоносна система, органами виділення є **метанефридії**, або целомодукти – метамерні формування, наявні в багатьох сегментах тіла (у кількості по парі на сегмент). Метанефридії відкриваються одним лійкоподібно розширеним кінцем у целом, а іншим – на поверхні шкіри (пори виділень). Лійка по краях має вії, які мерехтячи, гонять потік рідини з целомічної порожнини через метанефридії назовні, в зовнішнє середовище. Метанефридні канальці, що мають зазвичай звивистий хід, обплетені кровоносними судинами. При протіканні рідини по канальцях із них у кров всмоктується деяка кількість води, завдяки чому відбувається згущення екскретів, що виводяться з організму. У тих сегментах тіла, де в стінці целома розвиваються статеві клітини, нефридії служать також і для виведення назовні статевих клітин. Метанефридії є прототипом органів виділення хребетних. Ниркові канальці хребетних є сильно видозміненими метанефридними трубочками.

У філогенезі хребетних відбулася послідовна зміна трьох форм органів виділень: **переднирки** (*pronephros*), **первинні нирки** (*mesonephros*) і **вторинні нирки** (*metanephros*). Три форми органів виділень змінюють одна одну і при розвитку зародка вищих хребетних і людини. **Переднирки**, мабуть, функціонували у вимерлих предків хребетних у їх дорослому віці. Із сучасних хребетних у

дорослому віці забезпечені передниркаами лише деякі найбільш примітивні форми (міксини з круглоротих, деякі нижчі риби). У більшості нижчих хребетних (риби, амфібії) передниркі функціонують лише в зародковому або личинковому станах, а в дорослих форм заміщається первинними нирками. Характерними рисами переднирок є:

● локалізація в ділянці найбільш краніальних сегментів тіла, наприклад, у селахій вже починаючи з третього і четвертого сегментів (звідси інша її назва – головна нирка);

● мала кількість сегментів, в яких є канальці (від 2 до 4);

● наявність канальців переднирок в кількості лише однієї пари на кожен із цих сегментів;

● наявність широкої миготливої лійки, що відкривається в целом, і відсутність безпосереднього функціонального зв'язку з кровоносною системою.

Канальці переднирок відкриваються, на відміну від метанефридіїв кільчастих червів, не безпосередньо на поверхню шкіри, а в загальний (парний) канал (або протоку) передниркі, який тягнеться до заднього кінця тіла і тут відкривається в клоаку, тобто в задній відділ кишечнику (клоакою називають задній відділ кишечнику в тому випадку, якщо в нього відкриваються отвори органів виділень і статевих шляхів). Таким чином, продукти обміну, що збираються кров'ю зі всіх тканин і органів тіла, надходять з кровоносних судин, створюючи біля певних ділянок стінки целома судинні клубки (*гломуси*), у вторинну порожнину тіла. Звідси через канальці переднирок вони надходять у клоаку і виводяться в зовнішнє середовище. У тварин із функціонуючими передниркаами (наприклад, зародків риб, личинок амфібій) їх канальці виникають таким чином: нефротоми декількох (два – чотири) найбільш краніальних сегментів тіла стають порожнистими і витягуються у вигляді

канальців. При цьому дорсальні, сліпо замкнуті кінці кожної пари канальців відділяються від сомітів, завертають назад і ростуть каудально, зростаючись з такими ж заломленими назад кінцями наступних за ними пар канальців. У результаті такого зрощення дорсальних кінців двох – чотирьох передніх пар нефротомів виникає пара довгих каналів – проток переднирок, які продовжують рости в каудальному напрямі своїми сліпими кінцями до клоаки, в яку потім і відкриваються. Вентральні ж кінці цих пар нефротомів зберігають зв'язок із спланхнотомами. Їх порожнини відкриваються в целом отворами. Пізніше, у міру росту канальців переднирок, їх вентральні кінці розширюються у вигляді лійок, краї яких утворені клітинами з довгими миготливими віями.

Первинні нирки (*або вольфове тіло*), що є дефінітивним органом виділення у переважної більшості нижчих хребетних, – значно складніший орган. Характерними її рисами є наступні:

● локалізація в ділянці тулубових сегментів (звідси інша її назва – тулубові нирки);

● велика кількість (десятки) сегментів тіла, в яких є канальці, а також галуження канальців (завдяки чому на кожен сегмент може доводитися не по парі, а по декілька, іноді багато пар канальців).

Істотною відмінністю первинних нирок від переднирок є встановлення безпосереднього зв'язку її канальців (що виникають спочатку тим же способом, що і канальці переднирок) з кровоносною системою. Від канальців первинних нирок відходять порожнисті вирости, що закінчуються сліпими розширеннями. Сліпі кінці цих розширень вп’ячуються (на зразок гаструли ланцетника або на зразок очного келиха), і у виниклі вп’ячування вростають

гілочки аорти (приносні артерії), формуючи капілярні клубочки. З крові, принесеної цими судинами, продукти азотистого обміну фільтруються крізь ендотелій капілярів і епітелій кінцевих капсул у порожнину канальців первинних нирок. Канальці первинних нирок відкриваються в спеціальну пару довгих каналів – канали первинних нирок, або вольфові канали, які прямують до заднього кінця тіла і тут впадають у клоаку. Це ті ж канали, в які спочатку відкривалися канальці переднирок. У найбільш примітивних із нижчих хребетних, наприклад у акул, канальці, разом із капсулами і кровоносними клубочками, зберігають також і лійки, що відкриваються у целом. У більшості ж риб і в амфібій лійки, виникаючи в процесі формування канальців, потім зникають, і канальці первинних нирок втрачають безпосередній зв’язок із целомом. Отже, на відміну від канальців переднирок, у даному випадку продукти обміну надходять в органи виділень не з вторинної порожнини тіла, а безпосередньо з крові, що є значним удосконаленням функції виділення.

У вищих хребетних переднирки закладаються у вигляді рудимента. Функціонуючим органом виділення в зародковому житті є первинні нирки, а в другій половині ембріонального розвитку редукуються й останні, і на зміну їй утворюються нові, **вторинні нирки**, яка і є кінцевими нирками в дорослих *amniota*. Характерними рисами вторинних нирок є:

● локалізація в найбільш каудальних сегментах тулуба (звідси інша їх назва – тазові нирки);

● величезна кількість канальців і відповідно кровоносних клубочків (отже, ще тісніший зв'язок із кровоносною системою);

● відсутність сегментарності як у розвитку і будові ниркової паренхіми, так і в кровопостачанні (одна пара ниркових артерій).

Сечовивідними шляхами вторинних нирок є сечоводи, що відкриваються в одних форм у клоаку, в інших у сечовий міхур, що розвивається як випинання клоаки (що є у вищих хребетних похідним проксимальної частини алантоїса).

Переходячи до розвитку нирок в людини, необхідно нагадати, що матеріалом для формування ниркових канальців служать у зародка спеціальні зачатки – **сегментні ніжки**, або **нефротоми**. У вищих хребетних вони спочатку є щільними формуваннями. У передніх і середніх сегментах тіла матеріал нефротомів сегментується. Через відставання диференціювання задніх сегментів тіла порівняно з передніми розміри нефротомів дозаду все менші і розташовуються вони все більш тісно, а найбільш каудально маса мезодерми залишається навіть зовсім несегментованою і утворює з кожного боку тіла так званий **метанефрогенний тяж**.

Переднирки у ссавців і людини, як сказано, закладаються у вигляді рудиментарних утворень. Сегментні канальці залишаються сильно недорозвиненими, не утворюють лійок і не вступають у зв'язок із целомом. Не формуються і кровоносні клубки (гломуси). Такі рудиментарні переднирки, зрозуміло, не можуть нести функції виділення і незабаром абсолютно редукуються.

Первинні нирки розвиваються з безліч тулубових нефротомів, причому, на відміну від первинної нирки акулових риб, її канальці не утворюють лійок і не вступають у зв'язок із целомом. Канальці первинних нирок діляться, і на їх кінцях, що сліпо закінчуються в мезенхімі, утворюються капсули з вростаючими в них судинними клубочками.

Первинні нирки, як і переднирки, розвиваються у вигляді строгого метамерного утворення, проте після того, як у кожному сегменті тіла її канальці, гілкуючись, дають початок багатьом канальцям (і відповідно, мальпігієвим тільцям), первинні нирки стають вельми об'ємними утвореннями, канальці сусідніх сегментів переплітаються один з одним і метамерна будова значною мірою згладжується. Вона залишається повністю вираженою лише в сегментарному характері кровопостачання первинних нирок, оскільки в кожному сегменті до первинних нирок відходить від аорти по парі артеріальних гілочок. Відвідні судини клубочків так само сегментарно впадають у кардинальну вену.

Якщо спочатку переднирки і первинні нирки мають загальну протоку (**вольфів канал**, або протоку), то потім цей канал підрозділяється на два, з яких один відноситься до переднирок, а інший – до первинних нирок. При цьому в нижчих хребетних, наприклад у акул, в яких переднирки в зародковому періоді є функціонуючим органом, канал переднирок відщеплює від себе канал первинних нирок, який коротший першого, оскільки починається не в найбільш краніальних сегментах. Це відщеплення відбувається шляхом поздовжньої перетяжки і подальшого відшарування, що йде поступово в напрямі спереду назад. Канал, що відноситься тільки до переднирок, з моменту відособлення від нього каналу первинних нирок, отримує назву **мюллерового каналу**. Канал первинних нирок зберігає назву вольфового каналу. Інакше кажучи, на ранніх стадіях розвитку назва "вольфів канал" відноситься до загальної протоки переднирок і первинних нирок, а на пізніших вона відноситься тільки до каналу первинних нирок, тоді як каналу переднирок, хоча він і виник раніше

нього, дають нову назву мюллерового каналу. У зародків і личинок нижчих хребетних канальці переднирок відкриваються (після відособлення вольфової протоки) саме в мюллерів канал.

Що стосується вищих хребетних, зокрема ссавців і людини, то тут рудиментарні канальці переднирок не утворюють ніякої протоки. Вольфів канал, що утворюєтья, є протокою тільки первинних нирок. Пізніше від його стінки поступово в напрямі спереду назад відщеплюється щільний клітинний тяж, який потім набуває просвіту і стає мюллеровим каналом. Інакше кажучи, тут канал, відповідний протоці переднирок (хоча і не вступаючи у зв'язок з їх канальцями), виникає шляхом відщеплення від філогенетично пізнішого утворення – каналу первинної нирки. Такі зворотні, порівняно з селахіями, відносини пояснюються саме тим, що переднирки зредуковані і тому їх протока виникає із запізненням. Вольфові і мюллерові протоки відкриваються в клоаку незалежно одна від одної, окремими отворами. При цьому права і ліва вольфові протоки мають кожна свій отвір, тоді як права і ліва мюллерові протоки у зародків вищих хребетних недалеко від місця впадіння в клоаку зливаються в один непарний канал, який і відкривається в клоаку відповідно одним непарним отвором. Оскільки мюллерів канал позбавлений зв'язку з нирковими канальцями, він починається на передньому своєму кінці сліпим розширенням.

Вторинні, або кінцеві, **нирки** починають формуватися в зародка людини з матеріалу метанефрогенних тяжів, що є несегментованою масою нефротомів декількох каудальних сегментів тулуба. У цій масі так званої "**метанефрогенної тканини**" (що представляє не тканину, а мало диференційований зачатковий клітинний матеріал)

диференціюються ниркові канальці спочатку у вигляді щільних тяжів, в яких пізніше з'являється просвіт. Розширені сліпі кінці канальців вступають у контакт із вростаючими в метанефрогенні тяжі розгалуженнями ниркових артерій, і так виникають **мальпігієві тільця**. Протилежні кінці канальців з'єднуються з виростами ниркової миски, яка утворюється таким чином. Від обох вольфових проток недалеко від місця їх впадіння в клоаку виникають поодинокі сліпі вирости, які ростуть у напрямі до зачатків вторинних нирок і вростають у них. Ці вирости стають сечоводами, а їх розширені кінці, що вросли в метанефрогенний зачаток, стають мисками. Диференціювання ниркових канальців з "метанефрогенної тканини" йде в напрямі від ділянок, найближчих до мисок, до поверхневих шарів метанефрогенних зачатків. У поверхневих шарах навіть довгий час після народження залишається малодиференційований метанефрогенний клітинний матеріал, з якого продовжують диференціюватися нові сечові канальці.

2.11. Розвиток статевої системи

РОЗВИТОК ВНУТРІШНІХ СТАТЕВИХ ОРГАНІВ

Первинні нирки (вольфові тіла мезодермального походження) у зародка до 2-го місяця розвитку стають вельми об'ємними формуваннями і, вип'ячуючи целомічну стінку, сильно впинаються до вторинної порожнини тіла. На медіальних сторонах вольфових тіл виникають зачатки гонад у вигляді валиків овальної форми, названих **статевими складками**. Спочатку ці зачатки є **індиферентними**, тобто ні за зовнішньою формою, ні на гістологічних зрізах не можна відрізнити яєчники від сім'яників. Первинні статеві клітини мігрують у зачатки

гонад із жовткового мішка і проникають у целомічний епітелій, що покриває зародок гонади (вірніше, що входить до складу цього зачатка) і іменований **зародковим епітелієм**. Розмножуючись у складі зародкового епітелію, первинні статеві клітини стають дрібнішими і подібними до його клітин. Зародковий епітелій вростає тяжами в мезенхіму (*заглиблене вростання*), причому у складі цих тяжів містяться як нащадки первинних статевих клітин, так і клітини целомічного походження. Пізніше (кінець 2-го місяця утробного розвитку) починається гістологічно виражене статеве диференціювання зачатків гонад. У разі розвитку зародка чоловічої статі, епітеліальні тяжі, подовжуючись і звиваючись, перетворюються на звиті сім'яні канальці. Статеві елементи в них стають сперматогоніями, а клітини целомічного походження утворюють *сертоліїв синцитій*. У разі розвитку зародка жіночої статі, ділянки епітеліальних тяжів у глибоких частинах гонади (*майбутній мозковій речовині яєчника*) редукуються, а в периферичних частинах (*кіркова речовина*) розбиваються вростаючою в них мезенхімою на купки клітин – *яйцеродні клубочки*. У кожному яйцеродному клубочку міститься по декілька нащадків первинних статевих клітин, що стали тепер оогоніями, і багато клітин целомічного походження, що стають фолікулярними клітинами. Вростаюча мезенхіма розділяє яйцеродні кулі на дрібніші формування – премордіальні фолікули, що містять по одному оогонію, оточеному одним шаром фолікулярних клітин. Части на целомічних клітин розсіюється в мезенхімі і бере участь разом з її клітинами у формуванні сполучнотканинної строми кіркової речовини яєчника і сполучнотканинних шарів фолікулів, *theca folliculi*.

Паралельно із статевою диференціацією гонад, решта частин зачатків сечостатевої системи починає розвиватися в різних напрямах зародків чоловічої і жіночої статі. До кінця 2-го місяця утробного розвитку людини індиферентний зачаток сечостатевої системи має наступну будову. Найбільш краніальне положення серед всіх інших органів сечостатевої системи займає вторинна нирка. Це пояснюється тим, що в процесі росту зародка збільшуються як розміри задньої частини тулуба в цілому, так і розміри вторинної нирки, тоді як первинна нирка, припиняючи ріст і, будучи прикріплена до очеревини пахової ділянки, робиться відносно меншою і залишається на колишній (що стала відносно меншою) відстані від заднього кінця тіла. Тому, якщо спочатку вторинна нирка знаходилася каудальніше первинної нирки і була меншою її за розмірами, то тепер спостерігаються протилежні відносини: первинна нирка виявляється каудальніше вторинної і все більшою мірою відстає від неї в рості. З медіальних боків до вольфових тіл прилягають гонади, у яких мікроскопічно вже можна визначити стать. Від вольфових тіл йдуть мезонефральні протоки (вольфові канали), а поряд із ними – парамезонефричні протоки (мюллерові канали); всі вони прямують до заднього кінця тіла зародка. До того часу клоака перегороджується фронтальною перегородкою, вростаючою в її просвіт з боку бічних стінок, на два відділи (поверхи) – *дорсальний* і *вентральний*. Дорсальний відділ відходить до кишки і стає її ректальним відділом. Вентральний відділ відходить до сечостатевої системи і отримує назву *сечостатевого синуса*. Саме в цей вентральний відділ колишньої клоаки, у сечостатевий синус, і відкриваються вольфові канали (правий і лівий окремо, парою отворів) і мюллерові канали (одним

загальним отвором). Від вентральної стінки сечостатевого синуса відходить алантоїс, проксимальна (тобто найближча до сечостатевого синуса) частина якого пізніше стає сечовим міхуром. Дистальна частина алантоїса, так званий *урахус*, пізніше редукується, а сполучнотканинна частина його стає *пупково-міхуровою зв'язкою* (*ligamentum vesicoumbilicae*). Від каудальних ділянок вольфових проток до вторинних нирок відходять сечоводи. При потовщенні стінки сечостатевого синуса ці каудальні відділи вольфових проток вростають у стінку сечостатевого синуса, внаслідок чого сечоводи впадають сюди ж незалежно від вольфових проток. Далі, через нерівномірний ріст окремих ділянок стінки сечостатевого синуса, отвори сечоводів все більш відсовуються від отворів вольфових і мюллерових каналів і, врешті-решт, виявляються такими, що відкриваються в ту частину алантоїдального випинання сечостатевого синуса, яке стає сечовим міхуром.

При розвитку зародка *жіночої статі* вольфове тіло і вольфів канал редукуються. Від канальців вольфового тіла залишаються лише рудиментарні *epoophoron* (залишок краніального кінця первинної нирки) і *paraoophoron* (залишок каудального кінця). Навпаки, мюллерові канали розвиваються прогресивно і беруть участь в утворенні жіночих статевих шляхів. Парні їх відділи стають *яйцепроводами* (матковими, або фаллопієвими, трубами). На передньому кінці формуються лійки, які не є гомологами лійок канальців переднирки. Кінцеві ампули мюллерових каналів нависають над лійками у вигляді рудиментарних утворень. Непарний відділ мюллерових каналів дає початок у більш краніальній своїй частині епітелію матки, а в каудальній – епітелію піхви. На дещо пізніших стадіях розвитку мезодермальний за своїм

походженням одношаровий призматичний епітелій піхви заміщається епітелієм ектодермального походження.

При розвитку зародка *чоловічої статі* мають місце зворотні процеси: редукуються мюллерові канали, тоді як вольфові тіла і вольфові канали перетворяться в сім'явивідні шляхи. Між передніми канальцями вольфового тіла і звивистими сім'яними канальцями встановлюється зв'язок за допомогою особливих гофмановських канальців, створюючих у середостінні яєчок *rete testis* і *tubuli recti*. Таким чином, сліпо замкнуті звивисті канальці яєчок з'єднуються з канальцями первинної нирки і через них – з вольфовою протокою і сечостатевим синусом. Передні 10 – 20 канальців вольфового тіла, з'єднані з сім'яними канальцями, стають *ductuli efferentes testis* і утворюють голівку придатка сім'яника. Решта канальців вольфового тіла редукується і від них зберігається лише незначна частина у вигляді *ductus aberrantes* і сліпих канальців – *paradidymis* у ділянці придатка. Вольфів канал перетворюється на *ductus epididymis*, сім'явиносну протоку (*ductus defferens*) і в сім'явиштовхувальну протоку (*ductus ejaculatorius*).

Від мюллерових каналів залишаються лише рудиментарні залишки: *морганьєва гідатида* (залишок краніального відділу) і іноді *чоловіча матка* (*sinus prostaticus*, або *uterus masculinus*) – залишок каудальних зрощених відділів, що відкривається в простатичну частину сечівника. Фронтальна перегородка, що розділяє клоаку на пряму кишку і сечостатевий синус, доростає в каудальному напрямі до клоачної перетинки і підрозділяє її на вентральну *урогенітальну* і дорсальну *анальну* частини (або пластинки). Місце зрощення цієї уроректальної перегородки з клоачною перетинкою утворює зачаток промежини. В ембріона в процесі розвитку порожнини клоаки за рахунок фронтально врастаючої сечопрямокишкової перегородки вона

ділиться на вентральний відділ – сечостатевий синус і дорсальний відділ прямої кишки. Сечопрямокишкова перегородка розростається в каудальному напрямку, досягає клоачної пластинки, яка потім підрозділяється на передню ділянку – сечостатеву пластинку і задню ділянку – задньопрохідну пластинку. Кожна пластинка самостійно прориваєтся, у результаті чого утворюється отвір заднього проходу і сечостатевий отвір. Навколо цих отворів із вростої в товщу анальної і сечостатевої пластинок мезодерми утворюються м'язові волокна. Спочатку з цих волокон формуються сфінктери, а потім м'яз, що підіймає задній прохід (у ділянці анальної пластинки) та інші м'язи, які становлять основу сечостатевої діафрагми. Анальна перетинка прориваєтся і на її місці утворюється відхідниковий отвір. Урогенітальна пластинка прориваєтся у своїй дорсальній частині, виникає *первинний сечостатевий отвір*. Ще до її прориву навколо неї внаслідок розростання мезенхіми виникає *статевий горбок* і кільцеподібно оточуючий його *статевий валик*. Нижня частина статевого горбка і частина урогенітальної пластинки розділяються борозною на праву і ліву *статеві складки*, між якими і відкриваєтся первинний сечостатевий отвір. Такий спочатку індиферентний зачаток зовнішніх статевих органів, починаючи з 4-го місяця, диференціюється залежно від статі.

РОЗВИТОК ЗОВНІШНІХ СТАТЕВИХ ОРГАНІВ

На 3-му місяці утробного розвитку попереду від клоачної перетинки з мезенхіми виникає статевий горбок. В основі статевого горбка до анального отвору знаходиться сечостатева (уретральна) борозенка, яка обмежена з двох боків статевими складками. По обидва боки від статевого горбка і статевих складок формуються півмісячної форми піднесення шкіри і

підшкірної клітковини – статеві валики. Зазначені утвори представляють індиферентну закладку зовнішніх статевих органів, з яких у подальшому розвиваються зовнішні чоловічі і жіночі статеві органи.

Статеві валики стають більш опуклими, особливо в каудальних відділах, вони зближуються і зростаються вздовж середньої лінії. На місці зрощення статевих валиків виникає шов мошонки, який тягнеться від кореня статевого члена до анального отвору через всю промежину.

Місце закриття (зрощення) уретрального жолоба залишається у вигляді рубчика, названого **швом статевого члена**. Одночасно з формуванням чоловічої уретри над дистальним кінцем статевого члена утворюється крайня плоть. Це пов'язано з розвитком навколо голівки статевого члена складки шкіри.

В ембріонів **чоловічої статі** індиферентні зачатки піддаються складним змінам. Статевий горбок починає швидко рости і подовжуватися, перетворюючись на кавернозні тіла статевого члена. На нижній (каудальній) поверхні статеві складки стають вищими. Вони обмежують сечостатеву (уретральну) щілину, яка перетворюється на жолобок, а потім у результаті зрощення країв жолобка утворюються чоловічий сечівник і губчасте тіло статевого члена.

У процесі росту статевого члена в товщі сечівника сечостатевий отвір з первинного положення біля кореня статевого члена пересувається на дистальний кінець. В ембріонів **жіночої статі** статевий горбок перетвориться в клітор. Статеві складки розростаються і перетворюються на малі статеві губи, що обмежують із боків сечостатеву щілину, яка відкривається в сечостатеву пазуху. Дистальна частина статевої щілини стає ширшою і перетворюється на присінок піхви, куди відкриваються жіночий сечівник і піхва. Отвір піхви до кінця

утробного розвитку стає значно ширшим за отвір сечівника. Статеві валики перетворюються у великі статеві губи, в яких накопичується значна кількість жирової клітковини, потім вони прикривають малі статеві губи (табл. 8).

Таблиця 8

Розвиток чоловічих і жіночих статевих органів (за М. Р. Сапіним, 1996)

Початкова форма		**Чоловіча особа**	**Жіноча особа**
Індиферентна статева залоза		*TESTIS*	*OVARIUM*
Mesonephros	Краніальний відділ	Ductuli efferentes testis, appendix epididymis	Epoophoron
	Каудальний відділ	Paradidymis	Paroophoron
Ductus mesonephricus (протока первинної нирки, вольфова протока)		Ductus epididymis, ductus deferens, vesicula seminalis, ductus ejaculatorius	Ductus epoophori longitudinalis (canalis Gartneri)
Ductus paramesonephricus (парамезонефрична протока, мюллерова протока)		Appendix testis, utriculus prostaticus	Tuba uterina, uterus, vaina
Направляюча зв'язка		Gubernaculbm testis (у ембріогенезі)	Ligamentum ovarii proprium, ligamentum teres uteri
Сечостатева пазуха (синус)		Pars prostatica urethrae	Vestibulum vaginae
Статевий горбок		Corpora cavernosa penis	Clitoris
Статеві складки		Corpus spongiosum penis	Labia minora pudendi
Статеві валики		Scrotum (частково)	Labia majora pudendi

2.12. Розвиток серцево-судинної системи

2.12.1. Розвиток кровоносної системи

Судинна система (як кровоносна, так і лімфатична) є одним із характерних похідних мезенхіми. Порожнина судинного русла є ділянкою або похідною первинної порожнини тіла. Проте разом з цим існує припущення, що судинна система філогенетично виникла як система вторинної порожнини тіла (целома). Відповідно ендотеліальна вистілка судин розглядається як целомічний епітелій, що видозмінився у філогенезі (Н. Р. Хлопін, 1946). Виникнення судинного ендотелію з мезенхіми в ембріогенезі бере початок з особливого судинного зачатка – ангіобласта, клітини якого домішуються до мезенхіми. Перші судини в зародків вищих хребетних з'являються в мезенхімі позазародкових частин – жовтковому мішку, а у вищих приматів і людини – також у хоріоні. У мезенхімному шарі стінки жовткового мішка і хоріона судини виникають у формі щільних клітинних згустків – **кров'яних острівців**, що згодом зливаються в мережу. Периферичні клітини цієї мережі дають початок ендотелію, а глибше розташовані, округляючись, продукують кров'яні клітини. У тілі зародка судини розвиваються у формі трубок, що не містять кров'яних клітин. Лише пізніше, після встановлення зв'язку судин тіла зародка із судинами жовткового мішка, з початком серцебиття і виникнення кровотоку, кров потрапляє із судин жовткового мішка в судини зародка. Первинні еритроцити, що утворюються в першому кровотворному органі зародка (жовтковому мішку) містять ядро і мають порівняно великі розміри. Судини жовткового мішка утворюють так зване **жовткове коло кровообігу**. У багатьох ссавців воно не тільки пов’язує жовтковий мішок із

судинами самого зародка, але на ранніх стадіях розвитку відіграє велику роль у встановленні зв’язку зародка з материнським організмом, оскільки судини жовткового мішка щільно прилягають до трофобласта і беруть участь у газообміні між кров’ю матері й кров’ю зародка. Лише пізніше ця функція переходить до **пупкового** (**алантоїдального**) **кола кровообігу**. У зв'язку з ще більшою редукцією жовткового мішка в людини, порівняно з рептиліями і птахами та з більшістю ссавців, жовткове коло кровообігу в зародка дещо запізнюється у своєму розвитку порівняно з плацентарним (алантоїдальним, або пупковим) колом кровообігу. Жовткове коло кровообігу бере участь у газообміні між кров'ю матері і кров'ю зародка, який з кінця 3-го тижня розвитку забезпечується судинами пупкового (плацентарного) кола кровообігу. Раніше інших судин в тілі зародка утворюються серце, аорта і так звані кардинальні вени.

Серце закладається спочатку у вигляді двох порожнистих трубок, що складаються тільки з ендотелію, і розташовані в шийній ділянці зародка між ентодермою і вісцеральними листками правого і лівого спланхнотомів. Зародок у цей час (на початку 3-го тижня розвитку) має вигляд зародкового щитка і розпластаний над жовтковим мішком, а його кишка ще не відокремилася від жовткового мішка, а є склепінням останнього. У міру відокремлення тіла зародка від позазародкових частин, формування вентрального боку тіла і формування кишкової трубки, парні зачатки серця зближуються один з одним, зміщуються в медіальне положення під передньою частиною кишкової трубки і зливаються. Таким чином, зачаток серця стає непарним, набуваючи форми простої ендотеліальної трубки. Ділянки спланхнотомів, які прилеглі до ендотеліального зачатка серця, дещо потовщуються і

перетворюються на так звані міоепікардіальні **пластинки**. Пізніше за їх рахунок диференціюються волокна серцевого м'яза (міокард) і епікард. Надалі примітивне трубчасте серце зародка, що нагадує трубчасте серце дорослого ланцетника, зазнає складних змін форми, будови і розташування. Задній розширений відділ трубчастого серця (**венозний синус**) приймає в себе венозні судини; передній звужений кінець продовжується в **артеріальну протоку** (*truncus arteriosus*), що дає початок головним артеріальним судинам (аортам). Задній венозний і передній артеріальний відділи серцевої трубки незабаром відділяються один від одного поперечною перетяжкою. Звуженим у цьому місці – просвіт серцевої трубки – є **вушковий канал** (*canalis auricularis*). Серце стає двокамерним (на зразок серця дорослих круглоротих і риб). Внаслідок посиленого росту в довжину, що випереджає ріст навколишніх частин зародка, серце утворює декілька вигинів. Венозний відділ зміщується краніально і охоплює з боків артеріальний конус, а артеріальний відділ, що розростається, зміщується при цьому каудально. Каудальний розширений відділ є зачатком обох шлуночків, вушковий канал відповідає атріовентрикулярним отворам. Краніальний венозний відділ, що охоплює артеріальний конус, є зачатком передсердя. Потім, завдяки утворенню сагітальних перегородок, серце з двокамерного стає чотирикамерним, як це характерно для всіх дорослих вищих хребетних. Вушковий канал розділяється на правий і лівий атріовентрикулярний отвори. Спочатку в суцільній перегородці передсердя з'являється великий отвір – **овальне вікно** (*foramen ovale*), через яке кров із правого передсердя переходить у ліве. Зворотному потоку крові перешкоджає з нижнього краю овального вікна клапан, що

замикає цей отвір з боку лівого передсердя. У перегородці шлуночків на вентральному боці біля вушкового каналу певний термін зберігається отвір (*foramen Panizzae*), який у рептилій існує протягом всього життя. Артеріальна протока розділяється перегородкою на аорту, що виходить із лівого шлуночка, і легеневу артерію, що виходить із правого. Клапани виникають як складки ендокарда.

Серце починає функціонувати надзвичайно рано, ще тоді, коли воно знаходиться в ділянці шиї зародка (на четвертому тижні утробного розвитку). Пізніше, паралельно з описаними процесами його формування, серце зміщується з шийної ділянки вниз у грудну порожнину, зберігаючи симпатичну іннервацію від шийних гангліїв симпатичного стовбура. Водночас, загальна вторинна порожнина тіла зародка розділяється діафрагмою на грудну і очеревинну, а грудна – підрозділяється у свою чергу на перикардіальний і плевральний відділи (табл. 9).

Ще коли серце має форму ендотеліальної трубки, передній кінець його (артеріальна протока) дає початок двом великим судинам – дугам аорти, які, огинаючи з боків передню кишку, переходять на дорсальний бік тіла у вигляді двох спинних аорт, правої і лівої, які в проміжку між кишкою і хордою прямують до заднього кінця тіла зародка. Дещо пізніше обидві парні аорти зливаються в непарні (виникаючи спочатку в середній частині тіла зародка, це злиття потім поступово розповсюджується вперед і назад). Задні кінці спинних аорт безпосередньо продовжуються у пупкові артерії, які вступають в амніотичну ніжку і розгалужуються у ворсинках хоріона. Від кожної з пупкових артерій відходить по гілочці до жовткового мішка – це **жовткові артерії**, які розгалужуються у стінці жовткового мішка, утворюючи тут капілярну мережу. З цієї капілярної

мережі кров збирається у венах стінки жовткового мішка, які об'єднуються у дві **жовткові вени**, що впадають у венозний синус серця. Сюди ж впадають і дві пупкові вени, які несуть у тіло зародка кров, збагачену киснем і поживними речовинами, сприйнятими ворсинками хоріона з крові матері. Пізніше обидві пупкові вени в їх позазародковій частині зливаються в один стовбур. Істотно, що як жовткові, так і пупкові вени, перед своїм впадінням у венозний синус, проходять через печінку, де, розгалужуючись, утворюють ворітну систему (подібно до того, як пізніше, з переходом трофічної функції до кишечникку ворітна система печінки утворюється за рахунок венозних судин останнього). Ця кров змішується у венозному синусі серця з кров'ю, що надходить **кардинальними венами** (передніми, або яремними, і задніми), які збирають відпрацьовану венозну кров з дрібних вен всього тіла зародка.

Таким чином, із серця в аорту і далі в артеріальну мережу тіла зародка, яка утворюється відгалуженнями аорти, надходить не чиста артеріальна, а змішана кров, подібно до того, як це має місце в дорослих нижчих хребетних. Ця змішана кров надходить з аорти в пупкові артерії і йде в судини ворсинок хоріона, де переходить у капіляри і, віддаючи через товщу трофобласта вуглекислий газ і продукти обміну речовин у материнську кров, збагачується киснем і живильними речовинами. Така кров, що стала артеріальною, повертається в тіло зародка по пупковій вені. Ця порівняно проста кровоносна система зародка згодом піддається складним перебудовам. Особливо характерні перебудови в ділянці **зябрових дуг аорти**. У міру розвитку зябрових дуг, що відокремлюють одна від одної зяброві щілини, у кожній з них утворюється

артеріальний стовбур, так звана зяброва аортальна дуга, що сполучає черевний і спинний стовбури аорти. Таких дуг разом із першою парою, що виникає раніше інших, утворюється всього шість пар.

Таблиця 9

Хронологія розвитку серця людини

Час	Основні події
Стадія 1 – 3 сомітів (приблизно 17-й день розвитку зародка)	Серце закладається спочатку у вигляді двох порожнистих трубок – парні скупчення мезенхіми. Прилегла до них вісцеральна мезодерма – міоепікардіальні пластинки.
17 – 23-й дні	Формування краніокаудальних складок ембріона, і, одночасно, бічне згинання ембріона. Як наслідок – формування трубчастого серця – *cor primitivum* (примітивне серце). Унаслідок росту мозку і згинання голови зародка серце переміщається з шийної в грудну ділянку. Серце починає виштовхувати кров через першу аортальну дугу в грудну аорту. У цей же період закінчують формуватися стінки серцевої трубки, епікард формується з мезотеліальних клітин венозного синуса. Таким чином, серце до кінця цього періоду складається з ендокарда, міокарда і епікарда.
23 – 28-й дні	Серце подовжується і згинається. Формується серцева петля. З двох парних зачатків утворюється загальна порожнина передсердя. Утворюється примітивний лівий і правий шлуночки, первинний міжшлуночковий отвір, серцевий конус – *cor sigmoideum* (сигмоподібне серце). Після формування перегородки між передсердям і шлуночками – *cor bicameratum* (двокамерне серце).

Продовження таблиці 9

27 – 37-й дні (зародок зростає з 3 до 16 – 17 мм)	У цей період формуються перегородки. Існує два способи: 1) за рахунок активної проліферації клітин, поки вони не досягнуть протилежної стінки. Включає формування ендокардіальних закладок; 2) без формування ендокардіальних закладок. За рахунок формування вузького гребеня утворюється перегородка. Вона ніколи повністю не розділяє просвіту порожнини (закривається повторно тканиною із сусідніх проліферуючих ділянок). Так формується передсердношлуночкова перегородка.
37-й день	Завершується формування перегородок: передсердно-шлуночкових, міжпередсерних – *формування cor tricameratum* (трикамерне серце) і міжшлуночкових – утворюється *cor tetracameratum* (чотирикамерне серце). У передсерді спочатку формується первинна перегородка (у ній – первинний отвір), яка потім замінюється вторинною. Отвір вторинної перегородки – овальне вікно. У шлуночках формується м'язова міжшлуночкова перегородка. Міжшлуночковий отвір заростає сполучною тканиною і стає *pars membranacea septi inervenriculare.*
Після народження (І тиждень)	Заростають боталлова протока (*ductus arteriosus*, артеріальна протока) і аранцієва протока (*ductus venosus*, венозна протока), утворюється *lig. arteriosus* і *lig. venosus* відповідно.
Перший рік життя	Заростає *foramen ovale* (овальне вікно). У 1/3 випадків отвір зберігається на все життя (М. Г. Привес, 2001). За іншими даними – тільки у 20% випадків (за T. W. Sadler "Langman's Medical Embryology", 2000).

У зв’язку з відсутністю у вищих хребетних (на всіх стадіях їх розвитку) зябрового дихання, зяброві дуги аорти частково редукуються, частково використовуються при утворенні судин дефінітивів. Зокрема, у зародків ссавців і людини *перші дві пари* зябрових дуг повністю редукуються; передні ж кінці вентральних стовбурів аорти, продовжуючись у голову, стають зовнішніми сонними артеріями. *Третя пара* зябрових дуг і передній кінець спинної аорти, що втрачає зв’язок із заднім її відділом, стають внутрішніми сонними артеріями. *Четверта пара* аортальних дуг розвивається несиметрично: ліва (у птахів права) стає дугою дефінітиву аорти, переходить на дорсальний бік, продовжується в спинну аорту.

Права четверта дуга перетворюється на безіменну артерію і праву підключичну артерію і від неї відходить права загальна сонна артерія. *Ліва* сонна артерія, будучи як і права частиною вентрального стовбура аорти, починається від її дуги дефінітиву. *П’ята пара* зябрових дуг аорти повністю редукується, а *шоста* – частково дає початок легеневим артеріям. При цьому *права* шоста дуга майже повністю зникає, а *ліва* – стає боталловою протокою, що існує в зародка тільки до моменту легеневого дихання і відводить кров із легеневої артерії в спинну аорту. Роздвоєний задній кінець останньої представлений початковими частинами пупкових артерій, які стають у сформованому організмі загальними клубовими артеріями і від яких відходять артеріальні стовбури задніх (у людини нижніх) кінцівок.

Передні (яремні) і задні кардинальні вени зародка, підходячи до венозного синуса серця, зливаються в загальні венозні стовбури – **кюверові протоки**, які впадають у венозний синус. У зв’язку з редукцією ряду органів

(вольфового тіла та ін.), що обслуговуються кардинальними венами, останні на пізніших стадіях розвитку втрачають своє значення. Завдяки зсуву серця з шийної ділянки в грудну, кюверові протоки набувають косого напряму, а після розділення венозної частини серця на праве і ліве передсердя кров по них починає потрапляти тільки в праве передсердя. Між правою і лівою протоками виникає анастомоз, по якому кров із голови тече переважно в праву кюверову протоку. Ліва протока поступово перестає функціонувати і в момент перев'язки пупкових судин при народженні різко знижується тиск у правому передсерді, оскільки туди потрапляє тепер значно менше крові. Перший вдих викликає сильне розширення об'єму легенів і в їх судини спрямовується вся кров із легеневої артерії, а боталлова протока запустіває і швидко редукується, стаючи тяжем фіброзної тканини. Повертаючись з легень, кров вливається в ліве передсердя, тиск в якому різко підвищується. Оскільки в правому передсерді тиск знизився, клапан овального вікна, розташований з боку лівого передсердя, закривається, і овальне вікно заростає. Серце починає функціонувати як чотирикамерне, нагнітаючи кров у мале (легеневе) і велике кола кровообігу.

2.12.2. Розвиток твердої мозкової оболони та її пазух

Джерелом становлення мозкових оболон є головна мезенхіма, похідна нейральних гребінців, яка розміщена навколо медулярної трубки. Внутрішня пластинка і венозні сплетення беруть участь в утворенні хрящової тканини черепа й оболон головного мозку. Ділянка пазух венозної судинної системи головного мозку виникає як мережа первинних щілин у перимедулярній мезенхімі, що оточує краніальний відділ нервової трубки. На початковому етапі

розвитку поряд із формуванням мозкових міхурів утворюються три первинних венозних сплетення.

У дорсальних відділах медулярної трубки немає чіткої зовнішньої межі, з неї розвиваються не тільки мозкові оболони, але й шкіра та склепіння черепа. Мезенхімні клітини утворюють мереживо, в якому знаходяться тонкі волокнисті структури (волоконця) у вигляді зігнутих паличок, і тільки навколо хорди спостерігається чітка волокниста мембрана. Перимедулярна мезенхіма формується на 3 – 4-му тижні розвитку. На межі двох базальних волокнистих мембран (нижньої перимедулярної і верхньої субектодермальної) розміщена мезенхіма тім'яного відділу, яка контактує з пухкою волокнистістю. На цій стадії ембріогенезу формується сітчаста пластинка, що утворилася з перимедулярної мезенхіми, яка проникає і переплітається з волокнистими мембранами у вигляді єдиного волокнистого скелета.

Зачатки оболон відбувається в певному порядку: спочатку навколо спинного мозку, згодом – головного. Спершу вони розвиваються на вентральних та латеральних відділах основи мозку, а пізніше – у дорсальних. Склепіння черепа відстає у розвитку від основи. При диференціюванні "згущеної" мезенхіми утворюються два шари, з яких розвиваються внутрішня та зовнішня пластинки. Перша з них диференціюється в тому місці, де між зачатками головного мозку й черепа не має безпосереднього зв'язку. Місцями зовнішня пластинка поділяється на внутрішній і зовнішній листки, які в процесі розвитку ембріона з'єднуються в один. Тверда мозкова оболона формується із зовнішнього шару мезенхіми, розміщеного між мозковими міхурами і зачатками кісток черепа. Розвиток, в основному, продовжується з

внутрішньої пластинки в каудокраніальному і вентродорсальному напрямах. Вторинні кістки черепа формуються з внутрішнього, а первинні – із зовнішнього листків твердої мозкової оболони. У процесі розвитку тверда мозкова оболона досягає дефінітивного стану швидше, ніж зовнішня пластинка, яка розташована ближче до закладок кісток. Артерії, нервові вузли та корінці закладаються в напрямку до середини внутрішньої пластинки, а вени – назовні.

У 11 – 12-тижневих передплодів, внаслідок активізації фібробластів, на внутрішній поверхні твердої мозкової оболони формується одношарова мембрана. Тверда мозкова оболона має більш чіткий волокнистий шар колагенових волокон, між якими чітко виділяються контури ядер фібробластів. З цього часу тверда мозкова оболона функціонує як самостійний орган. Шляхом розщеплення твердої мозкової оболони формуються серп великого мозку, малий серпоподібний відросток, намет мозочка та діафрагма сідла.

Етапність диференціювання тришарової судинної мережі твердої мозкової оболони та її відростків, серпа великого мозку продовжується і в плодів та дітей першого року життя. Ріст і становлення менінгеальних вен, приток, венозних пазух склепіння черепа пов’язано із взаємними процесами редукції та новоутворення ділянок судинної мережі, реконструкцією магістральних стовбурів, окремих гілок, різноманітною формою, кількістю анастомозів та судинних петель.

Пазухи твердої мозкової оболони та їх притоки, як регулятори кровотоку, поділяються на приносні, відвідні, шунтуючі, судини-емісарії. Розрізняють такі основні групи пазух твердої мозкової оболони:

1) верхня стрілова пазуха (поверхневі вени, головним чином дорсальної і медіальної поверхонь мозку);

2) поперечні і сигмоподібні пазухи (вени базальної поверхні потиличних часток мозку, верхні вени мозочка);

3) кам'янисті пазухи (вени базальної поверхні скроневих і тім'яних часток мозку);

4) печериста пазуха (клинотім'яна пазуха, очні вени);

5) пряма пазуха (велика вена мозку, нижня стрілова пазуха);

6) шунтуючі пазухи.

Венозні пазухи формуються шляхом розщеплення стінки твердої мозкової оболони і є похідними її венозних сплетень. Пазухи несуть кров спереду назад, через глибокі і поверхневі вени на своєму шляху, впадають у внутрішні яремні вени, здійснюють відтік крові від головного мозку.

На 2-му місяці утробного розвитку простежується поява первинних латеральних, кортикальних, верхніх і нижніх артеріовенозних басейнів. Починається магістралізація і переплетення вен, поступове переформування трьох первинних венозних сплетень: переднього, середнього і заднього (схема 3).

Переднє венозне сплетення формує менінгеальні вени та вени відростків, поверхневі вени головного мозку, основну частину верхньої стрілової пазухи, нижню стрілову та пряму пазухи. Середнє венозне сплетення формує притоки глибоких мозкових вен задньої третини верхньої стрілової пазухи, поперечних, сигмоподібних пазух та стоку пазух. Заднє венозне сплетення перетворюється у притоки потиличної пазухи твердої мозкової оболони основи черепа, утворюючи венозні ланцюжки первинних судин і петель.

У 2 – 3-місячних передплодів спостерігається постійний ріст всіх пазух твердої мозкової оболони. Антенатальні зміни великих венозних колекторів склепіння та основи черепа

знаходяться в прямій залежності від перетворення кісток лицевого і мозкового відділів черепа. На стадії 3 – 4 місяців плодового періоду відбуваються інтенсивні процеси росту і магістралізації різних ланок венозних сплетень, капілярної судинної мережі головного мозку. У венозній системі взаємозв'язані вікові перетворення, які включають процеси редукції капілярної і судинної мережі, новоутворення і магістралізації.

Під час редукції відбувається витончення судин в окремих ділянках судинного русла; при цьому з'являються перетинки судинної стінки, які призводять до повного розмикання судинної (венозної) мережі. Формуються два "ампутованих" кінці судинного стовбура, що призводять до зупинки течії крові в цій ділянці.

Магістральна форма венозного судинного сплетення характеризується змішуванням крові з верхньої стрілової та прямої пазух, переходом верхньої стрілової в ліву поперечну, а прямої – у праву поперечну пазухи. За цією формою добре розвинуті пряма, поперечні і потилична пазухи та стік пазух. Внутрішньопазухові перетинки, в які входять бічні притоки, представлені у вигляді тонких ниток.

Сіткоподібна форма венозного судинного сплетення – це наявність у судинах головного мозку парасинусів та міжпазухових анастомозів, відсутність єдиної порожнини з'єднаних пазух, в якій відбувається розподіл крові за допомогою внутрішньостокових утворень. Анастомози сполучають головні венозні стовбури, їх бічні гілки та венозні мережі.

Вікове формоутворення пазух твердої мозкової оболони знаходиться в морфофункціональній єдності з онтогенетичними періодами головного мозку, поступальним ростом черепа та його відділів.

Схема 3

Послідовність формування венозної сітки голови та пазух твердої мозкової оболони в ранньому періоді онтогенезу людини (за Ю. М. Вовк, В. П. Пішак, О. П. Антонюк, 2006)

2.12.3. Розвиток лімфатичної системи

Лімфатична система виникає незалежно від кровоносної і набуває зв'язку з нею внаслідок взаємопов'язаних функцій цих систем. Лімфатична система утворюється як похідна мезенхіми, починаючи з 6-го тижня утробного розвитку. Виникають лімфатичні капіляри у вигляді порожнистих мішків, утворених ендотелієм. У стінках капілярів спостерігаються чисельні щілини. Надалі відбувається диференціація *tunica muscularis* та *tunica adventitia*. Формуються клапани – похідні ендотелію.

Тісного функціонального зв'язку з кровоносною системою (а саме – венозною) лімфатична система набуває по трьох основних причинах:

1) розподіл лімфатичних судин підкоряється тим же законам, що і розподіл венозних: йдуть по найкоротшій відстані, судини розташовані паралельно кісткам, сегментарна будова судин у сегментованих ділянках тіла та ін;

2) на лімфатичні і кровоносні судини діють однакові лімфо- і гемодинамічні умови: рух, в основному, здійснюється проти сили тяжіння; тому є чимало чинників, що "допомагають" току лімфи і крові: скорочення скелетної мускулатури (прискорюють рух лімфи при фізичній активності приблизно у 20 разів), рухи діафрагми, наявність клапанів, присмоктуюча сила серця;

3) тісний функціональний взаємозв'язок лімфатичної і кровоносної системи. У зародків на 6-й тиждень розвитку утворюються **парні** (лівий і правий) **яремні лімфатичні мішки**. Це відбувається за рахунок судин первинного судинного сплетення, що відособлюються і сліпо замикаються на шийних рівнях передніх кардинальних вен. Ці мішки до кінця 7-го тижня (зародки 12 – 14 мм) знову вступають у зв'язок із венозною системою, відкриваючись у передні кардинальні вени. З'єднуючись з подібними ж лімфатичними мішками, що виникають в інших ділянках

тіла (**підключичні** у пахвовій ділянці, **цистерна –** у поперековій ділянці, **зачатки грудної протоки** і т.д.), яремні лімфатичні мішки беруть участь в утворенні первинної, ще слабко розгалуженої лімфатичної системи зародка. Дрібні лімфатичні судини виникають за її рахунок шляхом поступового росту на периферію ендотеліальних нащадків цієї системи, спочатку суцільних, а потім порожнистих. Лімфатичні вузли виникають до кінця утробного періоду в результаті місцевого розпушування ендотелію лімфатичних судин (синуси лімфатичних вузлів), що проростають ретикулярною сполучною тканиною з вогнищами лімфоїдного кровотворення (вторинні вузлики і м'якушеві шнури). Проте основна маса лімфатичних вузлів виникає лише в постнатальний період розвитку, досягаючи сталої кількості лише до настання статевої зрілості. Таким чином, лімфопоез, будучи у зародків і плодів дифузним, лише поступово і порівняно пізно концентрується переважно в спеціальних лімфопоетичних органах – лімфатичних вузлах. У людини велика частина вузлів закладається на 9 – 10-му тижнях ембріогенезу, проте деякі вузли можуть з'являтися протягом всього пренатального періоду і навіть пізніше. Як правило, вони закладаються на основі розширень або сплетень лімфатичних і кровоносних судин. Лімфатичні щілини і судини стають синусами, а навколишня мезенхіма дає початок сполучнотканинним перегородкам і ретикулярній стромі. У перегородки проникають кровоносні судини. Заселення строми Т- і В-лімфоцитами і макрофагами починається з 12 – 13-го тижня розвитку. Упродовж усього ембріогенезу переважають Т-лімфоцити. До 15 – 16-го тижня розвитку формується капсула і добре помітний крайовий синус. З 19 – 20-го тижня скупчення лімфоцитів утворюють дифузну кору, первинні лімфатичні вузлики (без центрів розмноження) і мозкові тяжі. Причому розвиток вузлів соматичної і змішаної груп дещо

випереджає розвиток вузлів вісцеральної групи. У цей період добре розвинена система кровообігу, всередині скупчень лімфоцитів кори є капілярні сплетення. Більшість венозних судин вистелені високим ендотелієм, що забезпечує масове вселення лімфоцитів. До кінця ембріогенезу у вузлах сформовані всі структури: кіркова речовина з лімфатичними вузликами, мозкові тяжі, синуси, Т- і В-зони. Центри розмноження і плазматичні клітини з'являються після народження. Вени з високим ендотелієм залишаються тільки в паракортикальній зоні.

Лімфатичні вузли розвиваються з мезенхіми біля сплетен кровоносних і лімфатичних судин, що формуються. Закладки лімфатичних вузлів з'являються на 5 – 6 тижні життя ембріона і утворюються в різних сферах тіла людини аж до народження і навіть після народження. Перші лімфатичні вузли виникають як скупчення сполучнотканинних клітин, що складаються в тяжі і безформні вузлики навколо лімфатичних судин. Пізніше в цю тканину проникають лимфобласты, які, розмножуючись, формують тяжі лімфатичної тканини. У вузол також вростають кровоносні судини. Під впливом потоку лімфи в кожному лімфатичному вузлі формуються крайові, трабекулярные і виносить синуси. Первинні лімфатичні колектори походять з вен, але лімфатичний ендотелій має або венозну природу (одна думка), або мезенхімну (інша думка). Відповідно до першої точки зору, поділ первинних вен на вторинні вени та первинні лімфатичні колектори відбувається у тісному зв'язку з органогенезом. Під тиском органів артерії, що інтенсивно ростуть, із зовнішньою оболонкою занурюються в просвіт екстраорганних первинних вен разом з ділянками їх ендотеліальної стінки. В результаті цього первинні вени поділяються на центральний канал з магістральним кровотоком та бічні кишені. Бічні кишені таких вен розширюються зі звуженням

їх з'єднань із центральним каналом вен і відокремлюються у вигляді лімфатичних щілин з ендотеліальною вистилкою. Разом з ними з кровотоку вимикається частина приток первинних вен. Потім лімфатичні щілини зливаються з утворенням лімфатичних мішків та брижових лімфатичних колекторів. Притоки лімфатичних щілин, а потім лімфатичних мішків стають грудними протоками, поперековими та іншими лімфатичними стовбурами. Центральний канал деформованої первинної вени набуває зовнішньої оболонки і стає вторинною веною. Пізніше подібним чином первинні лімфатичні колектори з тонкими ендотеліальними стінками інвагінують кровоносні судини з більш товстими стінками. В результаті відбувається закладання лімфатичних вузлів. Основні формоутворювальні процеси в лімфатичних вузлах закінчуються до 10 – 12 років.

2.13. Розвиток ендокринних залоз

2.13.1. Класифікація ендокринних залоз

Управління процесами, що відбуваються в організмі, забезпечується не тільки нервовою системою, але й ендокринними залозами (органами внутрішньої секреції). До останніх належать спеціалізовані в процесі еволюції топографічнороз'єднані, різного походження органи, які не мають вивідних проток і виділяють вироблений ними секрет безпосередньо в кров, ліквор і лімфу. Продукти діяльності ендокринних залоз (органів) – гормони. Це біологічно активні речовини, які в незначних кількостях здатні впливати на різні функції організму. Гормони (гр. *hormao* – збуджую) володіють вибірковою функцією, тобто здатні виражено впливати на діяльність органів-мішеней. Вони забезпечують регулювальний вплив на процеси росту і розвитку клітин, тканин, органів і цілого організму. Надмірна або недостатня продукція гормонів викликає тяжкі порушення й захворювання організму.

Анатомічно відокремлені один від одного ендокринні залози можуть зазнавати істотного взаємного впливу. У зв'язку з тим, що цей вплив забезпечується гормонами, які доставляються до органів кров'ю, прийнято говорити про гуморальну регуляцію діяльності цих органів, а сукупність ендокринних залоз об'єднати у функціональну систему. Відомо, що всі процеси, що відбуваються в організмі, знаходяться під постійним контролем з боку центральної нервової системи. Таке подвійне регулювання діяльності органів називають нервово-гуморальним.

Онтогенетична класифікація ендокринних залоз (табл. 10):

1) ентодермально-бранхіогенні залози (що походять з глотки і зябрових кишень зародка) – щитоподібна, прищитоподібні і загруднинна залози;

2) ентодермально-середньокишкові залози (походять з кишкової трубки) – острівки підшлункової залози;

Таблиця 10

Онтогенетична класифікація залоз внутрішньої секреції

Походження	Залози
Ектодермальноневрогенні	Шишкоподібне тіло, нейрогіпофіз, мозкова речовина надниркової залози, пара ганглії
Ектодермальноротові	Аденогіпофіз
Мезодермальноміжниркові	Кіркова речовина надниркових залоз (інтерреналова система)
Мезодермальномезенхімні	Ендокринні елементи статевих залоз (яєчка і яєчники)
Ентодермальнобранхіогенні	Щитоподібна, прищитоподібні залози, тимус
Ентодермальносередньокишкові	Ендокринна частина (острівці) підшлункової залози

3) мезодермально-міжниркові залози (похідні інтерреналової системи) – кіркова речовина наднирникових залоз;

4) мезодермально-мезенхімні залози (похідні мезенхіми) – ендокринні інтерстиціальні елементи статевих залоз (яєчок, яєчників);

5) ектодермально-неврогенні залози (що походять з проміжного мозку) – епіфіз і гіпофіз;.

6) ектодермально-ротові залози (похідні епітелію кишені Ратке – епітелію ротової бухти) – аденогіпофіз.

Оскільки ендокринні залози мають різне походження, розвиток і будову і об'єднуються лише за функціональною ознакою (внутрішня секреція), то правильно вважати, що вони складають не систему, а **ендокринний апарат**.

Морфофункціональна класифікація ендокринних залоз:

1) Центральні (ектодермально-неврогенні):

- гіпофіз;
- епіфіз.

2) Периферичні:

- ектодермально-бранхіогенні – щитоподібна залоза, прищитоподібні залози, тимус;
- адреналові – мозкова речовина надниркових залоз;
- мезодермальні – статеві, кіркова речовина надниркових залоз;
- ентодермальні залози кишкової трубки – острівки Лангерганса підшлункової залози.

Існує й інша класифікація ендокринних органів, в основу якої покладено принцип їх функціональної взаємозалежності.

I. Група аденогіпофіза:

1) щитоподібна залоза;

2) кора надниркових залоз (пучкова і сітчаста зони);

3) яєчка і яєчники. Центральне положення в цій групі належить аденогіпофізу, клітини якого виробляють гормони, які регулюють діяльність цих залоз (аденокортикотропний,

соматотропний, тиреотропний і гонадотропний гор мони).

II. Група периферичних ендокринних залоз, діяльність яких не залежить від гормонів аденогіпофіза:

1) прищитоподібні залози;

2) кора надниркових залоз (клубочкова зона);

3) панкреатичні острівці. Ці залози умовно називають саморегулятивними.

III. Група ендокринних органів нервового походження (нейроендокринні):

1) великі й дрібні нейросекреторні клітини з відростками, що утворюють ядра гіпоталамуса;

2) нейроендокринні клітини, які не мають відростків (хромафінні клітини мозкової частини надниркових залоз і парагангліїв);

3) парафолікулярні, або клітини щитоподібної залози;

4) аргірофільні і ентерохромафінні клітини стінки шлунка і кишечнику. Нейросекреторні клітини поєднують нервову та ендокринну функції. Вони сприймають нервові імпульси і виробляють у відповідь нейросекрет, який надходить у кров або по відростках нервових клітин транспортується до клітин. Так, клітини гіпоталамуса продукують нейросекрети (ліберини або статини), які по відростках нервових клітин доставляється в гіпофіз, викликаючи посилення або гальмування діяльності його клітин.

IV. Група ендокринних залоз нейрогліального походження:

1) шишкоподібне тіло;

2) нейрогемальні органи (нейрогіпофіз і серединне піднесення). Секрет, що виробляється клітинами шишкоподібного тіла, гальмує виділення гонадотропних гормонів клітинами аденогіпофіза та, таким чином, пригнічує діяльність статевих залоз. Клітини задньої частки

гіпофіза не продукують гормонів, а забезпечують накопичення і виділення в кров вазопресину і окситоцину, які продукуються клітинами гіпоталамуса.

2.13.2. Розвиток центральних ендокринних залоз

РОЗВИТОК ГІПОТАЛАМО-ГІПОФІЗАРНОГО КОМПЛЕКСУ

Гіпоталамічна ділянка мозку розвивається з базальної частини нейроектодермального епітелію, розташованої у вигляді потовщення на вентральній стінці проміжного мозкового міхура. Вона випинається назовні у вигляді лійкоподібного виросту. Назустріч цьому виросту аж до тісного зіткнення з ним із зачатка ротової порожнини, що примикає до передньої кишки, яка сліпо закінчується, росте порожнисте пальцеподібне вип'ячування (**гіпофізарна кишеня**, або **кишеня Ратке**). Гістологічно ці процеси виявляються в ембріона людини завдовжки 6,5 мм. На подальших етапах розвитку (в ембріонів завдовжки 12 – 20 мм) між ними розростається мезенхіма, яка бере участь у структурних перетвореннях кишені Ратке: його гирло починає звужуватися у вигляді трубчастого утворення, яке потім відділяється і перетворюється на рудиментарну структуру, що отримала назву глоткового гіпофіза. Тим часом краї проксимальної ділянки кишені Ратке, що сліпо закінчується, змикаються і вона перетворюється на порожнисту структуру, задня стінка якої тісно прилягає до лійкоподібного виросту проміжного міхура головного мозку. Передня стінка кишені Ратке, що замкнулася, сильно розростається і, потовщуючись, стискує порожнину кишені до розмірів вузької щілини. Еволюціонує і нервовий зародок: його проксимальна ділянка зберігає форму лійки, що продовжується в порожнисте стебло; дистальний кінець стебла втрачає порожнину і починає товщати, оточуючись з

усіх боків задньою стінкою кишені Ратке. Від переднього потовщення стінки кишені Ратке росте язикоподібне вип'ячування, що оточує лійку і проксимальну частину стебла.

Таким чином, у процесі ембріонального розвитку з нервового і епітеліального зачатків формуються дві частки гіпофіза – нервова, або нейрогіпофіз, і залозиста, або аденогіпофіз. У межах кожної з них виділяють: у **нейрогіпофізі** – лійкоподібну проксимальну частину (серединне піднесення нейрогіпофіза), стеблоподібну (інфундибулярну частину нейрогіпофіза) і потовщену дистальну частину, що сліпо закінчується (головну частину нейрогіпофіза); в **аденогіпофізі** – передню головну частину, що розвивається з потовщеної передньої стінки кишені Ратке, туберальну частину (язикоподібний виріст, що оточує серединне піднесення і проксимальну частину стебла), та проміжну частину, яка розвивається з тонкої задньої стінки кишені Ратке і оточує задню головну частину нейрогіпофіза.

У межах гіпоталамо-гіпофізарного комплексу виділяють дві системи, що структурно і функціонально розрізняються: гіпоталамо-нейрогіпофізарну і гіпоталамоаденогіпофізарну. Перша повністю розвивається з нервового зачатка і її можна представити як систему великоклітинних нейронів переднього гіпоталамуса, що походять з його супраоптичного і паравентрикулярного ядер, і які закінчуються великою кількістю нервових закінчень у задній головній частині нейрогіпофіза.

Як уже згадувалося, первинною закладкою гіпоталамуса в ембріонів є базальна частина нейроектодермального епітелію, яка розташована у вигляді потовщення на вентральній стінці проміжного міхура, в якій розрізняють **дорсальну**, **середню** і **вентральну частки**. Найраніше в

ембріогенезі з'являються великоклітинні ядра гіпоталамуса, що розвиваються з тієї частини зачатка, яка знаходиться на межі середньої і вентральної часток. Пізніше розвиваються супрахіазмальні ядра, які виконують роль центрального координатора механізмів, регулюючи біологічні ритми секреції гормонів. До цього ж періоду відноситься формування інших дрібноклітинних ядер, серед яких найважливішими в регуляції ендокринних функцій, а також репродукції, статевої і харчової поведінки є паравентрикулярне, аркуатне, переднє гіпоталамічне, вентро- і дорсомедіальне ядра. Серед них заслуговує особливої уваги аркуатне ядро, при формуванні якого спостерігається взаємодія з епендимою, що підстилає його. Нейроепітеліальні клітини після формування рострального і каудального компонентів цього витягнутого по горизонтальній осі і зігнутого ядра трансформуються в епендимні клітини, вистилаючі нижньобокові стінки III шлуночка. На рівні рострального компонента ядра клітини зберігають вигляд війчастої епендими, тоді як на каудальному рівні вони набувають структури, характерної для спеціалізованої епендими. Ці клітини отримали назву таноцитів від грецьких слів таніс (довгий) і цитос (клітина). Таноцити забезпечують двобоковий транспорт біологічно активних речовин (гормонів, нейрогормонів, нейротрансмітерів) з ліквору III шлуночка в портальну кров передньої головної частини аденогіпофіза і навпаки.

РОЗВИТОК ЕПІФІЗА

Епіфізом у більшості ссавців є компактне формування головного мозку, розташоване в борозні між передніми горбками покривної пластинки. Входячи до складу епіталамуса, орган зв'язаний за допомогою двох комісур із

габенулярним ядром і субкомісуральним органом, що лежить у задній стінці III шлуночка. У людини епіфіз виникає на 2-му місяці внутрішньоутробного життя з каудальної частини проміжного мозку. У новонароджених маса органа становить 70 – 90 мг, у дорослих осіб – 1500 мг. Спочатку епіфіз на сагітальних зрізах має вигляд трубчастої структури, причому епіфізарна кишеня з'єднується з порожниною III шлуночка. У склепінні епіфізарної кишені поступово формується жолобок, в якому можна спостерігати судини, що сполучаються з венозними синусами мозкової оболони. Інтенсивна облітерація епіфізарної кишені, що розповсюджується від дистальних відділів органа до проксимальних, призводить до формування чисельних складок. Одночасно відбувається проліферація не тільки клітин епітелію, але і вільних клітин, наслідком чого є потовщення середніх і, особливо, дистальних відділів органа. На пізніших термінах ембріонального розвитку епіфіз має компактну структуру. Поверхня епіфіза злегка горбиста, колір – сірувато-рожевий. Він оточений сполучнотканинною оболонкою, від якої всередину відходять прошарки, що розділяють паренхіму органа на окремі нечітко виражені часточки. У проксимальній частині залози поблизу від пінеальної бухти III шлуночка розташовуються альвеолярні структури (залишки ембріональної кишені).

2.13.3. Розвиток периферійних ендокринних залоз

РОЗВИТОК ЩИТОПОДІБНОЇ ЗАЛОЗИ

У людини перші ознаки формування щитоподібної залози спостерігаються у 22 – 26-добових ембріонів (довжина тіла 2 – 4 мм), коли відбувається проліферація і випинання клітинного матеріалу дна глотки між I і II парами

зябрових кишень у ділянці майбутнього сліпого отвору язика. Цей виріст, що іменується **медіальним зачатком**, майже із самого початку має двочасточкову будову і зміщується в каудальному напрямі, втрачаючи зв'язок з ембріональною глоткою. Випинання на 4-му тижні має порожнину, у зв'язку з чим цей виріст отримав назву **щитоязикової протоки**, ductus thyroglossalis. До кінця 4-го тижня ця протока атрофується, а її початок залишається тільки у вигляді більш-менш глибокого сліпого отвору на межі кореня і тіла язика. Дистальний відділ протоки ділиться на два зачатки часток майбутньої залози. Сформовані частки щитоподібної залози зміщуються каудально і займають своє звичне положення. Дистальний відділ щитоязикової протоки перетворюється в пірамідальну частку органа. Редукуючі ділянки протоки можуть бути зачатками для утворення додаткових щитоподібних залоз. Якщо в окремих випадках зачаток щитоподібної залози не формується, то спостерігається аплазія органа. Епітелій, що походить із медіального зачатка і формуючи основну масу щитоподібної залози дорослого організму, формально розвивається з головної кишки; проте він є дериватом прехордальної пластинки, у зв'язку з чим має епідермальну детермінацію. В епітеліальний зачаток органа вростають сполучна тканина і судини. Об'єм часток, що складаються з анастомозуючих тяжів епітеліальних клітин, прогресивно збільшується. Ця стадія розвитку щитоподібної залози називається **передфолікулярною** (6 – 9-й тижні розвитку). Згодом (10 – 11-й тижні) у клітинах починають накопичуватися ШИК-позитивні краплі, які зливаються в екстрацелюлярному просторі з формуванням перших мікрофолікулів (11 – 12-й тижні). Практично в цей же період з'являється характерна для

щитоподібної залози здатність накопичувати йод і синтезувати тиреоїдні гормони, а також чутливість до дії стимулювальних чинників. Таким чином, гістогенез щитоподібної залози тісно поєднується з її функціональним дозріванням. Морфогенез фолікулів пов'язаний із поляризацією тироцитів і формуванням між ними комплексу контактів, які зумовлюють формування просвіту фолікула. У ході ембріонального розвитку фолікули безперервно збільшуються в розмірах, одночасно відбувається їх новоформування. Частина епітеліальних клітин – похідних медіального зачатка – залишається у вигляді компактних інтерфолікулярних скупчень (острівців), вміст яких із розвитком плода прогресивно знижується. Як показують морфометричні дослідження, інтенсивний фолікулогенез і накопичення колоїду характерні упродовж 10 – 18-го тижнів, а з 19-го по 29-й тижні відбувається деяка стабілізація розмірів фолікулів і співвідношення об'ємів епітелію і колоїду в залозі. Після 29-го тижня це співвідношення повільно наростає, а розміри фолікулів поступово зменшуються. Індукуючий вплив на процес диференціювання тиреоїдного епітелію роблять фібробласти строми, що розвиваються з навколишньої мезенхіми.

Іншим джерелом розвитку тиреоїдної паренхіми служать **ультимобранхіальні тіла** – парні формування, що формуються з найбільш каудальних виростів дна ембріональної глотки.

РОЗВИТОК ПРИЩИТОПОДІБНИХ ЗАЛОЗ

Функціонально провідна тканина прищитоподібних залоз – залозистий епітелій – розвивається з матеріалу III і IV зябрових кишень, який походить із прехордальної пластинки, що має епідермальну детермінацію. За своїм початковим джерелом розвитку кожна пара прищитоподібних залоз

позначається відповідно до найменування зябрової кишені, як прищитоподібні залози III і IV відповідно. У ділянці зачатка залоз на 5-му тижні утробного розвитку відбувається інтенсивне розмноження клітин, які утворюють компактні скупчення, що відділяються від зябрових кишень і зміщуються до місць своєї остаточної локалізації. Верхні прищитоподібні залози (IV) тісно зв'язані у своєму розвитку з ультимобранхіальним тілом. У міру того, як останнє в ході ембріонального розвитку включається в матеріал частки щитоподібної залози (у її задньолатеральній ділянці), прищитоподібна залоза IV вступає в тісний взаємозв'язок із щитоподібною залозою в цій ділянці, прикріпляючись до її капсули. Розташування верхніх прищитоподібних залоз відносно постійне; іноді вони занурюються углиб частки щитоподібної залози. Нижні прищитоподібні залози (III) спочатку лежать краніальніше прищитоподібних залоз IV. Їх остаточне більш каудальне і варіабельне розташування зумовлене активною міграцією на 7-му тижні утробного розвитку в каудальному напрямі в тісному зв'язку з тимусом. Прищитоподібні залози III зазвичай відділяються від тимуса і завершують свою міграцію в нижній частині шиї на рівні нижнього полюса щитоподібної залози. Ділянка їх остаточного розташування – сполучна тканина латеральніше трахеї під нижніми полюсами часток щитоподібної залози. Розташування нижніх прищитоподібних залоз людини всередині залишків тимуса або навіть в середостінні пояснюється тим, що зачатки залоз у ранньому ембріональному розвитку своєчасно не завершують своєї міграції в каудальному напрямі. Таким чином, у дорослої людини прищитоподібні залози розташовані у зворотному порядку порівняно з місцями їх початкового зачатка в ембріона.

На думку деяких дослідників, процеси, що сприймаються як міграція зачатки залоз, насправді зумовлені не стільки їх активним переміщенням, скільки відмінностями швидкості росту сусідніх структур по відношенню до початкових ділянок формування прищитоподібних залоз.

У 5-місячного плода вперше можна виявити темні і світлі паратироцити. Окремі жирові клітини в стромі з'являються перед народженням. Оксифільні клітини виявляються дуже рідко; фолікули, утворені паратироцитами, у плодів, як правило, не трапляються. Припускають, що прищитоподібні залози плода на пізніх термінах розвитку вже володіють ендокринною функцією.

РОЗВИТОК НАДНИРКОВИХ ЗАЛОЗ

В ембріональному розвитку надниркова залоза формується з двох різнорідних зачатків, що формують кіркову і мозкову речовину, які зливаються в єдиний орган. В ембріона людини на 4 – 5-му тижнях розвитку відбувається проліферація целомічного епітелію в ділянці кореня брижі біля краніального полюса первинної нирки, який вступає у взаємодію з мезенхімою і судинами, що розвиваються. Ріст цих закладок, що продовжується, призводить до формування двох компактних утворень, покритих капсулою (**інтерреналові тіла**). У межах цих структур диференціюються дві зони: *зовнішня*, яка складається з дрібних, щільно розміщених темних клітин, що дають початок корі дефінітиву дорослого організму, та *внутрішня*, яка представлена великими еозинофільними клітинами, що утворюють так звану *фетальну кору*. Остання в доношеного плода становить близько 80% всієї кіркової речовини, а після народження піддається швидким дегенеративним змінам і зникає. Клітини фетальної кори

мають ультраструктурні ознаки стероїдпродукуючих елементів. Плацента і надниркові залози утворюють функціонально єдину систему. Фетальна кора регулюється АКТГ плода; в атрофованих надниркових залоз аненцефальних плодів вона відсутня. У ході утробного розвитку надниркових залоз швидко збільшуються в розмірах, переважно за рахунок росту фетальної кори, і в 3 – 4-місячних плодів вони більші за нирки. На пізніших термінах темп їх росту сповільнюється, а відносна маса знижується.

Кора дефінітиву збільшується в об’ємі і диференціюється на три зони. Цей процес починається з появою клубочкової зони в 5-місячного плода. Упродовж 6-7-го тижнів розвитку поліпотентні клітини-попередники починають мігрувати з нейрального гребеня в епітеліальний зачаток надниркових залоз, розмножуючись в ній, і надалі, накопичуючись в її центральній частині, утворюють мозкову речовину. Диференціюючись у **хромафінобласти**, вони здатні давати початок хромафінним клітинам, які складають основну масу мозкової речовини, а перетворюючись у **симпатобласти** – гангліозним і підтримуючим клітинам. Компактні острівці хромафінних клітин ("мозкові кулі"), що диференціюються, з’являються після 12-го тижня. Спочатку виявляються тільки клітини, що містять норадреналін, проте вже в процесі міграції в корі з’являються клітини, що синтезують адреналін. Передбачається, що програма розвитку клітин різних типів у мозковій речовині включається низкою чинників мікрооточення, які виробляються утробно кірковою речовиною. Розвиток мозкової речовини у плода відбувається відносно повільно і запізнюється порівняно з кірковою речовиною. Навіть до моменту народження мозкова речовина розвинена досить слабко.

Частина інтерреналової тканини може розвиватися поза зв'язком із хромафінною тканиною у вигляді додаткових інтерреналових тілець у жировій тканині поблизу надниркових залоз, у заочеревинному просторі, у нирці (під капсулою), в органах статевої системи. Ці формування складаються виключно з клітин кіркової речовини, організованих за типом пучкової або сітчастої зон. Мозкова речовина надниркових залоз є частиною досить поширеної в людини хромафінної системи, яка дифузно розподілена по всьому організму. У значній кількості хромафінні клітини містяться в превертебральних і паравертебральних симпатичних гангліях, а також у так званих парагангліях – формуваннях, розташованих поблизу симпатичних вузлів. Найбільш великий параганглій – **черевний аортальний орган** (**орган Цукеркандля**) – розташовується біля кореня нижньої брижової артерії. Він має досить великі розміри в ранньому ембріональному розвитку, проте з 8-го місяця утробного життя по 1-й рік постнатально піддається інволюції. Характерно, що в парагангліях, на відміну від мозкової речовини надниркових залоз, хромафінні клітини в ході розвитку не набувають здатності до синтезу адреналіну, а продовжують секретувати, як і в ембріональному періоді, тільки норадреналін. Цим побічно підтверджується вплив кіркової речовини надниркових залоз на диференціювання мозкової.

2.13.4. Розвиток дифузної ендокринної системи

Дифузну ендокринну систему (ДЕС) багато авторів називають APUD-системою (APUD – Amine Precursor Uptake and Decarboxylation). Але така назва, що вказує на біохімічні особливості синтезу гормонів, не зовсім правильна, оскільки не всі клітини дифузної ендокринної системи

синтезують гормони – похідні амінів. Тільки похідні шкірної ектодерми (див. нижче) є "дійсними" APUD-клітинами, оскільки синтезують гормони шляхом декарбоксилювання амінів. Ця плутанина в номенклатурі була викликана тим, що клітини дифузної ендокринної системи – похідні шкірної ектодерми, відкриті першими, тому система і отримала назву APUD. Відкриття інших клітин дифузної ендокринної системи відбулося порівняно недавно. Враховуючи морфологічні особливості будови системи (вона складається з окремих клітин, що синтезують різні гормони в різних органах і тканинах, причому ці клітини морфологічно не зв'язані між собою), логічно іменувати систему "дифузною ендокринною системою"

Згідно із сучасною класифікацією клітини дифузної ендокринної системи мають наступне походження:

1) похідні нейроектодерми – нейроендокринні клітини нейросекреторних ядер гіпоталамуса, епіфіза, мозкової речовини надниркових залоз, пептидергічні нейрони центральної і периферичної нервової системи;

2) похідні шкірної ектодерми – клітини APUD-серії аденогіпофіза, клітини Меркеля в епідермісі;

3) похідні кишкової ентодерми – ентероцити, клітини гастроентеропанкреатичної (ГЕП) системи;

4) похідні мезодерми – секреторні кардіоміоцити, що розвиваються з міоепікардіальної пластинки;

5) похідні мезенхіми – великі клітини.

2.14. Розвиток органів кровотворення та імунного захисту

РОЗВИТОК КІСТКОВОГО МОЗКУ

Кістковий мозок у людини вперше з'являється на 2-му місяці утробного періоду в ключиці ембріона, на 3-му місяці

він утворюється у плоских кістках: лопатках, тазових кістках, потиличній кістці, ребрах, груднині, кістках основи черепа і хребцях, а на початку 4-го місяця розвивається також у трубчастих кістках кінцівок. До 11-го тижня розвитку це остеобластичний кістковий мозок, який виконує остеогенну функцію. У даний період кістковий мозок накопичує стовбурові клітини, а клітини строми з остеогенними потенціями створюють мікросередовище, яке необхідне для диференціювання стовбурових кровотворних клітин. У 12 – 14-тижневих ембріонів відбуваються розвиток і диференціювання навколо кровоносних судин гемопоетичних клітин. У 20 – 28-тижневих плодів у зв'язку з інтенсивним ростом кісткового мозку спостерігається посилена резорбція кісткової балки остеокластами, внаслідок чого утворюється кістковомозковий канал, а червоний кістковий мозок отримує можливість рости в напрямку епіфізів. З цього часу кістковий мозок починає функціонувати як основний кровотворний орган, причому велика частина клітин, що утворюються в ньому, відноситься до еритроїдних. У плода 8 – 9-го місяця в кістковому мозку діафіза трубчастих кісток виявляються жирові клітини. Одночасно з'являються вогнища кровотворення в епіфізах.

РОЗВИТОК ТИМУСА

Тимус з'являється наприкінці 1-го місяця утробного розвитку у вигляді парних трубчастих випинань епітелію глоткової кишки в ділянці третіх і, частково, четвертих пар зябрових (глоткових) кишень. На 8 – 11-му тижні в зародок тимуса вростає мезенхіма з кровоносними судинами і ділить ці два епітеліальні тяжі на часточки. Заселення зачатка попередниками Т-лімфоцитів із жовткового мішка і

печінки, розподіл на зони відбувається на 3-му місяці розвитку. Упродовж 3 – 5 місяців спостерігається диференціювання стромальних клітин і поява прекілерів і пресупресорів, здатних продукувати лімфокіни. Формування тимуса завершується до 6-го місяця. У цей час виявляється зріла строма, що секретує гормони, а поза тимусом з'являються Т-хелпери і Т-супресори. У перші 15 – 17 діб після народження спостерігається масове виселення Т-лімфоцитів із тимуса і різке підвищення активності позатимусних лімфоцитів.

РОЗВИТОК СЕЛЕЗІНКИ

Селезінка розвивається з мезенхіми периферійної частини дорсальної брижі майбутнього великого чепця. У плода людини вона з'являється на 4-му тижні розвитку у вигляді скупчення мезенхімних клітин, розташованого на стінці шлунка. На 5 – 6-му тижні серед мезенхімних клітин з'являються поодинокі макрофаги, ретикулярні клітини, формується мережа ретикулярних волокон. Судин невелика кількість, їх просвіти ледве помітні. На 9 – 10-му тижнях розвитку у ворота органа вростають великі судини, які швидко галузяться з формуванням чисельних тонкостінних судин типу синусоїдів. Кров надходить у селезінку, відбувається фізіологічний крововилив у тканину органа, що формується, а відтоку крові не спостерігається. У 9 – 10-тижневих передплодів є дуже дрібні і рідко розташовані вогнища еритроїдного кровотворення і мегакаріоцити. Спостерігається масовий розпад еритроцитів. У селезінці ще немає лімфоцитів і лімфоїдних фолікулів, превалює функція депонування крові. На 11 – 12-му тижні навколо судин формуються трабекули, з'являються В-лімфоцити. На 13 – 14-му тижні з'являються скупчення лімфоцитів навколо артерій, формується Т-

залежна зона. Серед судин можна розрізняти *трабекулярні*, *пульпарні* і *центральні*. Утворюється ретикулярний остов, ретикулярні клітини і волокна розташовуються циркулярно навколо центральної артерії. З того часу пульпу можна розділити на білу і червону. На 17-му тижні формується **мар гінальний синус**. Упродовж 20 – 22-го тижнів різко збільшується кількість лімфоцитів і з'являються лімфатичні вузлики (В-залежні зони). Вузлики розташовуються збоку від центральної артерії. До 22-го тижня в селезінці плода різко збільшуються розміри Т-залежних зон, до 29 – 30-го тижня збільшується маса органа, розміри лімфатичних вузликів, які розташовуються рідше. У центрі первинних вузликів визначається значне число бластних форм, формуються гермінативні центри. Зони розташування Т- і В-лімфоцитів наближаються до таких у структурах дефінітивів. Процеси мієлопоезу в селезінці плода досягають максимального розвитку на 5-му місяці внутрішньоутробного періоду, після чого активність їх знижується і до моменту народження припиняється зовсім. Процеси лімфоцитопоезу до моменту народження, навпаки, посилюються.

2.15. Розвиток нервової системи

2.15.1. Розвиток соматичної нервової ситеми

Зародок нервової системи починає розвиватися ще наприкінці стадії гаструли. Клітинний матеріал ектодерми, розташований на дорсальній поверхні зародка, потовщується, утворюючи **медулярну пластинку**. Ця пластинка обмежується з боків **медулярними валиками**. Дроблення клітин пластинки і валиків призводить до вигинання пластинки в жолоб, а потім до зімкнення країв

жолоба і формування **медулярної трубки**. При з'єднанні медулярних валиків утворюється **гангліозна пластинка**, яка потім ділиться на **гангліозні валики**.

Одночасно відбувається занурення нервової трубки всередину зародка. Однорідні первинні клітини стінки медулярної трубки (**медулобласти**) диференціюються на первинні нервові клітини (**нейробласти**) і початкові клітини нейроглії (**спонгіобласти**). Клітини внутрішнього, прилеглого до порожнини трубки шару медулобластів перетворюються на епендимні, які вистилають просвіт порожнин мозку. Усі первинні клітини активно діляться, збільшуючи товщину стінки мозкової трубки і зменшуючи просвіт нервового каналу. Нейробласти диференціюються на *нейрони*, спонгіобласти – на *астроцити* і *олігодендроцити*, епендимні клітини – на *епендимоцити* (на цьому етапі онтогенезу клітини епендими можуть утворювати *нейробласти* і *спонгіобласти*). При диференціюванні нейровідростки подовжуються і перетворюються на дендрити і аксон, які на даному етапі позбавлені мієлінових оболонок. Мієлінізація починається з п'ятого місяця пренатального розвитку і повністю завершується лише у віці 5 – 7 років. На п'ятому ж місяці з'являються синапси. Мієлінова оболонка формується в межах ЦНС олігодендроцитами, а в периферичній нервовій системі – шванновськими клітинами.

У процесі ембріонального розвитку формуються відростки і в клітин макроглії (астроцитів і олігодендроцитів). Клітини мікроглії утворюються з мезенхіми і з'являються в ЦНС разом із проростанням у неї кровоносних судин.

Клітини гангліозних валиків диференціюються спочатку в біполярні, а потім у псевдоуніполярні чутливі

нервові клітини, центральний відросток яких йде у ЦНС, а периферичний – до рецепторів інших тканин і органів, утворюючи аферентну частину периферичної соматичної нервової системи. Еферентна частина нервової системи складається з аксонів мотонейронів вентральних відділів нервової трубки. У перші місяці постнатального онтогенезу продовжується інтенсивний ріст аксонів і дендритів, різко зростає кількість синапсів у зв'язку з розвитком нейронних мереж.

Ембріогенез головного мозку починається з розвитку в передній (ростральній) частині мозкової трубки двох первинних мозкових міхурів, що виникають у результаті нерівномірного росту стінок нервової трубки (архенцефалон і дейтеренцефалон). *Дейтеренцефалон*, як і задня частина мозкової трубки (згодом спинний мозок), розташовується над хордою. *Архенцефалон* закладається попереду неї. На початку четвертого тижня утробного розвитку дейтеренцефалон ділиться на середній (*mesencephalon*) і ромбоподібний (*rhombencephalon*) міхури. Архенцефалон перетворюється на цій (*триміхуровій*) стадії в передній мозковий міхур (*prosencephalon*). У нижній частині переднього мозку випинаються *нюхові вип'ячування* (з них розвиваються нюховий епітелій носової порожнини, нюхові цибулини і тракти). З дорсолатеральних стінок переднього мозкового міхура виступають два очних пухирці. Надалі з них розвиваються сітківка очей, зорові нерви і тракти.

На 6-му тижні ембріонального розвитку передній і ромбоподібний міхури діляться кожен на два, і настає *п'ятиміхурова стадія*. Передній міхур диференціюється з утворенням **кінцевого мозку** (*telencephalon)*, який розділяється поздовжньою щілиною на дві півкулі.

Порожнина також ділиться, утворюючи бічні шлуночки. Мозкова речовина збільшується нерівномірно, і на поверхні півкуль утворюються чисельні складки – звивини, відокремлені одна від одної борознами різної глибини і щілинами. Кожна півкуля розділяється на чотири частки; у відповідності з цим, порожнини бічних шлуночків діляться також на чотири частини: центральний відділ і три роги шлуночків. З мезенхіми, що оточує мозок зародка, розвиваються оболони мозку. Сіра речовина розташовується на периферії, утворюючи кору великих півкуль, а в основі півкуль формує підкіркові (базальні) ядра.

Задня частина переднього міхура залишається неподіленою і називається **проміжним мозком** (*diencephalon*). Функціонально і морфологічно він пов'язаний з органом зору. На стадії, коли межі з кінцевим мозком слабко виражені, з базальної частини бічних стінок утворюються парні вирости – очні пухирці, які з'єднуються з місцем їх походження за допомогою очних стеблинок, що згодом перетворюються на зорові нерви. Найбільшої товщини досягають бічні стінки проміжного мозку, які перетворюються у зорові горби, або таламус. Відповідно до цього порожнина III шлуночка перетворюється на вузьку сагітальну щілину. У вентральній ділянці (гіпоталамус) утворюється непарне випинання – лійка, з нижнього кінця якої походить задня мозкова частка гіпофіза – нейрогіпофіз.

Третій мозковий міхур перетворюється на **середній мозок** (*mesencephalon*), який розвивається найпростіше і відстає в рості. Стінки його товщають рівномірно, а порожнина перетворюється на вузький канал (сільвіїв водопровід), що сполучає III і IV шлуночки. З дорсальної стінки розвивається покривна пластинка (чотиригорбкове тіло), а з вентральної – ніжки середнього мозку.

Ромбоподібний мозок (*rhombencephalon*) ділиться на **задній** (*metencephalon*) і **довгастий** (*myelencephalon*). Із заднього формується мозочок (спочатку черв'як мозочка, а потім півкулі), а також міст. Довгастий мозок перетворюється на *medulla oblongata*. Стінки ромбоподібного мозку товщають як з боків, так і на дні, тільки склепіння залишається у вигляді тонкої пластинки. Порожнина перетворюється на IV шлуночок, який сполучається з сільвієвим водопроводом і з центральним каналом спинного мозку.

У результаті нерівномірного розвитку мозкових міхурів мозкова трубка починає згинатися (на рівні середнього мозку – *тім'яний прогин*, у ділянці заднього мозку – *мостовий* і в місці переходу додаткового мозку в спинний – *потиличний прогин*). Тім'яний і потиличний прогини обернені назовні, а мостовий – всередину. Структури головного мозку, що формуються з первинного мозкового міхура (середній, задній і довгастий мозок), складають стовбур головного мозку (*truncus cerebri*). Він є ростральним продовженням спинного мозку і має з ним загальні риси будови. Парна обмежуюча борозна (*sulcus limitans*), проходячи по латеральних стінках спинного мозку і стовбурового відділу головного мозку, ділить мозкову трубку на основну (вентральну) і крилоподібну (дорсальну) пластинки. З основної пластинки формуються моторні структури (передні роги спинного мозку, рухові ядра черепномозкових нервів). Над примежовою борозною з крилоподібної пластинки розвиваються сенсорні структури (задні роги спинного мозку, сенсорні ядра стовбура мозку), у межах самої примежової борозни – центри вегетативної нервової системи.

Таблиця 11

Ембріогенез головного мозку

<table>
<tr><th>Стадія двох мозкових міхурів</th><th>Стадія трьох мозкових міхурів</th><th>Стадія п'яти мозкових міхурів</th><th>Похідні</th></tr>
<tr><td rowspan="5">Archencephalon</td><td rowspan="2">Rhombencephalon (ромбоподібний мозок)</td><td>Myelencephalon (довгастий мозок)</td><td>Medula oblongata (довгастий мозок)</td></tr>
<tr><td>Metencephalon (задній мозок)</td><td>З вентральної частини – pons (міст), з дорсальної – cerebellum (мозочок)</td></tr>
<tr><td colspan="3">Порожнини: Залишок порожнини rhombencephalon (ромбоподібного мозку) – ventriculus quaratus загальна порожнина для myelencephalon (довгастого мозку) і metencep (заднього мозку)</td></tr>
<tr><td>Mesencephalon (середній мозок)</td><td>Mesencephalon (середній мозок)</td><td>Mesencephalon (середній мозок). З дорсальної стінки – lamina tecti (покривна пластинка), з вентральної – pedunculli cerebri (ніжки середнього мозку)</td></tr>
<tr><td colspan="3">Порожнини: Aquaductus cerebri (сільвіїв водопровід)</td></tr>
<tr><td rowspan="4">Deiterencephalon</td><td rowspan="4">Prosencephalon (передній мозок)</td><td>Diencephalon (проміжний мозок)</td><td>Thalamencephalon (таламічний мозок) et hypothalamus (гіпоталамічна ділянка)</td></tr>
<tr><td colspan="2">Порожнини: Ventriculus tertius (3-й шлуночок</td></tr>
<tr><td>Telencephalon (кінцевий мозок)</td><td>hemispheria cerebri (великі півкулі)</td></tr>
<tr><td colspan="2">Порожнини: Ventriculus lateralis (бічні шлуночки – 1-й і 2-й)</td></tr>
</table>

Похідні архенцефалону (*telencephalon* і *diencephalon*) створюють підкіркові структури і кору. Тут немає основної пластинки (вона закінчується в середньому мозку), отже і немає рухових та вегетативних ядер. Весь передній мозок розвивається з крилоподібної пластинки, тому в ньому є лише сенсорні структури. Борозни і звивина виникають внаслідок нерівномірного росту самого мозку, що пов'язано з розвитком окремих його частин. Так, на місці нюхового мозку виникають *sulcus olfactorius*, *sulcus hippocampi* і *sulcus*

cinguli; на межі кіркових кінців шкірного і рухового аналізаторів – *sulcus centralis*; на межі рухового аналізатора і премоторної зони, що одержують імпульси від нутрощів,– *sulcus precentralis*; на місці слухового аналізатора – *sulcus temporalis superior*; у ділянці зорового аналізатора – *sulcus calcarinus* і *sulcus parietooccipitalis*. Всі ці борозни, що з'являються раніше інших і відрізняються абсолютною постійністю, відносяться до *первинних* борозен. Решта борозен, що мають найменування і що також виникають у зв'язку з розвитком аналізаторів, але з'являються дещо пізніше і відрізняються меншою постійністю, відноситься до *вторинних* борозен. На момент народження є всі борозни – первинні і вторинні. Нарешті, чисельні дрібні борозенки, що не мають назв, з'являються не тільки в утробному житті, але і після народження. Вони украй непостійні за часом появи, місцем і кількістю; це *третинні* борозни. Від ступеня їх розвитку залежить вся різноманітність і складність мозкового рельєфу (табл. 11).

2.15.2. Розвиток вегетативної нервової системи

РОЗВИТОК СИМПАТИЧНОГО ВІДДІЛУ

Джерелом симпатичних гангліїв є ділянка ектодерми – нервовий гребінь, яка виділяється з дорсальних відділів нервової трубки, що замикається. Клітини нервового гребеня починають мігрувати у вентральному напрямі до місця зачатку гангліїв і сплетень. Процес міграції підпорядкований краніокаудальному градієнту. У процесі цілеспрямованого переміщення клітин, їх зупинки і початку специфічного тканинного диференціювання велике значення надається компонентам позаклітинного матриксу. Мігруючі клітини ззовні спочатку не відрізняються від мезенхімних елементів, потім відбувається їх

диференціювання у напрямі нейробластів, гліобластів і "дрібних гранулярних" клітин, відомих також як "дрібні інтенсивно флуоресціюючі" (МІФ) клітини.

Симпатичні нервові вузли походять із тулубового відділу нервового гребеня (8 – 28-й соміти), як і відповідні спинномозкові чутливі ганглії і мозкова речовина надниркових залоз. Спочатку відбувається зачаток паравертебральних (біляхребетних) тяжів, що сегментуються потім на окремі вузли. Від зачатків біляхребетних – примежових симпатичних стовбурів відходять гілки, що охоплюють аорту і створюють основу передхребетних нервових сплетень черевної порожнини,– формується черевне сплетення. Розвиваються чисельні нервові сплетення внутрішніх органів. Формування верхнього, середнього і шийно-грудного (зірчастого) симпатичних вузлів відмічено у 6 – 7-тижневих ембріонів. Передхребетне нервове сплетення на 2-му місяці розвитку в ембріона людини знаходиться на домедіаторному етапі онтогенезу. Динаміка перетворень клітин, що мігрували в місце зачатку симпатичних гангліїв, пов’язана з впливом проникаючих сюди прегангліонарних нервових волокон, що створюють прості контакти з нейробластами. Особливий інтерес має формування на нейробластах синапсів. Судячи з нейрогістохімічних і ультраструктурних досліджень, активізація формування міжнейронних і нейротканинних зв’язків збігається з початком плодового періоду і характеризується виявленням медіаторів у нервових закінченнях. Цей процес відбувається в органах гетерохронно і характеризується першими проявами їх життєдіяльності. Виниклий

"медіаторний етап" онтогенезу вегетативної нервової системи супроводжується активізацією симпатогенезу і стимуляцією диференціювання гліобластів.

Актуальна проблема загибелі частини елементів вегетативної нервової системи в пренатальному періоді – вважається, що для повноцінного існування нейронів необхідне їх включення в міжнейронні зв’язки, а також формування нейротканинних контактів. Тут необхідно відзначити і явища апоптозу, характерні більшою мірою для другої половини пренатального життя людини. З настанням медіаторного етапу посилюються процеси проникнення нервових волокон у нервові вузли примежових симпатичних стовбурів і серед симпатичних преаортальних сплетень грудної і черевної порожнин, формування їх перехресних зв’язків.

У постнатальному періоді інтенсивність диференціювання симпатичного відділу нервової системи зростає; наприклад, у дітей відбувається різке збільшення показників щільності адренергічних нервових сплетень серця. До часу статевої зрілості досягає максимуму синаптогенез у симпатичних нервових вузлах і завершуються процеси мієлінізації. Важливо підкреслити, що на рівні розташування симпатичних ядер спинного мозку і дещо каудальніше їх у центральному каналі до цього часу досягає повного розвитку залоза внутрішньої секреції, названа "інтраспінальний орган". Цей "орган" вперше описаний у 1972 р. П.А. Мотавкіним і А.П. Бахтіновим. Були виділені активні речовини, властиві цій залозі внутрішньої секреції, побудованої з епендимних клітин. Передбачається, що залоза бере участь у реалізації статевих функцій організму.

До часу настання статевої зрілості показники щільності розподілу симпатичних сплетень стабілізуються. Встановлено, що тривалість стабільного стану симпатичного відділу вегетативної нервової системи відносно невелика, особливо в таких органах людини, як серце, та стінках

магістральних кровоносних судин. Так, у нормі вже на четвертому десятилітті життя людини (з індивідуальними коливаннями) починається інволюція адренергічних нервових сплетень. У старості настає **"постмедіаторний етап"** онтогенезу нервових сплетень, якому передує зниження аксонального транспорту речовин. У гангліях гине все більша кількість нейронів при відносному збільшенні числа "темних" клітин, відбувається ріст сполучнотканинної строми нервових вузлів.

РОЗВИТОК ПАРАСИМПАТИЧНОГО ВІДДІЛУ

У філогенезі цей відділ нервової системи виникає раніше, ніж симпатичний. В ембріогенезі його гангліїрозвиваються у краніальному відділі зародка з нервових плакід і нервового гребеня (1 – 7-й соміти), а в люмбосакральній частині ембріона – з нервового гребеня каудальніше 28-го соміта. У морфогенезі нервового гребеня спостерігаються послідовні фази: утворення, конденсація і міграція клітин. Спочатку гангліїпарасимпатичної природи формуються в ділянці голови. Зачатки інтрамуральних нервових вузлів у грудній і черевній порожнинах дещо запізнюється у порівнянні з примежовими симпатичними стовбурами, оскільки мігруючі попередники нейро- і гліоцитів досягають серця, стінок травного тракту й інших органів, коли частина клітин нервового гребеня вже пройшла коротший шлях до місць формування симпатичних гангліїв.

Розвиток внутрішньоорганних нервових вузлів можна прослідкувати на прикладі серця людини. При ультраструктурному аналізі передсердя у 5-тижневих ембріонів серед мезенхіми в стінках виявляються нейрональні клітини. Ці клітини місцями мають контакти з нервовими волокнами. Таким чином, елементи

внутрішньоорганних гангліїв мають на цій стадії дифузне розташування.

До часу початку **медіаторного етапу** онтогенезу вегетативної нервової системи (у середньому, починаючи з 9-го тижня утробного життя) у зачатках серцевих гангліїв спостерігається процес зосередження нейробластів у різновеликі компактні формування, що містять 10 – 20 клітин, які диференціюються. Розміри внутрішньосерцевих нейронів із настанням медіаторного етапу збільшуються. Частіше трапляються аксодендритичні синапси. На малих гранулярних клітинах також виявляються синаптичні контакти. Гліальні елементи на стадії компактних гангліїв оточують їх зачатки лише з периферії.

Будова дефінітиву парасимпатичних гангліїв характеризується не тільки інтенсивним диференціюванням певної частини нервових клітин, що містяться в них, і їх синаптичних зв'язків, але і розвитком гліальних прошарків, сполучнотканинного остову і мікроциркуляторного русла. Ці особливості розвитку починають виявлятися у плода людини в середньому з 20-го тижня утробного життя, а мієлінізовані волокна в серцевих нервових вузлах визначаються з 7-місячного віку. Отже, медіаторний етап онтогенезу вегетативної нервової системи починається під час переходу зародка в плодовий період і характеризується активним синтезом у холін- і адренергічних клітинах основних медіаторів, що виявляються як у синапсах, так і нервових закінченнях. У міру проявів функціональної активності вегетативних нейронів розвивається їх гліальне оточення і васкуляризація. Розвиток вегетативних сплетень невід'ємний від формування аферентних нервових закінчень і рецепторних полів, що також виникають *гетерохронно у різних органах*.

У постнатальному періоді диференціювання внутрішньоорганних гангліїв виражається у збільшенні розмірів нейронів і їх ядер, ускладненні галуження відростків і організації синаптичних зв'язків та наростанні маси гліальних елементів. У складі нервових стовбурів і в гангліях видно чисельні інтерстиціальні клітини Кахаля. Інволютивні зміни парасимпатичних нервових елементів починаються пізніше, ніж симпатичних. Проте з віком кількість нейронів у серцевих гангліях зменшується, падає активність синтезу ацетилхоліну, у серці залишаються поодинокі холінергічні волокна, навколо нервових волокон у серцевих гангліях утворюються багатошарові гліальні оболонки.

Постмедіаторний етап онтогенезу призводить до порушення інтегрованості вегетативної нервової системи і передує загибелі організму.

РОЗВИТОК МЕТАСИМПАТИЧНОГО ВІДДІЛУ

Згідно із сучасними уявленями про ембріогенез і диференціацію метасимпатичних нейронів, виділяють три їх джерела:

1) клітини, що мігрують із стінок нервової трубки по парасимпатичних волокнах на периферію;

2) нейрони примежового симпатичного стовбура, що мігрують по симпатичних провідниках;

3) нейрони, що виникають у результаті мітотичного поділу клітин, що вже надійшли в стінку органа.

Особливості ембріогенезу визначають надалі специфіку іннервації метасимпатичних гангліїв симпатичними і парасимпатичними провідниками.

2.15.3. Розвиток черепних нервів

1. Нерви, що розвинулися шляхом злиття спинномозкових нервів.

Під'язиковий нерв (XII пара), n. hypoglossus – результат злиття 3 – 4 спинномозкових (потиличних) сегментарних нервів, що існують у тварин самостійно та іннервують під'язикову мускулатуру.

2. Похідні зябрових дуг.

До цієї групи відносяться *V, VII, VIII, IX, X, XI черепні нерви*, які, як гомологи задніх корінців спинномозкових нервів, забезпечені нервовими вузлами, що лежать поза мозком, із псевдоуніполярними клітинами, що знаходяться в них. Ці нерви розвиваються у зв'язку із заднім (ромбоподібним) мозком. Разом із чутливими волокнами вони містять у собі і рухові, такі, що іннервують мускулатуру зябрового апарату. *Трійчастий нерв (V пара), n. trigeminus*, розвивається у зв'язку з першою зябровою дугою (мандибулярною). Як нерв першої зябрової дуги n. trigeminus іннервує розвинуті з неї жувальні м'язи, м'язи дна порожнини рота і містить витікаючі від їх рецепторів аферентні (пропріорецептивні) волокна, що закінчуються в чутливих ядрах нерва.

Лицевий нерв (VII пара), n. facialis, є змішаним нервом; як нерв другої зябрової дуги іннервує розвинуті з неї м'язи – всі мімічні, частину під'язикових і містить, які виходять з його рухового ядра еферентні (рухові) волокна до цих м'язів та аферентні (пропріорецептивні) волокна від рецепторів останніх.

Присінково-завитковий нерв (VIII пара), n. vestibulocochlearis – аферентний нерв, що відокремився від лицевого нерва, містить соматично-чутливі волокна, що йдуть від органа слуху і гравітації.

Язикоглотковий нерв (IX пара), n. glossopharyngeus, нерв третьої зябрової дуги, у процесі розвитку відокремився від X пари нервів, *n. vagus*. Аферентно-еферентний за складом.

Блукаючий нерв (X пара), n. vagus, що розвинувся з четвертої і подальших зябрових дуг, називається так внаслідок поширення його розповсюдження, повний змішаний нерв.

Додатковий нерв (XI пара), n. accessorius, розвивається з останніх зябрових дуг, еферентно-моторний за функцією.

3. Нерви, що розвиваються у зв'язку з головними міотомами.

Сюди відносять еферентно-соматичні нерви для іннервації м'язів очного яблука.

У складі окорухового нерва йдуть також парасимпатичні гілки для м'язів зіниці.

Окоруховий нерв (III пара), n. oculomotorius, за розвитком – руховий корінець першого передвушного міотома.

Блоковий нерв (IV пара), n. trochlearis, за розвитком – руховий корінець другого передвушного міотома.

Відвідний нерв (VI), n. abducens – руховий корінець третього передвушного міотома.

4. Нерви – похідні мозку.

Нюхові нерви (I пара), nn. olfactorii, розвиваються з нюхового мозку, що виникли у зв'язку з рецептором нюху.

Зоровий нерв (II пара), n. opticus, у процесі ембріогенезу росте як ніжка очного келиха з проміжного мозку, а в процесі філогенезу пов'язаний із середнім мозком, що виникає у зв'язку з рецептором світла, чим і пояснюються його міцні зв'язки з цими відділами головного мозку.

2.16. Розвиток органів чуття

2.16.1. Розвиток органа зору

Перший зачаток органів зору виникає у формі очних пухирців, що є випинаннями бічних стінок проміжного мозку. Латеральні, розширені частини очних пухирців вп’ячуються на зразок того, як це відбувається з вегетативною частиною бластули, і зачатки очей набувають форми двошарових **очних келихів**, або **чаш**. Стеблинками ("ніжки" келихів) є зачатки зорових нервів (точніше – трактів або пучків), а розширені двошарові частини – зачатки сітчастої оболонки ока. При цьому зовнішній, тонший листок очного келиха стає пігментним епітелієм, а внутрішній листок диференціюється в решту шарів сітківки. Судинна оболонка і склера розвиваються з мезенхіми, що оточує очний келих.

Ще на стадії очних пухирців у тих місцях ектодерми, до яких прилягають справа і зліва очні пухирці, виникають потовщення – плакоди кришталиків. Одночасно з очними пухирцями відбувається вп’ячування цих плакод, потім відшарування їх від шкірної ектодерми у вигляді двох пухирців і втягування їх у порожнину очних келихів. Зовнішні, звернені до шкірної ектодерми, стінки пухирців залишаються тонкими і утворюють так званий епітелій сумки кришталика, а внутрішні стінки товщають і утворюють тіло кришталика. Клітини тут стають високопризматичними і надалі перетворюються на волокна кришталиків.

Краї очного келиха, сильно стоншуючись, загинаються назовні від кришталика, даючи основу райдужки. У ній, за рахунок частини клітин краю очного келиха, розвиваються скоротливі елементи нейральної природи – волокна сфінктера і розширювача зіниці.

Шкірна ектодерма, що зімкнулася після відшарування від неї зачатків кришталиків, утворює в цьому місці прозорий, неороговілий епітелій рогівки. Мезенхіма, що підстилає його, диференціюється у сполучнотканинну основу рогівки, що є прямим продовженням склери. Передня камера ока, яка утворилася між рогівкою і райдужкою, вистилається тонким шаром плоских клітин, так званим *десцеметовим ендотелієм*, що має нейральне походження; його клітини, мабуть, виселяються з країв очного келиха, що загинаються через краї зіниці на передній (зовнішній) бік райдужки. В основному нейрогліальне походження має і склоподібне тіло.

Стеблинки очних келихів поступово втрачають свою порожнину, оскільки в них вростають центральні відростки гангліозних клітин сітківки, створюючи волокна зорового нерва. Ці волокна вростають далі до зорових горбків, зв'язуючи сітківку з мозком. Але оскільки сама сітківка (і очна стеблинка) виникає як вирости мозку, то волокна зорового нерва не виходять за межі мозку, і їх слід порівнювати не з волокнами периферійних нервів, а з провідними шляхами трактів або пучків головного і спинного мозку. Ось чому зоровий нерв правильніше називати не нервом, а *зоровим трактом* або *пучком*.

2.16.2. Розвиток органа слуху і рівноваги

Розвиток органа слуху починається з виникнення в задній частині голови, над першою парою зябрових щілин, двох (парних) потовщень ектодерми – *лабіринтових плакод*. Потім ці потовщення вп'ячуються, перетворюючись на ямки, відшаровуються від ектодерми і занурюються в мезенхіму, перетворюючись на так звані *слухові пухирці*, які є зачатком внутрішнього вуха. Частина клітин цих пухирців,

ще до їх повного замикання, виселяється в навколишню мезенхіму і тут утворює зачатки чутливих гангліїв VIII пари черепномозкових нервів. Шляхом складної еволюції форми слухові пухирці перетворюються на *перетинковий лабіринт*. До ділянок перетинкового лабіринту (чутливих клітин статичних гребінців і плям, а також кортієвого органа), що спеціалізуються на сприйнятті подразнень, підростають периферичні відростки (дендрити) нервових клітин чутливих гангліїв VIII пари нервів. Слухові пухирця диференціюються на два відділи – орган *рівноваги* (мішечок, маточка, напівкружні канали) і орган *слуху* (завиток) – ганглій VIII пари також підрозділяється на два ганглії: присінковий і спіральний. Навколо перетинкового лабіринту ущільнюються мезенхіма, утворюючи надалі кісткову тканину кісткового лабіринту.

Середнє вухо (барабанна порожнина) виникає з передньої пари зябрових кишень. З'єднання зябрової кишені з глотковою ділянкою передньої кишки зберігається у вигляді євстахієвої труби. Зовнішній слуховий прохід утворюється за рахунок першої пари зябрових щілин, а вушна раковина – з шкірної складки, що оточує зовнішній слуховий отвір, у сполучній тканині якої диференціюється еластичний хрящ. У ссавців і людини, на відміну від нижчих хребетних, не відбувається прориву зябрових щілин у зяброві кишені; епітелій дна I зябрової щілини і епітелій дна I зябрової кишені разом з розділяючим їх тонким сполучнотканинним прошарком утворюють барабанну перетинку. У мезенхімі, що оточує епітеліальну зяброву кишеню, розвиваються слухові кісточки: **молоточок** – із суглобової голівки меккелева хряща і накладної суглобової кісточки (*os articulare*), **коваделко** – з піднебінноквадратної кістки, **стремінце** – з частин гіоїдної дуги.

2.16.3. Розвиток органа нюху

Людина, так само як і решта приматів, користується нюхом у меншій мірі і нюхова сенсорна система розвинена слабкіше. Кількість внутрішніх носових раковин у людини редукується до трьох, хоча ембріонально закладається до п’яти. У людини внаслідок розвитку неокортексу і зменшення значення нюху нюхова кора займає незначну площу поверхні.

До органів нюху зазвичай відносять також трубчастий *якобсонів*, або *вомероназальний орган* (*vomer* – чепець), розташований у наземних хребетних в основі носової перегородки. Він добре розвинений у плазунів і ссавців.

Зачатком нюхової вистілки органа нюху хребетних служить передня частина нервової пластинки, що згодом відособляється. Спочатку утворюються парні пластиноподібні локальні потовщення ектодермального епітелію, розташовані в ділянці передньої частини голови і названі **нюховими плакодами**. У процесі подальшого розвитку периферична частина нюхового аналізатора відділяється від зачатка центральної нервової системи і потім повторно за допомогою нюхового нерва зв’язується з аналізатором. Плакоди перетворюються на нюхові мішки внаслідок вп’ячування центральної ділянки та переміщення клітин. Нюхові мішки сполучаються із зовнішнім середовищем за допомогою отворів – ніздрів. Клітинні елементи стінок нюхових мішків диференціюються в нюховий епітелій, який складається з рецепторних (нюхових) і опорних клітин. Центральні відростки нюхових клітин, об’єднавшись між собою, утворюють пучки, які у вигляді ниток нюхового нерва прямують до нюхових цибулин головного мозку. Тут надалі здійснюється

синаптичний контакт між терміналями аксонів і дендритами мітральних нейронів нюхових цибулин. Деякі ділянки ембріональної епітеліоподібної нюхової вистілки, занурюючись у сполучну тканину, перетворюються на *нюхові (боуменові) залози*.

2.16.4. Розвиток органа смаку

Смакові сосочки (грибоподібні і жолобчасті) формуються в ембріогенезі ссавців як випинання слизової оболонки язика на його дорсальній поверхні. Сполучнотканинна основа сосочка розвивається з мезенхіми. Перші етапи розвитку сосочків зумовлюються активною взаємодією епітелію і сполучної тканини, але не виключається вплив нервових волокон. На наступній стадії у сполучній тканині сосочків з'являються чисельні нервові волокна, оточені шванновськими клітинами, кровоносними капілярами і фібробластами. Частина нервових волокон прилягає до базальної пластини, але не входить в епітелій. На цій же стадії в деяких базальних клітинах епітелію сосочків починають синтезуватися електроннощільні гранули – перші ознаки трансформації епітелію в клітини смакових бруньок (СБ). Далі відбувається розшарування базальної пластинки, і нервові волокна входять в епітелій. Базальні гранульовані відділи клітин витягуються в сполучну тканину назустріч підростаючим нервовим волокнам, при цьому частина таких клітин утворює синаптичні контакти з аферентними нейронами, які властиві тільки рецепторним елементам СБ. На подальших стадіях у СБ ссавців чітко ідентифікуються три типи клітин, диференціювання яких закінчується утворенням на їх вершині мікроворсинок, що з'єднуються через смакову пору з порожниною рота. До цього терміну в складі СБ виявляються базальні клітини.

У людини розвиток СБ у жолобчастому сосочку починається в першій третині вагітності (6 – 7-й тижні) також із появою в сполучній тканині сосочків нервових волокон. Частина нервових волокон, звільняючись від шванновських клітин, входить в епітелій і контактує з клітинами СБ, що диференціюються, які можна розділити за електронною щільністю цитоплазми на темні (1-й тип) і світлі (2-й тип). За розвитком кількість клітин 2-го типу збільшується, а 1-го – зменшується. До 15-го тижня у СБ плода людини з'являється ще один – 3-й тип клітин з електроннощільними везикулами у під'ядерній частині клітин. Аналогічні гранули описані тільки в рецепторних клітинах дефінітивів СБ людини. Формування мікроворсинок на вершині апікальних відділів клітин і смакових пор відбувається до 18-го тижня. Починаючи з цієї стадії, можна ідентифікувати три типи клітин, подібних за ультраструктурною організацією з клітинами СБ дорослих осіб.

Таким чином, диференціювання СБ на язиці людини і ссавців завжди відбувається у смакових сосочках, епітеліальні клітини яких, мабуть, відрізняються від клітин сусіднього епітелію. Диференціювання СБ починається після входження нервових волокон у базальну частину епітелію, причому першими волокнами, з якими клітини, що диференціюються, встановлюють синаптичні контакти, є аферентні. Наявність синапсів клітин з аферентами побічно свідчить про наявність ще в зачатку СБ принаймні двох типів клітин (рецепторних і опорних), диференціювання апікальних відділів яких визначається їх взаєминами з інтрагемальними волокнами.

2.17. Розвиток шкіри та її похідних

Шкіра (derma) – загальний зовнішній покрив тіла, складається з епідермісу і дерми; розвивається з двох зачатків – ектодермального і мезодермального зародкових листків. Під час гаструляції проспективна. Епідермальна частина шкіри утворюється з ектодерми. Спочатку ембріональний епідерміс складається з одного шару сплощених клітин, а на 2-му місяці в ембріона утворюється двошаровий епідерміс. Поверхневі плоскі клітини епідермісу (перидерма) зберігаються від 5-го тижня до 6-го місяця утробного розвитку, після чого відокремлюються; призматичні клітини глибокого другого шару при цьому посилено діляться, у результаті чого епідерміс стає багатошаровим. На 4 – 5-му місяці розвитку в епідерміс вростають нервові закінчення. Покриви тіла виконують роль захисту від шкідливих впливів, функцію сприйняття подразнень, а також беруть участь в обміні речовин, нерідко є додатковим органом дихання і виділення. У багатоклітинних тварин вони утворені епідермісом ектодермічного походження і сполучнотканинною дермою, яка є похідною мезодерми.Шкіра має загальну поверхню 1,5 – 2,5 м^2 і захищає тіло від зовнішніх впливів, бере участь у диханні, виділенні, терморегуляції, сприйнятті подразнень та ін. Складається шкіра з трьох шарів: епідермісу, дерми і підшкірної жирової клітковини. Важливими для організму є похідні шкіри – нігті, волосся, шкірні залози, які є залозами зовнішньої секреції і поділяються на потові, сальні та молочні.

Шкірний епітелій (епідерміс) розвивається з шкірної ектодерми. У раннього людського зародка він одношаровий, потім диференціюється у дво- і багатошаровий неороговівший, який пізніше починає

ороговівати. Основа шкіри (дерма, кутис) має походження з мезодерми, беручи початок із дерматомів, що розпушуються (шкірних пластинок сомітів).

Похідні шкіри (волосся, нігті, залози) розвиваються за рахунок епідермісу. Потові залози виникають у вигляді щільних вп'ячувань епітелію у сполучну тканину. Просвіт у них з'являється пізніше. Зачатки волосся з'являються в зародка людини на 3-му місяці утробного розвитку. За способом свого утворення волосся вельми нагадує залози. Пізніше в такому щільному зачатку з'являється просвіт – порожнина зовнішньої волосяної піхви. Кінець волосяного зачатка стає волосяною цибулиною, в яку врастає знизу сполучнотканинний сосочок із судинами, що живлять волосину, яка розвивається. Від цибулини, у результаті посиленого розмноження клітин, починає врастати в щільну клітинну масу епітеліального циліндра конусоподібний зачаток волосини. При цьому центральні клітини циліндра ороговівають і розпадаються, внаслідок чого в щільному епітеліальному циліндрі формується вищезгаданий центральний канал, що поступово продовжується в бік епідермісу і, врешті-решт, відкривається на його поверхні. На місці переходу епітеліального циліндра в епідерміс волосяний канал йде паралельно поверхні, утворюючи різкий перегин. Неороговівші клітини епітеліального циліндра, що залишилися, утворюють зовнішню волосяну піхву. Конусоподібний зачаток волосини оточений шаром ороговівших клітин, які формують внутрішню волосяну піхву. Пізніше, коли і кінець самої волосини достатньо ороговіває, він прориває внутрішню волосяну піхву і далі самостійно прокладає собі дорогу в епітеліальному циліндрі. До 5 – 6-го місяців внутрішньоутробного

розвитку весь плід вкритий волосяним покривом, так званим *lanugo*, який пізніше відпадає і замінюється новими генераціями волосся лише на голові. Сальні залози виникають у вигляді бічних випинань циліндрового волосяного зачатка. Сполучнотканинна волосяна сумка і гладенький м'яз, що підіймає волосину, диференціюються з мезенхіми.

Похідні шкіри (волосся, нігті, залози) розвиваються за рахунок епідермісу. Потові залози виникають у вигляді щільних вп'ячувань епітелію у сполучну тканину. Просвіт у них з'являється пізніше. Зачатки волосся з'являються в зародка людини на 3-му місяці утробного розвитку. За способом свого утворення волосся вельми нагадує залози. Пізніше в такому щільному зачатку з'являється просвіт – порожнина зовнішньої волосяної піхви. Кінець волосяного зачатка стає волосяною цибулиною, в яку врастає знизу сполучнотканинний сосочок із судинами, що живлять волосину, яка розвивається. Від цибулини, у результаті посиленого розмноження клітин, починає врастати в щільну клітинну масу епітеліального циліндра конусоподібний зачаток волосини. При цьому центральні клітини циліндра ороговівають і розпадаються, внаслідок чого в щільному епітеліальному циліндрі формується вищезгаданий центральний канал, що поступово продовжується в бік епідермісу і, врешті-решт, відкривається на його поверхні. На місці переходу епітеліального циліндра в епідерміс волосяний канал йде паралельно поверхні, утворюючи різкий перегин. Неороговівші клітини епітеліального циліндра, що залишилися, утворюють зовнішню волосяну піхву. Конусоподібний зачаток волосини оточений шаром ороговівших клітин, які формують внутрішню волосяну

піхву. До 5 – 6-го місяців внутрішньоутробного розвитку весь плід вкритий волосяним покривом, так званим lanugo, який пізніше відпадає і замінюється новими генераціями волосся лише на голові. Сальні залози виникають у вигляді бічних випинань циліндрового волосяного зачатка. Сполучнотканинна волосяна сумка і гладенький м’яз, що підіймає волосину, диференціюються з мезенхіми.

Молочна залоза (glandula mammaria, mamma) – залоза зовнішньої секреції, одна із вторинних статевих ознак. Молочні залози видозмінюються у філогенезі від специфічних (апокринових) потових залоз, відрізняються значно складнішою будовою (розгалуження кінцевих відділів і вивідних проток). Парний орган, що розвивається з ектодерми і є видозміненими шкірними потовими апокринними залозами. Вирізняють чотири фази розвитку молочної залози: мамогенез, лактогенез, лактопоез, молоковіддача. Розвиток молочних залоз плоду починається з 8-го тижня розвитку. Молочні залози формуються у вигляді масивних вростань шкірного епітелію, що ділиться, у сполучну тканину. Як і при розвитку потових залоз, просвіт у них з’являється пізніше. Зачатки молочних залоз з’являються у місцях "молочних крапок", розташованих на "молочних лініях".

ЧАСТИНА ІІІ. РАННЯ ДІАГНОСТИКА РОЗВИТКУ ПЛОДІВ

Щороку серед новонароджених в Україні, за даними медико-генетичної служби МОЗ України, фіксується до 3 тисяч випадків природжених вад різних органів та систем. В умовах складної демографічної ситуації проблема збереження новонароджених в Україні набуває дедалі більшої актуальності. Забруднення довкілля та загострення несприятливої екологічної ситуації внаслідок Чорнобильської катастрофи, недотримання здорового способу життя, незбалансоване харчування, погіршення матеріальних умов населення, тягар накопичених генетичних дефектів негативно впливають на генофонд України. Все це призводить до природжених вад та інших тяжких спадкових хвороб, інколи до інвалідності та смерті новонароджених.

Природжені вади розвитку, які підлягають обов'язковій реєстрації:

1) аненцефалія;
2) спинномозкова грижа;
3) енцефалоцеле;
4) гідроцефалія;
5) мікротія;
6) розщелина губи;
7) розщелина піднебіння;
8) природжені вади серця;
9) атрезія стравоходу;
10) атрезія ануса;
11) гіпоспадія;
12) редукційні вади кінцівок;
13) полідактилія;
14) діафрагмальна грижа;

15) агенезія і дисгенезія нирок;

16) грижа пупкового канатика;

17) гастрошизис;

18) синдром Дауна;

19) множинні природжені вади розвитку.

Прогноз здоров'я і випадки природжених порушень розвитку багато в чому залежать від природи і ступеню важкості вад, а також можливості їх корекції. У цілому показано, що 25% дітей з природженими вадами розвитку гине в ранньому дитячому віці, у 25% залишаються стійкі фізичні або психічні порушення і тільки 5% мають можливість лікування природжених порушень. Принципи і підходи до лікування природжених аномалій визначаються важкістю порушення функцій ураженого органу, а також залежать від ускладнень.

Абсолютна більшість природжених вад розвитку лікується хірургічними методами. Для виправлення деяких вад, особливо деформацій (природжений вивих стегна, клишавість тощо) застосовується консервативне або комбіноване лікування. При природжених вадах розвитку, загрозливих життю дитини, наприклад при кишковій непрохідності, проводиться екстренне оперативне втручання. Відпрацьовані терміни корекції багатьох природжених вад розвитку (серця, сечостатевої системи, легень, опорно-рухового апарату тощо).

Вади розвитку можуть проявлятися з розвитком дитини, а деякі природжені вади (наприклад, однобічна аренія, аплазія жовчного міхура) можуть протікати безсимптомно. Профілактика природжених вад розвитку повинна бути комплексною і спрямованою на зниження частоти народження дітей з вадами розвитку. Як відомо, існує три рівні профілактики природжених аномалій: первинна, вторинна і третинна профілактика.

1-й рівень – первинна профілактика; профілактичні заходи цього рівня проводяться до зачаття – периконцепційна профілактика. Вона спрямована на усунення причин, що викликають вади, або факторів ризику, які сприяють вадам розвитку плода. До них відносяться заходи, спрямовані на захист людини від дії шкідливих факторів: поліпшення екологічного стану навколишнього середовища, контроль за мутагенністю і тератогенністю медикаментів, продуктів харчування, барвників, гербіцидів, харчових добавок, охорона праці жінок на шкідливих виробництвах (працівники рентгенівських кабінетів, атомних станцій, вірусологічних відділень тощо).

2-й рівень – вторинна профілактика, спрямована на виявлення мертвого плода з подальшим перериванням вагітності або при можливості проведенням лікування плода (внутрішньоутробна корекція вад). На 2-му рівні проводяться масовий ультразвуковий скринінг вагітних жінок, індивідуальне медико-генетичне консультування сімей з ризиком народження хворої дитини, а також дослідження сироваткових маркерів крові вагітної жінки. Важливо постійно проводити аналіз ефективності проведених профілактичних заходів і оцінювати частоту природжених вад розвитку.

3-й рівень – третинна профілактика, спрямована на проведення лікувальних і реабілітаційних заходів з усунення наслідків вади розвитку або їх ускладнень Ефективним інструментом контролю змін частоти природжених аномалій є моніторинг природжених дефектів, тобто систематичний облік і реєстрація всіх випадків вад розвитку в контрольованій популяції, що дозволяє стежити за динамікою частоти вад в цілому і окремих нозологічних форм.

Активне впровадження анте- і перинатальної профілактики природжених вад внутрішніх органів потребує сучасних підходів та методів дослідження внутрішньоутробного періоду онтогенезу. Антенатальна діагностика, терапія, хірургічна корекція і профілактика патології плода – найбільш суттєвий компонент репродуктивної стратегії та перинатології. На сучасному етапі розвитку перинатальної медицини слід реалізувати основний принцип – ставлення до плода як до пацієнта. Широке впровадження у клінічну практику комп'ютерної, магнітно-резонансної томографії, ультразвукової діагностики сприяють своєчасному виявленню і прогнозуванню розвитку перинатальної патології. Враховуючи вимоги сьогодення, важливо поглибити зв'язки між морфологією і клінічними дослідженнями.

Серед причин перинатальної смертності (починаючи з 28-го тижня вагітності і до 6-го тижня періоду після народження) вади розвитку плода та спадкові захворювання займають 2-е місце. Коли ці хвороби плода діагностуються в пізні терміни вагітності, то лікування часто буває неефективним і дитина може народитися з незворотними відхиленнями. Все це робить настільки важливим ранню ефективну діагностику природжених вад і хромосомних захворювань плода.

У розпорядженні акушерів-гінекологів і генетиків численні діагностичні методи, що дозволяють з великою ймовірністю судити про наявність вад розвитку ще тоді, коли дитина перебуває в утробі матері. Своєчасне виявлення природженої вади дозволяє прийняти рішення про припинення вагітності чи морально підготуватися до народження хворої дитини. Крім того, рання перинатальна діагностика дозволяє адекватно контролювати перебіг

вагітності, пологів та неонатального періоду. Сучасні методи аналізу дозволяють дослідити плацентарну недостатність – причину затримки розвитку плода, внутрішньоутробну гіпотрофію та гіпоксію і в кінцевому підсумку – можливості внутрішньоутробної загибелі плода. При важкій патології відбувається затримка розвитку плода, його загибель на різних термінах вагітності або народження плода з гіпотрофією та гіпоксією. Традиційно існують групи ризику виникнення даних проблем: вік майбутньої матері старше 35 років; наявність в родині спадкового захворювання; споріднений шлюб; якщо у подружжя народжувалися діти з хромосомними хворобами або вадами розвитку; безпліддя, мимовільні викидні в анамнезі; шкідливі звички; перенесена вірусна інфекція в ранні терміни вагітності.

Основні методи оцінки стану плода:

Непрямі методи (обстеження вагітної).

Біопсія хоріона – оболонки плодного яйця. Проводиться на 11 – 12 тижні вагітності.

Плацентоцентез – взяття для дослідження часток плаценти. Проводиться з 12-го до 22-го тижня вагітності.

Амніоцентез – прокол передньої черевної стінки, матки і забір навколоплідної рідини. Проводиться на 15-16 тижні вагітності.

Кордоцентез – забір крові в плода з пуповини. Це дослідження проводиться після 20-го тижня вагітності.

Про стан плода судять за біохімічними показниками крові і сечі вагітної, за результатами акушерсько-гінекологічного анамнезу і результатами огляду з обов’язковим ультразвуковим дослідженням. Вельми бажаними, а для жінок групи високого ризику обов’язковими, є медико-генетичні консультації, доповнені

при необхідності результатами бактеріологічного, імунологічного і ендокринологічного обстеження. Біохімічні дослідження маркерної сироватки білків крові вагітної, спрямовані на виявлення жінок груп високого ризику народження дітей з хромосомними хворобами і вадами розвитку.

В останні роки все ширше і ширше використовуються скринінгові методи дослідження вагітних. Скринінг проводиться всім вагітним для виявлення групи ризику. Статистика показує, що серед матерів, які народили дітей з хворобою Дауна, тільки 46% були старше 35 років. Тільки 2,8% мали в анамнезі народження дітей з хромосомними захворюваннями або з вадами розвитку. За допомогою пренатального скринінгу не можна встановити точного діагнозу та виявити всі випадки аномалій, проте він дає змогу виділити групу вагітних, у яких ризик розвитку хромосомних аномалій вищий за ризик ускладнень інвазивної діагностики. Пренатальний скринінг є різновидом популяційного скринінгу і має охоплювати усіх вагітних жінок. Здебільшого скринінг використовують для виявлення хромосомних синдромів та певних вад розвитку: дефектів передньої черевної стінки, невральної трубки. Пренатальнй скринінг запроваджено в медичну практику в 1973 р., коли вперше було доведено чіткий взаємозв'язок між віком матері та ризиком народження дитини з синдромом Дауна.

Пренатальний скринінг має бути максимально точним, що можливо лише за умови дотримання цілої низки вимог:

- чіткої прив'язки до строку вагітності;
- поєднання скринінгу I та II триместрів;
- поєднання біохімічного та ультразвукового скринінгів;
- правильного вибору біохімічних маркерів та надійності методів біохімічної діагностики;

- надійних алгоритмів розрахунку ризиків.

Біохімічний скринінг.

У даний час рекомендується проведення скринінгу на наступні види природжених вад плоду: синдром Дауна, синдром Едвардса (трисомія за 18 парою), дефектів нервової трубки (spina bifida і аненцефалія).

До маркерних сполучень у крові матері відносяться – фетопротеїн, хоріонічний гонадотропін, вільний (неконьюгований) естріол і деякі інші. Всі вони є ембріонспецифічними, тобто продукуються клітинами самого плода або плаценти і надходять в кров матері. Їх концентрація в сироватці крові змінюється залежно від терміну вагітності та від стану плода. Альфа-фетопротеїн – це білок, який виробляється в печінці і шлунково-кишковому тракті ембріона – основний компонент фетальної сироватки на ранніх стадіях вагітності. Білок виробляється жовчним мішком і печінкою плода. Він екскретується в амніотичну рідину з сечею плода, проникає в кров матері через плаценту і всмоктується через плодові оболонки. Підвищення рівня альфа-фетопротеїну може свідчити про наявність вад розвитку центральної нервової системи плода, дефектів передньої черевної стінки (наприклад омфалоцеле), відшарування плаценти. Діагностично інформативним прийнято вважати підвищення рівня альфа-фетопротеїну в 2,5 рази і більше від середнього значення для конкретного терміну вагітності, особливо при поєднанні з підвищенням вмісту іншого сироваткового маркера – хоріонального гонадотропіну. Знижений рівень альфа-фетопротеїну може спостерігатися при хворобі Дауна та інших трисоміях.

Невід'ємною частиною пренатальної діагностики є УЗД, що володіє високою інформативністю і безпекою. Як скринінговим, його слід використовувати в 10 – 14 і в 20 – 24

тижні вагітності. У 10 – 14 тижнів можна виявити грубі вади розвитку плода і в 30% випадків виявляються хромосомні пошкодження та вади розвитку плода.

Області застосування УЗД

Фетометрія – це визначення розмірів плода або його окремих частин за допомогою УЗД. Метод дозволяє уточнити гестаційний вік і вагу плода, визначити біпарієтальний розмір голівки, окружність голівки, окружність живота, довжину стегна.

Діагностика вад розвитку. Сучасна ультразвукова апаратура дозволяє діагностувати навіть незначні вади розвитку шлунково-кишкового тракту, скелета, сечових шляхів, статевих органів, серця і ЦНС. УЗД використовують також для визначення локалізації плаценти і діагностики багатоплідної вагітності.

Оцінка стану плода. За допомогою УЗД оцінюють біофізичний профіль плода і об’єм навколоплідних вод. Використання УЗД для пренатальної діагностики призвело до зниження перинатальної смертності. Дослідження методом Доплера дає можливість оцінити функцію серцево-судинної системи плода і плацентарний кровообіг.

Контроль при інвазивних дослідженнях. УЗД використовують при амніоцентезі, біопсії хоріона і кордоцентезі.

Допплерівське дослідження. Метод дозволяє визначати як безпосереднє значення лінійної швидкості кровотоку в пупковій артерії, аорті, сонних, ниркових і середніх мозкових артеріях плода, так і співвідношення між швидкістю кровотоку в різні фази серцевого циклу. Найчастіше за допомогою ефекту Доплера дослідження проводять після 24 – 26 тижнів вагітності для оцінки кровотоку в пупковій артерії, в середніх мозкових артеріях

головного мозку і життєво важливих органів, плацентарного і маточного кровотоку. Комп'ютерна доплерографія при наявності резус конфлікту при вагітності є єдиним методом, що дозволяє реально оцінити стан плода, наявність і ступінь гемолітичної хвороби. За допомогою цього методу можна діагностувати більшість природжених вад серця у плода вже у другому триместрі вагітності.

При огляді вагітних необхідно диференціювати симетричну і асиметричну затримка розвитку плода, оскільки вони мають різний генез, різний прогноз, і відповідно змінюється тактика ведення пацієнток.

Симетрична затримка внутрішньоутробного розвитку – низькі показники розвитку плода. У такого плода (симетрична) затримка розвитку може бути викликана хромосомними порушеннями, інфекційними захворюваннями або аліментарної недостатністю у матері, з'являється виключно на ранніх термінах вагітності. Відношення розмірів головки і тулуба в межах норми, при цьому плід рівномірно менше передбачуваного терміну вагітності: всі розміри пропорційно зменшені.

Асиметрична затримка внутрішньоутробного розвитку плоду – уповільнення розвитку на пізніх стадіях. При пізньої (асиметричної) затримки росту плода пошкодження виникає на пізніх стадіях розвитку (після 32 тижнів), коли йде найбільш виражене накопичення жиру у плода. Окружність живота буде значно менше нормальних величин, ставлення розмірів головки до розмірів тулуба буде також змінено. Подібна затримка розвитку має місце при недостатності плацентарного кровообігу у матерів з прееклампсією, набряками, протеїнурією, гіпертензією. Прогноз вагітності буде залежати від адекватності лікування матері.

Симетрична затримка внутрішньоутробного розвитку плода:

- відношення розмірів головки до розмірів тулуба плода є нормальним;
- починається на ранніх стадіях вагітності;
- всі розміри зменшені пропорційно.

Асиметрична затримка внутрішньоутробного розвитку плода:

- відношення розмірів головки до розмірів тулуба плода є ненормальним;
- починається на пізніх стадіях вагітності;
- окружності живота значно менше норми.

Повний список вимірів, необхідних для діагностики внутрішньоутробної затримки розвитку включає:

- вимір біпаріетального діаметра;
- вимір окружності голівки плоду;
- вимір окружності живота;
- вимір довжини плода.

УЗД візуалізує мозок, серце, нирки, сечовий міхур, шлунок, спинний мозок, а також визначають прикріплення і кількість судин пуповини.

За допомогою УЗД вимірюють частоту і ритм серцевих скорочень плода.

Інші патологічні зміни. Можна виявити збільшення (набряклість) плаценти, перерозтягання сечового міхура, асцит і виражене розширення чашечно-мискової системи. У матері можна виявити патологію органів малого тазу, наприклад, міому матки. При багатоплідній вагітності відзначають наявність амніотичної перегородки. Це дозволяє виключити монохоріальну моноамніотичну багатоплідну вагітність. Після 24-го тижня вагітності виключають внутрішньоутробну затримку розвитку плодів.

Національний інститут здоров'я США (1984) сформулював такі покази для УЗД:

1. Уточнення терміну вагітності перед кесаревим розтином, пологозбудженням і штучним абортом.

2. Оцінка розвитку плода при наявності факторів ризику внутрішньоутробної затримки розвитку і макросомії: важка прееклампсія, тривала артеріальна гіпертонія, тяжка форма цукрового діабету.

3. Кровотеча з статевих шляхів під час вагітності.

4. Визначення передлежання плода при нестійкому положенні наприкінці вагітності.

5. Підозра на багатоплідну вагітність: якщо вислуховується серцебиття принаймні двох плодів, якщо висота стану дна матки перевищує гестаційний вік і якщо вагітність наступила після індукції овуляції.

6. Невідповідність величини матки терміну вагітності.

7. Об'ємне утворення малого тазу, виявлене при вагінальному дослідженні.

8. Підозра на міхуровий занесок. При цьому можуть спостерігатися артеріальна гіпертонія, протеїнурія, кісти яєчників, відсутність серцебиття плода (при допплерівському дослідженні при терміні вагітності більше 12 тижнів).

9. Істміко-цервікальна недостатність. За допомогою УЗД контролюють стан шийки матки, вибирають оптимальний час для накладення кругового шва.

10. Підозра на позаматкову вагітність або високий ризик цієї патології.

11. Підозра на загибель плода.

12. Інвазивні методи дослідження: фетоскопія, внутрішньоутробне переливання крові, кордоцентез, біопсія хоріона, амніоцентез.

13. Підозра на патологію матки: міома матки, роздвоєна матка, дворога матка.

14. Контроль стану внутрішньоматкового контрацептиву.

15. Спостереження за зростанням яєчникового фолікула.

16. Оцінка біофізичного профілю плода після 28-го тижня вагітності (при підозрі на внутрішньоутробну гіпоксію).

17. Різні маніпуляції під час пологів, наприклад поворот і витяг другого плода при двійні.

18. Підозра на багато- і маловоддя.

19. Підозра на передчасне відшарування плаценти.

20. Зовнішній поворот плода на голівку при тазовому передлежанні.

21. Визначення ваги плода при передчасному виливанні навколоплідних вод і передчасних пологах.

22. Високий рівень альфа-фетопротеїну в сироватці крові вагітної. УЗД проводять для уточнення гестаційного віку і виключення багатоплідної вагітності, аненцефалії і загибелі одного з плодів.

23. Оцінка раніше діагностованих вад розвитку плода.

24. Природжені вади в сімейному анамнезі.

25. Оцінка розвитку плодів при багатоплідній вагітності.

26. Визначення терміну вагітності при пізньому зверненні вагітної до лікаря.

Вагітним необхідно проводити ультразвукові дослідження в певні терміни:

I – 10 – 12 тиждень, коли визначають не тільки кількість плодів і наявність серцебиття, але і товщину комірцевого простору, наявність кісток носа плода, що допоможе запідозрити деякі хромосомні захворювання; основне завдання – виявити основні вади розвитку плода: перевірити наявність голови, рук, ніжок, визначити багатоплідність.

II – 20 – 21 тиждень, можливо визначити більшість відхилень у розвитку плода, кінцівок, а також виявити вади розвитку внутрішніх органів плода.

III – 30 – 32 тижні вагітності визначають зрілість плаценти, кількість навколоплодних вод, масу малюка, передлежання, але якщо вагітність протікає з ускладненням, то до УЗД додають доплерометрію – оцінку швидкості кровотоку.

Іноді УЗД відкладають до терміну 35 – 36 тижнів вагітності за певними показами, наприклад, якщо у жінки є рубець на матці, стан якого потрібно відстежувати зі збільшенням терміну вагітності.

При необхідності дослідження повторюють щомісяця. При підозрі на внутрішньоутробну затримку розвитку призначають додаткове обстеження: стресовий тест, нестресовий тест або визначення біофізичного профілю.

УЗД плодів дозволяє визначити:

1) кількість плодів у матці;

2) точний термін вагітності;

3) серцебиття плода;

4) положення, рухи плода;

5) кількість амніотичної рідини (її може бути менше або більше норми);

6) розміщення плаценти;

7) структуру органів плода, включаючи дефекти;

8) стать плода, яка визначається вже після 15-16-го тижня.

УЗД новонародженим:

1. УЗД судин голови і шиї – визначення бляшок судин, потовщення стінок, деформацій і природжених аномалій.

2. УЗД хребта (шийного і поперекового відділів) – визначення гриж дисків.

3. УЗД суглобів (колінних і тазостегнових, плечових та ін.) – визначення артрозу, артритів, травм, розривів м'язів і сухожиль, ревматичних уражень суглобів.

4. УЗД нервових стовбурів і периферичних нервів – діагностика травм нервів, запалення і набряку.

5. УЗД серця (ЕХО кардіографія) – діагностика вад серця, змін серця при гіпертонічній хворобі, інфарктів та їх наслідків.

6. УЗД артерій ніг – визначення прохідності і запальних змін судин.

7. УЗД вен ніг – діагностика та визначення варикозного розширення вен, визначення тромбозу вен ніг.

8. УЗД артерій і вен рук.

9. Гінекологічне і акушерське УЗД.

10. УЗД органів черевної порожнини – діагностика панкреатиту, холециститу, каменів у нирках і жовчному міхурі, діагностика захворювань печінки

11. УЗД щитоподібної та прищитоподібних залоз – визначення кіст, аденом та іншої патології залоз.

12. Ультразвуковий ендотеліальний тест на визначення еластичності судин – рання, доклінічна діагностика атеросклерозу.

Слід зазначити, що в більшості випадків антенатальна хірургічна корекція не є радикальним методом. Вона створює в основному тільки умови для більш сприятливого розвитку плода або збереження ураженого органу до терміну пологів і подальшого лікування в період новонародженості.

Надзвичайно важливою є раціональна тактика ведення вагітності, вибір способу родорозрішення і подальша тактика лікування плода і новонародженого з урахуванням характеру виявленої патології. З цією метою виділено кілька груп плодів і новонароджених.

Група 1. Патологія, при якій можлива хірургічна корекція при вагітності: конкретизована грижа, гідроторакс, попереково-куприкова тератома, обструкція сечовивідних шляхів, стеноз отвору легеневої артерії, трансфузійний синдром при багатоплідній вагітності, амніотичні тяжі.

Група 2. Патологія, яка вимагає невідкладного хірургічного лікування: пупкова грижа, гастрошизис, атрезія стравоходу, дванадцятипалої кишки, тонкої та товстої кишок, неперфорований анус, конкретизована грижа, кістозний аденоматоз легені, що призводить до дихальної недостатності, важкі вади серця, масивні інтранатальні внутрішньочерепні крововиливи.

Група 3. Патологія, яка вимагає госпіталізації в хірургічне відділення в період новонародження: об'ємні утвори черевної порожнини, секвестр легень, мультикістоз нирки, мегауретер, гідронефроз, екстрофія сечового міхура, тератома в крижовій ділянці, лімфангіома шиї, вади серця з явищами порушення кровообігу, розщеплення губи і піднебіння, гідроцефалія, менінгоцеле головного і спинного мозку, пухлини і кісти головного мозку.

Група 4. Патологія, що вимагає розродження шляхом операції кесарського розтину. Гігантська тератома, омфалоцеле, гастрошизис, лімфангіома шиї великих розмірів, нерозділенні двійнята.

Група 5. Патологія, що дає підстави для обговорення питання про переривання вагітності: полікістоз нирок дорослого типу, ахондроплазія, клапан задньої уретри в поєднанні з двобічний мегауретром, гідронефрозом і мегацистисом, кістозною дисплазією нирок, вираженою гіпоплазією обох нирок, аномалією кінцівок, розщепленням лиця, мікрофтальмією, анофтальмією.

Група 6. Патологія, що вимагає переривання вагітності: аненцефалія, голопрозенцефалія, гідроцефалія, зумовлена синдромом Арнольда-Кіарі, екзенцефалія, черепно- і спинномозкові грижі великих розмірів, розщеплення лиця, агенезія очних яблук, грубі вади серця, ектопія серця, несумісні з життям вади скелета, артеріовенозні аномалії центральної нервової системи, кавернозна гемангіома і деякі інші вади розвитку мозку.

Група 7. Патологія, що вимагає диспансерного спостереження: агенезія мозолистого тіла, кісти головного мозку невеликих розмірів, вади серця, кісти органів черевної порожнини та заочеревинного простору, поодинокі кісти легень, кістозний аденоматоз легень без явищ дихальної недостатності, деформація суглобів, пахово-сечові грижі, водянка оболонок яєчка, кістозні утворення яєчників, вади серця без порушення кровообігу, кардіоміопатія.

Магнітно-резонансна томографія (МРТ) – це складний високоінформативний неінвазивний діагностичний метод. МРТ заснована на явищі ядерно-магнітного резонансу. Суть методу полягає в тому, що сигнали, які генеруються в тілі людини ядрами атомів водню при впливі радіочастотними імпульсами в магнітному полі приймаються у вигляді ехо-сигналів і використовуються для створення зображень внутрішніх органів в будь-якій площині. МРТ сканер отримує зображення, створені на основі магнітних полів, що генеруються людським тілом. На моніторі приладу візуалізуються м’які тканини (м’язи, нерви, мозок, міжхребцеві диски, зв’язки тощо). Аналіз цих зображень допомагає встановити правильний діагноз та призначити лікування. У багатьох випадках тільки МРТ

може отримати діагностичне зображення, необхідне для вибору способу лікування. Рентгенівські або інші види потенційно небезпечного іонізуючого випромінювання в МРТ не використовуються. Найбільш часто застосовуються, так звані, рутинні дослідження органів центральної нервової системи, хребта і кістково-м'язової системи, внутрішніх органів. Ці дослідження дозволяють оцінити структуру органів і її порушення, виявити порушення розвитку, травматичні зміни, пухлини тощо. У переважній більшості випадків застосування контрастного посилення підвищує інформативність дослідження. Для оцінки судин проводиться МРТ-ангіографія, як без використання контрастних речовин, так і з їх використанням. МРТ дозволяє визначити активацію певної ділянки головного мозку під час нормального його функціонування під впливом різних фізичних факторів (наприклад, рух тіла) і при різних патологічних станах.

Використання МРТ плода показало, що цей безпечний метод може бути об'єктивним, уточнюючим методом, що дозволяє візуалізувати, аналізувати і підтвердити або виключити природжену патологію багатьох систем і органів плода. Даний вид обстеження проводиться, як правило, починаючи з 24-го тижня вагітності. При проведенні МРТ плода немає необхідності введення седативних і контрастних речовин в організм матері. Показами до проведення МРТ плода, як правило, є випадки, при яких дані УЗД не дають достатньої інформації або викликають сумніви і вимагають уточнення. При даному виді обстеження можлива двох- або тривимірна візуалізація плода. У більшості випадків метод використовується для виявлення пухлинних

утворень, аномалій будови сечовивідної або травної систем і наявності діафрагмальної грижі тощо.

Інвазивні методи допологової діагностики. Інвазивні – це оперативні методи допологової (пренатальної) діагностики. Інвазивні методи допологової (пренатальної) діагностики дозволяють отримати для дослідження генетичний матеріал ембріона. Необхідність у генетичному дослідженні клітин плоду виникає в разі підозри на природжене або спадкове захворювання. До інвазивних методів пренатальної діагностики відносяться біопсія ворсинок хоріона або плаценти, амніоцентез, кордоцентез. Інвазивні дослідження проводять в амбулаторних умовах. Проводити інвазивні маніпуляції повинен досвідчений фахівець. Інвазивні дослідження проводяться під місцевою анестезією під ультразвуковим контролем. Проводиться пункція (прокол) передньої черевної стінки або доступ здійснюється через канал в шийці матки. Вибір залежить від місця прикріплення плаценти в матці. Далі, не торкаючись плода, здійснюється забір матеріалу для дослідження – частинок ворсинок хоріона або плаценти, амніотичної рідини або крові з пуповинної вени. Інвазивні методи допологової діагностики досить небезпечні. У 1-2% випадків таке втручання викликає викидень. Тому застосовуються інвазивні методи допологової діагностики за показами. Покази – загроза народження дитини з генетичними дефектом (спадковим захворюванням, мутацією). Інвазивні методи пренатальної діагностики дозволяють виключити хромосомну і генну патології плода. Можна виявити хворобу Дауна (наявність зайвої 21-хромосоми),

синдром Клайнфельтера (зайва Х-хромосома), синдром Тернера (недолік Х-хромосоми) тощо. Якщо у одного з батьків є дефектний ген, клітини плоду аналізують на предмет конкретного генного захворювання (піддають молекулярному аналізу). У даний час доступна пренатальна діагностика таких захворювань як гемофілія, фенілкетонурія, м'язова дистрофія Дюшена, муковісцидоз. Проведене вчасно обстеження вагітної дозволяє виявити більшу частину природженої та спадкової патології і запобігти народженню хворої дитини. Слід зазначити, що 40 – 50% природжених вад плода піддаються успішній корекції в разі своєчасного її проведення.

Отже, пренатальна діагностика особливо направлена на допомогу сім'ям високого генетичного ризику. Вчасно отриманий результат дає шанс народитися здоровій дитині у батьків, які обтяжені спадковістю. В інших випадках результати пренатального дослідження ставлять батьків та лікарів перед важким питанням про переривання вагітності. Важливо підкреслити, що тяжка вада має вважатися такою, що не лікується, саме на момент діагнозу, бо майбутні медичні досягнення невідомі. Етичним є надання повної інформації, але тиск на сім'ю абсолютно неприпустимий, навіть якщо вона відмовляється від проведення пренатальної діагностики чи переривання вагітності при тяжких хромосомних аномаліях плода. У кожному випадку треба мати на увазі, що сучасна медицина не застрахована від помилок, і проводити пренатальні дослідження слід дуже обережно.

Клінічні методи діагностики плодів
(Експериментальні дослідження)

На сучасному етапі розвитку медицини профілактика природжених вад розвитку (ВВР) і спадкових захворювань набуває все більшого медичного і соціального значення у зв'язку зі зростанням їх відносного внеску в структуру загальної захворюваності, смертності немовлят та дитячої інвалідності. Так, за даними ВООЗ, частота народження дітей з ВВР сягає 4 – 6% від загальної кількості новонароджених. У 15% дітей вади розвитку виявляються протягом перших 5 – 10 років життя, і щорічно від ВВР у світі вмирає біля 2,7 млн дітей. Поширеність вроджених вад розвитку в Україні стабільно висока (і становить 23,5 немовлят на 1000 народжених живими), суттєво коливається між областями, не має динаміки до суттєвого зниження, а малюкова смертність у 20-30% випадків зумовлена генетичною патологією.

Ультразвукове дослідження

Пренатальні ультразвукові дослідження доцільно виконувати на апаратах Voluson expert E8, Voluson expert E10, за допомогою конвексних та 4-D конвексних датчиків RM 6-C, RAB 4-8 D, RAB 6-D, RIC 5-9 D.

Дослідження здійснюється за протоколами відповідно до діючої нормативної бази (накази МОЗ України № 417 від 15.07.2011 року "Про організацію амбулаторної акушерсько-гінекологічної допомоги в України", №1437 від 09.08.2022 року "Стандарти медичної допомоги "Нормальна вагітність"", № 641/84 МОЗ України від 31.12.2003 "Про удосконалення медико-генетичної допомоги в Україні").

Пренатальна скринінгова ультразвукова діагностика починалася з І триместру за модифікованим протоколом

(додаток 1). Необхідною умовою для отримання коректних даних є куприково-тім'яний розмір (КТР) плода 45-84 мм, що відповідає термінам 11 тижнів 2 дні – 13 тижнів 6 днів.

Об'єм УЗД І триместру в термінах 11 тижнів + 2 дні – 13 тижнів + 6 днів є розширеним, згідно критеріїв Фонду медицини плода https://www.fetalmedicine.org/.

УЗД І триместру проводиться детальне дослідження анатомії плода при куприково-тім'яний розмір (КТР_ 45-84 мм, оцінка ехо-маркерів генетичної патології – комірцевий простір (товщина, мм), носова кістка (наявність), пульсаційний індекс у венозній протоці, кровоплин через тристулковий клапан; оцінка ранніх ехо-маркерів аномалій ЦНС (crush sign, dried up braine), ЧСС, кількість судин у пуповині, цервікометрію, ПІ в маткових артеріях, а також обстеження серця плода.

Пренатальна скринінгова ультразвукова діагностика починається з І триместру за модифікованим протоколом. Необхідною умовою для отримання коректних даних є КТР плода 45-84 мм, що відповідає термінам 11 тижнів + 2 дні – 13 тижнів +6 днів.

Основні біометричні параметри вимірювання проводиться за загальноприйнятими методиками. Важливе значення для оцінки особистого генетичного ризику вагітної має оцінка мінорних ехо-маркерів. Комірцевий простір (КП) – це ультразвукове зображення рідини, накопиченої у І триместрі вагітності під шкірою задньої частини шиї плода. Впродовж ІІ триместру простір зазвичай зникає, але в деяких випадках розвивається у потиличний набряк або кистозну гіґрому без загального набряку плода або з ним.

При вимірювання КП зображення слід збільшити так, аби голівка плода та верхня частина його грудної клітки займали весь екран

(https://courses.fetalmedicine.com/fmf/show/61?locale=en).

Слід одержати серединний зріз плода. Плід має бути у проміжному положенні з голівкою та хребтом на одній лінії. Якщо шия плода є розігнутою, виміри будуть хибно збільшеними, якщо ж шия є зігнутою, виміри будуть хибно зменшеними. Необхідно слідкувати, щоб розрізнити шкіру плода та навколоплідну оболонку. Завжди необхідно вимірювати найбільший розмір КП. Вимірювати слід від внутрішнього краю лінії бігунців, розташованих уздовж лінії, визначеній як товщина комірцевого простору – поперечини бігунців мають чітко зливатися із білою лінією країв, не випинаючись до потиличної рідини. Хоча при застосуванні тканинного гармонічного зображення бігунці краще розміщувати трохи всередину КП, ніж на лініях, оскільки це може трохи потовщувати лінії. Впродовж УЗД слід здійснювати понад одне вимірювання, і, за умов дотримання усіх вище наведених вимог, вписувати до бази даних найбільший розмір серед одержаних.

Важливо затемнити збільшене (до чи після його зупинки) зображення на екрані. Це допомагає запобігти хибному розміщенню бігунців на нечітких краях ліній та недооцінки справжнього розміру.

Ранній ультразвуковий маркер – КН, яка у більшості плодів чітко візуалізується у термінах 11 – 13 тижнів. Зображення слід збільшити настільки, аби голівка й верхня частина грудної клітки плода займали весь екран, отримати правильний серединний зріз профілю обличчя плода. Поверхня ультразвукового датчика має бути рівнобіжною напрямку поверхні носа, надалі датчик лагідно нахиляють з одного боку носа плода на інший. Якщо цих вимог дотримано, на рівні носа плода повинні бути видимими три чіткі лінії:

- верхня лінія представляє шкіру;

- нижня, товща й ехогенніша за верхню лінію шкіри, представляє носову кістку;

- третя лінія попереду кістки, трохи вищого рівню за шкіру, представляє кінчик носа.

КН визнається наявною, якщо вона помітна більш ехогенною за лінію шкіри над нею, і відсутньою, якщо вона або взагалі непомітна або її ехогенність така ж, як ехогенність лінії шкіри, чи менша за неї (https://courses.fetalmedicine.com/fmf/show/226?locale=en.)

Для коректного аналізу кровоплину у венозній протоці плід має бути нерухомим; зображення збільшене аби грудна клітка плода та живіт займають весь екран, правильний серединний зріз плодового тулуба. Для визначення пупкової вен, венозної протоки та серця плода застосовується кольоровий доплер, контрольний об'єм імпульсного доплера розміром не більше 0,5 – 1,0 мм (для запобігання забруднень сигналами від суміжних судин), слід помістити у жовтувату ділянку судини зі зміною кольору через найвищу швидкість (aliasing). Кут озвучування повинен бути меншим за 30 градусів; щоби побачити усю хвилю допплерівського спектра, фільтр імпульсного доплера слід виставити на низьку частоту (50 – 70 Гц).
(https://courses.fetalmedicine.com/fmf/show/89?locale=en)

Ехографічним маркером хромосомної патології і кардіальних аномалій є кровоплин через тристулковий клапан. Нормальна ультразвукова картина такого кровоплину має відповідати наступним критеріям: звичайний спектр без закиду впродовж скорочення, тристулковий закид протягом близько половини часу скорочення зі швидкістю понад 60 см/сек не візуалізовано,

викид крові з аорти чи легеневої артерії, який у такому віці вагітності не перевищує швидкості 50 см/сек, короткий зворотний "шип" від закриття стулки клапана – (https://courses.fetalmedicine.com/fmf/show/218?locale=en)

Задля підвищення ефективності виявлення вроджених вад серця, частота яких стабільно зростає в I триместрі проводився розширений огляд серцево-судинної системи плода, який включає:

- огляд в В режимі, з встановлення правильного розташування внутрішніх органів та органів грудної клітки, "situs solitus";

- огляд 4 камерної позиції у В-режимі;

- огляд двох шлуночків із нормальним потоком крові через АВ-клапани у кольоровому доплері;

- огляд вихідних трактів, з візуалізацією великих артерії із однаковим напрямком руху крові та симетричними двома судинами.

Також при застосуванні енергетичного доплера проводиться огляд судин із низькою швидкістю руху крові, таких як легеневі артерії, верхня та нижня порожнисті вени.

Вимірювання частоти серцевих скорочень (ЧСС) / fetal heart rate (FHR)/:

Потрібно одержати поперечний чи поздовжний зріз серця доки плід не рухається, імпульсним доплером записуємо 6 – 10 серцевих скорочень, ЧСС розраховується за допомогою програмного забезпечення ультразвукового сканеру. (https://courses.fetalmedicine.com/fmf/show/69?locale=en).

УЗД II – III триместрів виконувалося за модифікованим протоколом, що включав у тому числі розширений огляд серця плода (додаток 2).

Додатковою ультразвуковою ознакою, яку обов’язково оцінють у ході скринінгового УЗД I триместру задля

своєчасного формування груп ризику по вроджених вадам ЦНС. У I триместрі вада Арнольда-Кіарі II типу проявляється стисненням IV шлуночка (внутрішньочерепної прозорості). На середньосагітальному зображенні обличчя плода на 11 – 13 тижні нижню частину мозку плода між клиноподібною кісткою спереду та потиличною кісткою ззаду можна розділити на стовбур мозку спереду та комбінацію четвертого шлуночка та великої цистерни ззаду. У більшості випадків відкритої spina bifida діаметр стовбура мозку збільшений, відстань між стовбуром мозку та потиличною кісткою (BSOB) зменшена, а співвідношення стовбура мозку до BSOB вище 1,0.

Опис:
(https://courses.fetalmedicine.com/fmf/show/177?locale=en)

Інвазивні маніпуляції

Інвазивні маніпуляції виконувалися на базі МЦ "Ехомед" і включають:

- у I триместрі (11 – 13 тижнів) біопсію ворсин хоріона;
- у II триместрі (17 – 21 тиждень) амніоцентез або біопсію плаценти.

Всі маніпуляції проводяться аспіраційним способом шляхом абдомінального доступу під постійним УЗД контролем, який після цих втручань виконується тричі: через 10 і 60 хвилин та через 24 годин після маніпуляції. Використовують пункційні голки 21g та 18g "Хіба" (КаммедУкраїна). Об’єм забраної амніотичної рідини 20 – 30 мл.

Взяті зразки біоптату хоріона, плаценти або амніотичної рідини передаються до цитогенетичної лабораторії для подальших лабораторних генетичних досліджень. Транспортування здійснювалося без охолоджуючих блоків при кімнатній температурі.

Біохімічний скринінг

Визначення рівнів біохімічних маркерів пов'язаного із вагітністю білку плазми PAPP-A, альфа-фетопротеїну (АФП), вільної β-субодиниці хоріонічного гонадотропіну (вільний β-ХГЛ), некон'югованого естріолу, фактору росту плаценти (PlGF) у сироватці крові проводилося у термінах 11-21 тиждень за допомогою імунофлуоресцентного аналізу за технологією TRACE (Time Resolved Amplified Cryptate Emission). Дослідження виконується на автоматичному аналізаторі BRAHMS Kryptor Compact Plus за допомогою тест-систем виробництва BRAHMS Kryptor (Thermo Fisher Scientific, Німеччина).

Використане лабораторне обладнання і реагенти повинні відповідати вимогам Постанови КМУ від 02.10.2013 №754 "Про затвердження технічного регламенту щодо медичних виробів для діагностики in vitro" (сертифікат відповідності №PR.117-18 від 29.10.2018). Дослідження виконується згідно інструкцій до тест-наборів. Варіація концентрацій досліджених аналітів в обстеженій вибірці складає 8-7100 пг/мл (PlGF), 0,4-56 нмоль/л (естріол), 0,5-90 МО/л (PAPP-A), 0,3-298 нг/мл (вільний β-ХГЛ), 11-543 нг/мл (АФП). Всі біохімічні маркери були скореговані з урахуванням терміну вагітності, ваги жінки, наявності соматичних захворювань (цукровий діабет, системний червоний вовчак, антифосфоліпідний синдром), расової приналежності, паління, методу запліднення.

Рівні біохімічних маркерів виражають у вигляді складової від медіани (МоМ). Граничними значеннями розмаху норми є 0,5 МоМ (нижня границя) і 2,5 МоМ (верхня границя).

Корекцію маркерів та розрахунок особистого ризику жінки щодо поширеної хромосомної патології проводиться на підставі віку, ультразвукових та біохімічних маркерів за допомогою комп'ютерних програм "Astraia" і "Fast Screen" (Німеччина). Граничні значення індивідуального ризику жінки (cut-off) для трисомії 21 – 1/250, для трисомій 18/13 хромосом – 1/100.

Цитогенетичні дослідження

Пренатальні цитогенетичні та молекулярно-цитогенетичні дослідження виконується у зразках біоптату хоріону/плаценти (127 зразків) та культури клітин амніотичної рідини (65 зразків). Аналіз проводили із застосуванням стандартного цитогенетичного (GTG) та молекулярно – цитогенетичного аналізу FISH (Fluorescent In Situ Hybridization).

Приготування препаратів хромосом з ворсин хоріону/біоптату плаценти виконується "прямим" методом. Мацерацію ворсин проводять у 60% крижаній оцтовій кислоті. Для стандартного цитогенетичного аналізу хромосомні препарати інкубують протягом 16-24 години в термостаті при +65ºС і далі проводять забарвлювання GTG- або CBG-методами.

Культивування амніотичної рідини проводиться у стерильних умовах у пластикових слайд-флаконах. Використовується модифікована методика без СО-2 інкубатору. Термін культивування складає у середньому 12-14 днів. Виготовлення препаратів із метафазними пластинками хромосом проводиться стандартним методом, забарвлення препаратів з застосуванням барвника Гімза та попередньою обробкою 0,25% розчином трипсину задля отримання диференційного GTG-забарвлення.

У препаратах хромосом з біоптату плаценти або амніоцитів за допомогою світлового мікроскопу (Axioscope, AXIO Imager M2, Carl Zeiss Jena GmbH, Німеччина) аналізують 30 метафазних пластин задовільної якості при збільшенні х1000 з використанням програмного забезпечення IKAROS V5.7 (MetaSystems Hard & Software GmbH, Німеччина). Задовільною вважалається якість препаратів, яка дозволяє візуалізувати 400-550 сегментів на гаплоїдний набор. У разі виявлення хромосомного мозаїцизму кількість проаналізованих метафазних пластинок збільшували до 50.

Молекулярно-цитогенетичний метод флюоресцентної гібридизації in situ використовується у разі потреби в швидкому каріотипуванні (коли термін вагітності був більше за 20 тижнів, або у разі незадовільної якості стандартних метафазних пластинок), або для таргетної діагностики синдрому Ді-Джорджи. FISH-аналіз проводиться на інтерфазних ядрах за протоколом, рекомендованим виробником ДНК-зондів. Застосовання центромерних зондів до хромосом 13, 14, 15, 16, 18, 21, 22, X, Y. Для діагностики синдрому Ді-Джорджи (мікроделеція центральної ділянки довгого плеча хромосоми 22 (22q11.2) використовують суміш локус-специфічних проб до локусів 22q11.21 та 22q13.33 хромосоми 22. Усі зонди для FISH-аналізу були виробництва Cytocell Aquarius (Велика Британія). Отримані препарати вивчають за допомогою мікроскопа Axioscope (Carl Zeiss Jena GmbH, Німеччина) з набором флюоресцентних фільтрів DAPI, FITC, TR, Cy3 і Cy5. Для отримання результату аналізуються сигнали не менше, ніж 50 клітин.

Запис каріотипу, отриманого стандартним цитогенетичним і молекулярно-цитогенетичним методами,

проводиться відповідно до Міжнародної Цитогенетичної Номенклатури (International System for Cytogenetic Nomenclature, ISCN-2020).

Цитогенетичний висновок обов'язково містить наступну інформацію:

- дату видачі висновку;
- прізвище, ім'я, по-батькові пацієнта;
- дату народження пацієнта,
- тип біологічного матеріалу, що застосовувався для отримання препаратів хромосом;
- тип отриманих пластинок хромосом для аналізу із зазначенням кількості сегментів на гаплоїдний набір (400, 400, 550, 850);
- тип диференційного забарвлення;
- запис каріотипу;
- прізвище, ім'я, по-батькові спеціаліста, що виконав аналіз.

Клінічні та генеалогічні методи дослідження

Для медико-генетичного консультування вагітних жінок з високим генетичним ризиком, при виявленні ВВР та хромосомної патології плода, у родинах з обтяженим генетичним або репродуктивним анамнезом використовуєть клінічний, генеалогічний методи та синдромологічний аналіз; дотримувалися принципи деонтології та емпатії.

Особливості клінічних проявів вродженої та спадкової патології зумовлені генетичними взаємозв'язками дії та взаємодії генів. Генеалогічний метод ґрунтується на простеженні якої-небудь ознаки у низці поколінь і був застосований для встановлення спадкового характеру ВВР/хромосомної патології; визначення типу успадкування;

визначення прогнозу захворювання і розрахунку ризику для потомства.

Метод включає наступні етапи дослідження:

- збирання даних про всіх родичів особи, яка консультується;

- складання родоводів та дослідження успадкування певних ознак у низці поколінь;

- аналіз родоводу та висновки.

Синдромологічний аналіз ґрунтується на узагальненні усіх фенотипових (або клінічних) проявів задля верифікації діагнозу.

У ході консультування обов"язково враховується наступні фактори:

- сімейний чи ізольований характер патології;

- хронічний або прогредієнтний перебіг;

- наявність специфічних симптомів; ізольованість або численність патологічних змін/вад/стигм;

- вроджений чи набутий характер патології.

Для синдромологічного аналізу у разі виявлення множинних вад чи стигм дизембріогенезу використовується електронні бази даних та каталоги The *Online Mendelian Inheritance in Man* – OMIM (https://www.omim.org/), The *Orphanet* Rare Disease Ontology – ORDO (https://www.orpha.net/), The Human Phenotype Ontology-*HPO (*https://hpo.jax.org/*).*

Від якості раннього ультразвуку і максимально точної оцінки індивідуального генетичного ризику вагітної залежить також спектр необхідних лабораторних генетичних методів у ході інвазивного обстеження. Другою важливою модифікацією алгоритму ранньої пренатальної діагностики при виконанні біопсії ворсин хоріону у плода з діагностованою ВВР або запідозреною вадою серця разом із

традиційним каріотипуванням (GTG-метод) слід виконувати молекулярно-цитогенетичний FISH-аналіз для виключення синдрому Ді-Джорджі (додаток 3). Рекомендується зберігати зразок матеріалу/ДНК плодів, оскільки залежно від результатів наступних послідовних УЗД може знадобитися використання додаткових молекулярно-генетичних аналізів (клінічний екзом), або молекулярно-цитогенетичних (хромосомний мікроматричний аналіз). Плоди з потовщеним КП і нормальним каріотипом за результатами ранньої пренатальної діагностики потребують пренатальної диспансеризації як плоди з підвищеним генетичним ризиком. Надалі вагітні жінки з такими плодами мають проходити поглиблену ультразвукову експертну діагностику з синдромологічним аналізом плодів у II триместрі гестації для виключення більш пізніх ВВР і стигм дизембріогенезу.

Таким чином, подальше удосконалення пренатальної діагностики і поглиблення знань щодо нормального та патологічного розвитку плода, а також його життєвого прогнозу, дозволить вирішити цілий ряд проблем та зробити певний внесок у покращення здоров'я нації.

1. Оптимізований алгоритм пренатальної діагностики у вагітних із набряклими плодами обґрунтовує обов'язкову ехокардіографію серця плода у I триместрі вже при розмірі комірцевого простору ≥2,5 мм і необхідність проведення інвазивних обстежень з адекватними лабораторними генетичними методами саме у ранні гестаційні терміни (11-13 тижнів).

2. При виявлення розміру КП 2,5 – 3,5 мм, жінки скеровуються на біохімічний скринінг з розрахунком індивідуального ризику щодо хромосомних трисомій, залежно від якого обирається подальша тактика.

3. При виявлення розміру КП >3,5 мм, вагітні повинні скеровуватися на консультацію до генетика. Такими є рекомендації міжнародних товариств, зокрема, Fetal Medicine Foundation. Водночас, у дослідженій нами групі майже 25% всіх випадків вроджених вад серця і 55% хромосомної патології були виявлені у плодів із розміром КП (2,5 – 3,5) мм.

4. При ранній пренатальної діагностики при виконанні біопсії ворсин хоріону у плода з діагностованою ВВР або запідозреною вадою серця разом із традиційним каріотипуванням (GTG-метод) слід виконувати молекулярно-цитогенетичний FISH-аналіз для виключення синдрому Ді-Джорджі. За можливості рекомендується зберігати зразок матеріалу/ДНК плодів, оскільки залежно від результатів наступних послідовних.

5. УЗД може знадобитися використання додаткових молекулярно-генетичних аналізів (клінічний екзом), або молекулярно-цитогенетичних (хромосомний мікроматричний аналіз).

6. Плоди з потовщеним КП і нормальним каріотипом за результатами ранньої пренатальної діагностики потребують пренатальної диспансеризації як плоди з підвищеним генетичним ризиком. Надалі вагітні жінки з такими плодами мають проходити поглиблену ультразвукову експертну діагностику з синдромологічним аналізом плодів у II триместрі гестації для виключення більш пізніх ВВР і стигм дизембріогенезу.

Комплексна пренатальна діагностика вроджених вад розвитку, частота яких у світі складає біля 3-5% – це невід'ємна частина системи антенатальної допомоги, що поєднує клініко-діагностичні, інструментальні та лабораторні методи. Численні науково-практичні дослідження з даного питання на сьогоднішній день начебто встановили майже все: щодо

ультразвуку, то які терміни і протоколи оптимальні, які підходи до сканування і ехо-ознаки слід використовувати. Принципи розрахунку індивідуального ризику жінки на підставі ультразвукового та біохімічного скринінгу були розроблені ще у 80-х роках минулого сторіччя, і наразі в тій чи іншій модифікації закладені у всі комп'ютерні програми. Інвазивні маніпуляції, які використовуються в практиці з кінця 60-х років, наразі є сталим методом із давно визначеним відсотком ускладнень. З'явився метод неінвазивного пренатального тестування (НІПТ), який набуває все більшого поширення у всьому світі і позиціонується навіть як заміна традиційному біохімічному скринінгу в майбутньому. Досягнення молекулярної генетики розширили діагностичні можливості у плані виявлення рідкісних хромосомних аномалій та генетичних синдромів.

Незважаючи на те, що основні принципи проведення пренатальної діагностики вже розроблені, йде постійне удосконалення окремих алгоритмів обстеження, пошук оптимальних схем і комбінацій різних методів (ультразвукових, генетичних, біохімічних), вивчення епідеміології та етіології ВВР, їхньої маніфестації в пренатальному періоді. Водночас, невисока порівняно з іншими країнами ефективність допологових обстежень у нашій країні свідчить про необхідність продовження наукових досліджень з цього напрямку, найбільш важливими з яких є вивчення міжпопуляційних відмінностей ультразвукових параметрів задля підвищення чутливості методу УЗД; визначення оптимальних показів для використання високоспеціалізованих методів генетичної лабораторної діагностики, які б забезпечували оптимальний баланс між ефективністю та економічністю програми.

ЧАСТИНА IV. СЛОВНИК ЕМБРІОЛОГІЧНИХ ТЕРМІНІВ

А

АВТОГЕНЕЗ (гр. *autos* – сам, *genesis* – походження, народження) – концепції, які розглядають еволюцію живої природи як процес, що не залежить від навколишніх умов і регулюється внутрішніми факторами. Організм сам є провідним фактором еволційного процесу. Під терміном "автогенез" об'єднуються всі гіпотези, які розглядають еволюційний процес внутрішньою законмірністю формації.

АВТОСОМИ (лат. *autosomae*; гр. *autos*– сам, у складних словах відповідає – поняттям "само"; гр. *soma* – тіло) – парні хромосоми у живих організмах із хромосомним визначенням статі, однакові в чоловічих і жіночих організмів. Автосоми позначають порядковми номерами. У людини в диплоїдному наборі є 46 хромосом, з них – 44 автосоми (22 пари, що позначаються номерами з 1-го по 22-й) і одна пара статевих хромосом (XX у жінок і XY у чоловіків).

АВТОФАГІЯ (лат. *auto* – власний + *phagus* – пожирач) – процес, при якому внутрішні компоненти клітини доставляются всередину її лізосом і піддаються в них деградації, при якому внутрішні мембрани клітини змінюють структуру. Розрізняють три типи автофагії – мікроавтофагію, макравтофагію і шаперон-опосередковану автфагію.

АҐРАНУЛОЦИТИ (лат. *agranulociti*; гр. префікс, що означає відсутність + лат. *granulum* – зернятко + гіст. *cytus* – клітина; син.: лейкоцити незернисті) – лейкоцити, цтоплазма яких не містить зернистості; серед а ґранулоцитів розрізняють лімфоцити та мноцити.

АДАПТАЦІЯ (лат. *adaptatio* – пристосуваня) – еволюційне пристосування організмів до мінливих умов

зовнішнього середовища за дпомогою набуття властивостей, які забезпечють їх виживання і розмноження в цих умовах.

АДВЕНТИЦІЯ (лат. *adventiti* – зовнішня; син.: оболонка адвентиційна) – зовнішня оболонка кровоносних та лімфатичних судин, деяких трубчастих органів (глотка, трахея, бронхи, протоки печінки тощо), яка утворена пухкою сполучною тканиною.

АДГЕЗИВНІ МОЛЕКУЛИ – сукупність поверхневих молекул клітин, які забепечують її контакти з іншими клітинами та/або з позаклітинним матриксом. Зазвичай мають один або декілька додаткових ділянок – "лганд". Відіграють істотну роль у розвитку зпалення, а також локальних і системних імнологічних процесів. При запаленні сприяють прикріпленню (адгезії) моно-, поліморфнонклеарних лейкоцитів, лімфоцитів до ендотлію судин, а також розпізнаванню імунокопетентними клітинами чужорідних антигенів.

АДГЕЗІЯ (лат. *adhaesio* – прилипання, зчеплення) – процес прикріплення бластли до слизової оболонки матки. Наприкінці 1-го тижня після запліднення бластоциста зглиблюється (імплантується) в товщу пухкої слизової оболонки матки (завдяки лізуючій дії клітин трофобласта). В одношаровій бластцисті утворюється два відокремлених клітиних утворення: стінка бластоцисти формує позазародковий трофобласт, а відокремлене клітинне скупчення – внутрішню клітинну масу – ембріобласт, між якими згодом вникає порожнина – бластоцель (див. також *молекули адгезивні*).

АКОМОДАЦІЯ ГІСТОЛОГІЧНА (лат. *accomodatio histologica*; син.: акомодація ткнинна, псевдометаплазія) – зміна форми окремих тканинних елементів і кількісних

співвідношень між ними в органі без втрати ними структурних і функціональних властвостей, що розвивається в процесі пристосування органа до нових умов функціонування.

АКРОСОМА (гр. *akron* – вершина і *soma* – тіло, син.: апікальне тільце, перфорторій, органоїд сперматозоїда) – структура передньої частини голівки сперматозоїда, яка забезпечує проникнення останнього через оболонку яйцеклітини. Виникає шляхом претворення одного або декількох елементів комплексу Гольджі, містить гідролітичні ферменти.

АКСОН (нейрит; гр. *axis* – вісь) – довгий відросток нейрона, через який проходить нрвовий імпульс у напрямку від тіла клітини. Довжина його може сягати 1,5 м. Він завжди у клітині лише один. Діаметр аксона по всій двжині є незмінним, може давати колатералі, що мають інший напрямок. Закінчується асон термінальним розгалуженням.

АКСОНЕМА (лат. *axonema*, гр. *axon* – вісь, *nema* – нитка; син.: лат. *filamentum axiale* – осьова нитка) – осьовий стрижень спермтозоїда. Воснові аксонеми лежить циліндр із 9 пар подвійних периферійних мікротрубчок – дуплетів (*diplomicrotubulus periphericus*). У центрі проходять дві окремі центральні мкротрубочки (синглети, *microtubulus centralis*).

АЛАНТОЇС (лат. *allantois*, гр. *allantos* – ковбаска, *eidos* – вид) – порожнистий, пальцеподібний виріст вентральної стінки кудальної частини первинної кишки (ентодема) зародка, який вростає в амніотичну ніжку на ранніх етапах ембріогенезу. Виконує фунцію живлення, газообміну і виділення. Через алантоїс до хоріона проростають кровоносні судини, формуючи вторинні ворсинки хоріна і плодову частину плаценти.

АЛЕЛІ (гр. *allelon*) – спадкові гени, розтшовані в однакових ділянках (локусах) гомлогічних хромосом; визначають варіанти пряву однієї ознаки. У диплоїдному організмі може бути дві однакові алелі одного гена – у цьому випадку організм називається гомозготний; дві різні алелі призводить до гетерзиготності організму.

АЛЕЛІ ДОМІНАНТНІ – алелі, що однково проявляються в гомі гетерозиготному станах і перешкоджають прояву інших алелів цього гена в гетерозигот.

АЛЕЛІ ЛЕТАЛЬНІ – алелі, що зумовлють загибель організму.

АЛЕЛІ МНОЖИННІ – алелі одного гена, що виникають у результаті мутацій і вірізняються за своїми проявами.

АЛЕЛІ НОРМАЛЬНІ (син.: алелі дикого типу, + алелі) – алелі, зазвичай домінантні, що зумовлюють розвиток ознаки, характерної для більшості особин, складових природної популяції цього біологічного виду.

АЛЕЛІ РЕЦЕСИВНІ– алелі, які прояляються тільки в гомозиготному стані.

АЛЕЛОТАКСІЯ (гр. *allelos* – один одного, взаємно, *taksis* – будова, розташування, роміщення, порядок) – розвиток органа з ріних ембріональних зачатків.

АЛЕЛОТИП (алелі + гр. *typos* – відбиток, зразок, тип) – сукупність алелів або генів, які несуть інформацію про ознаки цієї популяції.

АЛЬВЕОЛА (лат. *alveolus* – комірка) – мкроскопічний утвір, що формою нагадує міхрець або комірку. Легенева альвеола – кінцва частина дихального апарату, що має форму міхурця, відкритого в просвіт альвеолярного ходу, здійснюючи газообмін з легеневими кпілярами.

АМНІОН (лат. *amnion*; гр. *amnion* – облонка плода; син.: амніотична оболонка, плдовий міхур, амніотичний мішок,

водна оболонка плода) – захисна оболонка, яка оточує зародки вищих хребетних, забезпечуючи нгромадження навколоплідних вод, тим самим створюючи сприятливі умови для розвитку зародка і плода (див. також *ніжка амніотина*, *рідина амніотична*).

АМНІОТИЧНА НІЖКА (лат. *crus amnioticum*; гр. *amnion*– оболонка плда) – потовщений тяж мезодерми, що з'єднує амніотичний мішок і жовтковий пухирець з хоріоном; в амніотичну ніжку вростає алантоїс, вздовж якого від тіла зародка до хоріона проростають кровоносні судини; є зачатком пуповини.

АМНІОТИЧНА РІДИНА (лат. *liquor amnii*; син. навколоплідні води) – рідина, що заповнює порожнину амніона, яка охороняє плід від ушкоджень; секретується амніотиним епітелієм; містить білки, жири, глюкозу, гормони, мінеральні солі, вітаміни, а також продукти життєдіяльності плода. У процесі пологів оболонка розривається і рідина вливається назовні.

АНАЛІЗАТОР (лат. *analisatoris*) – анатомо-фізіологічний утвір, що забезпечує сприйняття і аналіз організмом інформації з зовнішнього середовища та від його власних структур із формуванням специфічних для кожного аналізатора відчуттів. Розрізняють больовий, вестибулярний, зоровий, мовнруховий, інтерорецептивний, нюховий, прпріорецептивний, руховий, слуховий, смаквий та шкірний аналізатори.

АНАСТОМОЗ (лат. *anastomosis*; гр. *an*префікс, що означає зворотну дію, віднолення + гр. *stoma* – рот, отвір + гр. *os* – (із) суфікс, що означає процес, результат процсу) – природне сполучення між двома суднами, нервами, м'язами, каналами, поронистими внутрішніми органами,

або створене оперативним шляхом з'єднання двох поронистих органів.

АНАФАЗА (гр. *ana* – вгору і фаза – стдія) – третя стадія, або фаза, мітотичного пділу (мітозу) рослинної і тваринної клітини. Під час анафази складові кожної хромосми – хроматиди (або сестринські хромосми) відокремлюються і розходяться до протлежних полюсів клітини.

АНГІОГЕНЕЗ (лат. *angiogenesis*) – прцес утворення нових кровоносних судин в органі чи тканині. У нормі в організмі прцеси ангіогенезу проходять із помірною інтенсивністю і активізуються тільки при регенерації пошкоджених тканин, каналзації тромбів, ліквідації вогнищ запалення, основи рубця і тому подібних процесах віновлення, а також при рості й розвитку оганізму.

АНДРОГАМОНИ (гр. *aner*, *andrys* – чловік і *gamos* – шлюб) – речовини, що мітяться в сперматозоїдах і спермальній рідині, мають специфічну дію на гамети своєї і протлежної статі. А.– чоловічі комплексні речовни запліднення. Розрізняють А. I і II. Можливо, існує А. III, який розріджує поверхню яйця. Вплив **А. I** на процес запліднення ще не ввчений (можливо, пригнічує рух сперматозїдів). Дія **А. II** полягає в розчиненні оболонки яйця, осадженні речовин оболонки яйця; нетралізації аглютинаційної дії А. II. **А. III** виклкає розрідження кортикального шару яйця; це – лізини сперматозоїда, які розчиняють яйцеві оболонки.

АНУС (лат. *anus*) – анальний отвір, задній прохід, відхідниковий канал. На 6-му тині відбувається поділ клоаки за допомогою фронтальної перегородки на аноректальний і урогенітальний синуси. Одночасно на 8-му тижні відбувається прорив перегородки клаки та утворення заднього проходу. У відхіниковій частині прямої кишки виділяють три зони: стовпчасту, проміжну, шкірну. Слизова

оболонка в цих зонах складається з епітелію, власної і м'язової пластинок. Епітелій має етодермальне походження і є багатошаровим, причому в стовпчастій зоні він є багатошарвий кубічний, у проміжній – багатошаровий плоский незроговілий, а в шкірній частині – багатошаровий плоский зроговілий.

АОРТА (гр. *aorte*, лат. *aorta*) – головна сдина артеріальної системи. Розрізняють три відділи аорти – висхідна, дуга і низхідна чатини аорти, в якій виділяють грудну і черевну частини. Гілки аорти несуть артеріальну кров до всіх частин тіла. На 3-му тижні ембріогензу від артеріального стовбура серця відходять дві вентральні аорти, які за допомогою шести пар аортальних (зяброві) дуг або артерій з'єднуються з початковими відділами првої і лівої дорсальних аорт. Дорсальні аорти каудальніше зачатка серця зливаються в нпарний стовбур– майбутню низхідну частину аорти (див. також *дуги аортальні*).

АПАРАТ ЗЯБРОВИЙ (лат. *apparatus branchiatus*, гр. *branchia* – зябра) – групи малодиференційованих клітин у складі преднього (головного, краніального) відділу зародка, які служать зачатками певних утврів та органів; розвивається з перших і дргих дуг, які ростуть у напрямку від черепа до хвоста, створюючи епіперикардіальний хребет. Останній містить мезодермальні рдименти груднино-ключично-соскоподібних, трапецієподібних, під'язикових і язикових м'язів, а також під'язиковий нерв. Розротання мезодерми в цій ділянці кінець кінцем призводить до звуження третьої, четвертої і шостої дуг в ектодермальну яму, відому як шийна пазуха Пса. Ця пазуха врешті-решт зростає, а якщо заростання порушується пвністю або частково, тоді виникає зяброва пазуха або зяброва кіста, яка походить з II, III або IV зябрових дуг. М'язи власне зябрового апарату з втратою зябрового дихання редкуються, але окремі їх елементи

зберігаються у вигляді м'язів під'язикового апарату, глоки і гортані. Трапецієподібний м'яз повністю втрачає зв'язок із зябровим апаратом і стає виключно м'язом плечового пояса. Частина його у ссавців відходить від соскоподібного відростка черепа і прикріплюється до клчиці і груднини, відокремлюється груднинключично-соскоподібний м'яз, *m. sternocleidmastoideus*.

АПАРАТ ЛІМФОЇДНИЙ (лат. *lymphoid machina*) – сукупність дифузних скупчень лімфоцитів та окремих органів, які тісно зв'язані з епітеліальною поверхнею і локалізються поблизу природних отворів. Руйнуваня епітелію викликає активацію лейкоцитів, зокрема нейтрофілів і лімфоцитів, запускається ланцюг специфічних процесів, які зумолюють імунну відповідь. До складу лімфоїної системи ссавців входять глоткове кільце Пирогова-Вальдейєра, (глотковий, язиковий, парні трубні та піднебінні мигдалики), пооднокі лімфатичні вузлики, розсіяні в слизовій оболонці порожнистих органів.

АПІКАЛЬНИЙ (лат. *apex*– верхівка) – верхівковий, кінцевий (див. також *поверхня апікальна*).

АПОЗИЦІЯ (лат. *appositi* – накладання; син.: приєднання, нашарування) – спосіб росту хрящової та кісткової тканин, який плягає у приєднанні новоутвореної тканини довже існуючої; здійснюється за рахунок хондробластів охрястя (хрящова тканина) або отеобластів окістя (кісткова тканина).

АПОНЕВРОЗ (лат. *aponeurosis*; гр. *apo* – від + гр. *neuron* – сухожилля) – широка сплучнотканинна пластинка, що прикріплює м'язи до кісток або інших тканин тіла, склдається з щільних паралельних колагенових і еластичних волокон (див. також *апоневроз піднебінний*, *шолом апоневротичний*).

АПОНЕВРОЗ ПІДНЕБІННИЙ (лат. *aponerosis palatina*)– сполучнотканинна пластинка, яка є основою м'якого піднебіння, вкрита смугастими м'язовими волокнами, які формують м'язи піднебіння та зіва.

АПОНЕВРОТИЧНИЙ ШОЛОМ (лат. *galea aponeurotica*) – інакше сухожилків черепний плащ, який знаходиться в лобовтім'яно-потиличній ділянці і з'єднує лобовий і потиличний м'язи; щільно зрощений зі шкрою за допомогою фіброзних перетинок, чим пояснюється виникнення скальпованих ран склепіння черепа.

АРТЕРІАЛЬНА ПЕРИФЕРИЧНА СИСТЕМА (лат. *systema arterioase perifericus*) – виникає пізніше, ніж центральна артеріальна система; формування відбувається з анатомозів, що оточують спинний мозок, утврюються передні і задні поздовжні стовбури спинного мозку. З'являються перші перифричні артерії, які розташовуються поблизу місць утворення передніх і задніх корінців спинного мозку. Інші артерії відходять безпсередньо від оболонкової мережі, які оточють спинний мозок. Периферичні спинальні артерії з'являються на початку 6-го тижня розвитку, в той час як центральні артерії вже досить добре розвинені.

АРТЕРІАЛЬНА ЦЕНТРАЛЬНА СИСТЕМА (лат. systema arteriosae centralis) – утворена центральними або комісуральними артеріями, виникає наприкінці 1-го місяця внутрішньоутробного розвитку. На задній поверхні обох первинних спінальних стовбрів з'являються маленькі судинні клубочки. Коли два стовбури зростаються, центральні артерії, які занурюються в речовину мозку в сагітальній площині, теж зливаються, але тільки у своїх початкових відділах. У ділянці шийного і поперекового потовщень кожна артерія дихотомічно ділиться на праву і

ліву гілки, які утворюють дві дуже характерних гризонтальних фігури. У проміжній або сереній грудниннй ділянках нерідко трапляються незалежні і повністю розділені права і ліва центральні артерії, що є залишками ембрінального розподілу. У випадках, коли збергається подвійний передній спинальний стобур, зберігаються також і подвійні симетричні центральні артерії.

АРТЕРІЇ МІЖСЕГМЕНТАРНІ (лат. *aa. intersegmentales*) – похідні парних дрсальних та вентральних артерій. Дорсальні А. м. перетворюються в ділянці шиї і голови в хребетні і основну (базилярну) артерії, а їх гілки в ділянці тулуба – у задні міжреберні і поперекові артерії. Латеральні А. м. розвивються у парні діафрагмальні, ниркові й яєкові (яєчникові) артерії. Вентральні, як і лтеральні, А. м. у процесі розвитку, втрачаючи сегментарність, формують жовткові артерії, за рахунок яких розвиваються непарні артрії черевної порожнини: черевний стовбур, верхня і нижня брижові артерії і їх гілки. Кудально розташовані вентральні сегментарні гілки перетворюються в ліву та праву пупвинну артерії. Артерії малого таза і нижніх кіцівок є похідними вентральних сегментарних гілок.

АРТЕРІЇ СЕГМЕНТАРНІ (лат. *aa. segmentales*) – дорсальні аорти віддають ряд сегментарно розташованих парних сдин, які є джерелом утворення артерій тулуба ембріона. Гілки, що йдуть строго почергово в дорсальному напрямку і розташовані між сомітами, називаються міжсегментарними дорсальними артеріями. Вони служать джрелом утворення артерій центральної нерввої системи, хребтових, задніх міжхребтових і поперекових артерій. Від аорти зародка віходять парні А. с., які йдуть у латеральному напрямку до середньої нирки. Разом з останьою ці артерії майже повністю редукуються, за винятком гілок, що пов’язані зі

статевими залозами, остаточними нирками і надниковими залозами. Вентральні А. с.спочатку мають зв’язок із жовтковим мішком, а потім перетворюються в непарні вісцеральні гілки дорсальної аорти – черевний стовбур, верню та нижню брижові артерії. Крім того, з ветральних А. с. утворюються пупкові артерії, які пізніше зміщуються каудально від аорти і відходять від внутрішніх клубових артерій. Артерії кінцівок вростають у їхні зачатки і спчатку мають осьове положення. Вступаючи у зв’язок з первинними судинними сплетеннми кінцівок, вони в подальшому формують їхні артеріальні судини.

АРТЕРІЇ (лат**.** *arteriae*). На початку 3–го тижня ембріогенезу від артеріального стовбура серця відходить дві вентральні аорти, які за допомогою шість пар аортальних (зяброви) дуг або артерій з'єднуються з початковими відділами правої та лівої дорсальних аорт. Майбутня низхідна частина аорти – це дорсальні аорти каудальні закладки серця, які сполучаються в непарний стовбур. Від дорсальної аорти відходить: міжсегментарні дорсальні артерії; латеральні сегментарні артерії; вентральні сегментарні артерії. Зовнішня сонна артерія та її гілки походять від передньої ділянки кожної вентральної аорти від І-ї до ІІІ-ї аортальної дуги перетворюється на; кожна ІІІ аортальна дуга та краніальна (передня) ділянка дорсальної аорти розвивається у внутрішню сонну артерію та її гілки. Загальна сонна артерія є результат перетворення вентральної аорти ділянки дорсальної аорти між ІІІ і ІV зябровими артеріями, які редукується. Ліва IV дуга перетворюється на дугу дефінітивної аорти, яка з'єднує початковий відділ лівої вентральної аорти з лівою дорсальною аортою, яка перетворюється на низхідну частину аорти, права дорсальна аорта каудальніша за IV

зябрової артерії редукується. IV-я права зяброва артерія дає початковий відділ правої підключичної артерії. Ділянка правої вентральної аорти між III і IV зябровими, від якої вона відходить, перетворюється на плечеголовний стовбур. З однієї лівих міжсегментарних дорсальних артерій дорсальної аорти розвивається ліва підключична артерія. VI–а пара аортальних дуг встановлює зв'язок з легеневим стволом і дають початок легеневим артеріям, а права VI–а зяброва дуга втрачає зв'язок з дорсальною аортою, в той же час ліва – має вигляд широкої артеріальної протоки (боталлова), кров плода поступає з легеневого стовбура в аорту. Після народження боталів протока перетворюється на артеріальну зв'язку. В ділянках шиї та голови в хребетну дорсальні міжсегментарні артерії перетворюються та базилярну артерії та їх гілки, в ділянції тулуба – у задні міжреберні та поперекові артерії. Парні діафрагмальні, ниркові, надниркові та яєчкові (яєчникові) артерії розвиваються з латеральних сегментарних артерій. Вентральні, як і латеральні сегментарні артерії формують жовткові артерії, за рахунок яких розвиваються непарні артерії черевної порожнини: черевний стовбур, верхня та нижня брижові артерії та їх гілки. Каудально розташовані вентральні сегментарні гілки перетворюються на ліву та праву пупкові артерії. Артерії малого тазу та нижніх кінцівок є похідними вентральних сегментарних гілок.

АРТЕРІЇ ЖОВТКОВІ (лат. aa. *vitellinae*) – спочатку являють собою певну кількість паних судин, які постачають кров ужовтковий мішок, поступово зливаються і формують артерії, які розташовані в дорсальній брижі кишки. У дорослої людини вони представлені черевним стовбуром, верхньою та нижньою брижовими артеріями.

АРТЕРІЇ ЛЕГЕНЕВІ (лат. *aa. pulmnales*) – на ранній стадії розвитку від її правго і лівого коліна відходять судини в напрямку до легень. Після утворення цих А. л., права шоста дуга аорти втрачає зв'язок з коренем дорсальної аорти і зникає. Зліва шоста дуга аорти зберігає сполучення із коренем дрсальної аорти. Частина її, розташована між місцем відходженням А. л. і дорсальної аорти, називається боталловою протокою (відкрита артеріальна протока). Вентральна аорта, бдучи спочатку єдиною судиною, виходить із нерозділеного шлуночка первинного тручастого серця, ділиться по всій довжині на дві окремі судини. Це розділення починається в корені аорти, в місці відхождення шостої дуги аорти і потім продовжується в напрямку до серця. Одночасно шлуночок поділяється на праву і ліву половини. Кінцевим результтом цього синхронного поділу є утворення легеневого стовбура (*truncus puimonalis*), що виходить із правого шлуночка серця, йде до легень через шості дуги аорти, і окремої всхідної аортальної судини, що йде із лівого шлуночка до дорсальної аорти через ліву чеверту дугу аорти.

АРТЕРІЇ ПУПКОВІ (лат. *aa. umbilicales*) – парні вентральні гілки спинної аорти, прмують до плаценти разом з алантоїсом. Але протягом 4-го тижня кожна з артерій набуває вторинного зв'язку зі спинною гілкою аорти, загальною клубовою артерією і втрачає свій початковий сегмент. Змішана кров від плода до плаценти надходить через парну А. п., що є гілкою внутрішньої клубової артерії. Підняшись до передньої стінки черевної поронини в товщі присередньої пупкової складки очеревини, ці артерії через пупкове кільце проникають у пуповину, а потім у плаценту. Тут А. п. переходять у капілярне русло, яке продовжується венами. Насичена киснем та поживними речовинами кров від плаценти надходить до

пупкової вени (*v. umbilicalis*), яка у складі пупкового канатика продовжується до тіла плода, через пупкове кільце проникає до черевної порожнини і біля воріт печінки ділиться на дві гілки. Одна вливається у врітну вену, а друга у вигляді венозної протки (*ductus venosus*), пройшовши через поздвжню ліву борозну печінки, відкривається в нижню порожнисту вену. Після народження проксимальні частини А. п. зберігаються у вигляді внутрішньої клубової та верхньої мхурової артерій, у той час як дистальні їх чатини облітеруються, утворюючи медіальні пупкові зв'язки.

АРТЕРІЇ СОННІ ВНУТРІШНІ (лат. *aa. carotis interna*) – із самого моменту своєї пяви тісно пов'язані з розвитком головного мозку. Третя пара аортальних дуг і дорсальні аорти на відрізку від третьої до першої зябрвих дуг розвиваються у А. с. в. Друга пара аотальних дуг перетворюється в *aa. linguales* і *pharyngeae*, а перша пара – у верхньощелені, лицеві та скроневі артерії. Спочатку вони утворюються у вигляді коротких краніальних відростків коренів дорсальної аорти, напралених у бік переднього мозку. Коли перша і друга дуги аорти зникають, корінь дорсальної аорти, в який вони впадають, зберігається, сдини видовжуються, а потім перетворюються в А. с. в. Згодом частина кореня дорсальної аорти, яка розміщена між третьою і четветою дугами аорти (справа і зліва), зменшується і зникає; третя дуга аорти утворює вигнуту проксимальну частину А. в. с. Частина кореня вентральної аорти, яка із самого початку жвить третю дугу аорти, зберігається практино без зміни у вигляді спільної сонної артерії (*a. carotis communis*).

АРТЕРІЇ СОННІ ЗОВНІШНІ (лат. *aa. carotis externa*) – ділянки коренів ветральної аорти, які служили джерелами перших двох дуг аорти, перетворюються в А. с. з.

Щитоподібна, язикова, піднебінна і верхньощелепна гілки А. с. з. кровопостачають структури, які розвиваються в ділянках мандибулярної і гіоїдної (друга вісцеральна) дуг ембріона, з якими пов'язана первинна звнішня соннна артерія.

АРТЕРІОЛА (лат. *arteriola* – зменшене від *arteria*) – кровоносна судина, в якій закінчється розгалуження артерій перед переходом у капіляри або артеріоло-венулярні анастмози.

АРТЕРІОЛА КИТИЧКОВА СЕЛЕІНКИ (лат. *arteriola penicillaris splenica*) – кровоносна судина, що є продовженням артерії лімфатичного фолікула селезінки, рогалужується на еліпсоїдні артеріоли.

АРТЕРІОЛА НИРКИ ВИНОСНА (лат. *arteriola glomerularis efferens*) – судина, в яку вливаються капіляри клубочка ниркового тільця; після виходу з ниркового тільця ропадається на вторинну (перитубулярну) каплярну сітку.

АРТЕРІОЛА НИРКИ ПРИНОСНА (лат. *arteriola glomerularis afferens*) – судина, що несе кров до капілярів судинного клбочка ниркового тільця, починається від внтрішньочасточкової артерії нирки.

АРТЕРІОЛА ПЕРЕДКАПІЛЯРНА (лат. *arteriola precapillaris*; син.: метартеріола, прекапіляр) – кінцевий відділ розгалуження артеріоли, який переходить у капіляр; відріняється від останнього наявністю поодинких гладеньких міоцитів.

АРТЕРІЯ (лат. *arteria*) – кровоносна судина, що несе збагачену киснем (артеріальну) кров від серця до всіх органів і тканин (лише легенева артерія несе венозну кров від серця до легень). Артеріальна система включає легеневі А., аоту і їх розгалуження до найдрібніших

артеріол. За будовою А. являють собою еластичні труки, стінки яких складаються з трьох оболонок: зовнішньої (*tunica externa*) сполучнотканинної (адвентиція), середньої (*tunica media*) – склдається з гладеньком'язових волокон і еластичної тканини (мезотелій), і внутрішньої (*tunica interna*)– утвореної шаром ендотеліальних клтин, що лежать на сполучнотканинному шарі (ендотелії). У людини в процесі онтогенезу спчатку закладаються аортальні дуги, які потім перетворюються в А. легеневого і тілесного кіл кровообігу. У 3-тижневого зародка артеріальний стовбур, виходячи із серця, дає початок двом артеріальним стовбурам, що носить назву ветральної аорти (права і ліва). Вентральні аорти йдуть у висхідному напрямку, потім повертають назад на спинний бік зародка, проходячи по боках від хорди, йдуть вже в низхідному напрямку і носять назву дорсальних аорт. Дорсальні аорти поступово зближуються одна з одною і в сереньому відділі зародка зливаються в одну непану низхідну аорту. У міру розвитку на головному кінці зародка зябрових дуг у кожній з них утврюється так звана аортальна дуга, або артерія; ці артерії з'єднують між собою вентральну і дрсальну аорти на кожному боці. Таким чином, у ділянці зябрових дуг вентральні (висхідні) і дрсальні (низхідні) аорти з'єднуються між собою за допомогою 6 пар аортальних дуг.

Б

БАЗАЛЬНИЙ (гр. *basis* – основа) – основний, що відноситься до основи, роташований біля основи, звернений до неї. Наприклад, базальне тільце в найпростіших розташоване біля основи джгутика,

базальна перетинка – мембрана, розташована ближче до основи.

БАР'ЄР ПЛОДА ГЕМОПЛАЦЕНТАРНИЙ (лат. *placenta* – поріг, дитяче місце; фр. *barriere* – перепона; гр. *haima* – кров) – біологічний бар'єр на межі між кров'ю матері і плода; включає: ендотелій кровоносних судин хоріона, базальну мембрану, на якій розташований ендотелій, сплучну тканину, яка оточує кровоносні судини, клітини циті синцитіотрофобласта. Ембріон виділяє в кров матері вуглекислий газ і прдукти обміну, отримуючи з крові матері ксень, воду, поживні речовини, вітаміни, гомони, імуноглобуліни.

БЛАСТ (гр. *blastos* – зародок) – складова частина у складних словосполученнях свічить про зв'язок з ембріональною стадією розвитку, ембріональними клітинами або млодиференційованими клітинами зрілого оганізму (наприклад: бластоцель, трофобласт).

БЛАСТЕМА ЕМБРІОНАЛЬНА (гр. *blastos* зародок) – сукупність морфологічно недиференційованих клітин, що являють сбою функціональну систему, окремі частини якої взаємно впливають одна на одну. Із прмітивної первинної ембріональної Б. е. постпово шляхом формоутворення і диференціції виникають основні структури тіла. Перша ступінь – утворення бластемних ділянок зродка і зародкових листків, з яких розвивються зачатки органів. У подальшому вони проходять стадію гістологічної диференціації.

БЛАСТИ КЛІТИННІ (гр. *blastos* – парсток, зачаток) – недиференційовані, морфлогічно розпізнавані клітини кровотворних органів, здатні до мітозу і диференціації в нпрямі зрілих клітин крові. До них належать еритробласти, мієлобласти, моноцитобласти, мегакаріобласти,

лімфобласти. За морфолгічними, цитохімічними та імунофенотипічнми ознаками можуть бути віднесені до гранлоцитарного, лімфоїдного або еритроїдного ряду. Від інших клітин крові і кісткового мозку відрізняються будовою ядра. Хроматин у них складається з ниток рівномірного калібру й забарвлені, завдяки чому структура ядра нгадує тонке мереживо. Інша характерна ознка – наявність великих ядерець (2–5 на одну клітину).

БЛАСТОГЕНЕЗ (лат. *blastogenesis*, гр. *blastos* – зародок + гр. *genesis* походження): 1) період ембріонального розвитку хребених тварин і людини до утворення сомітів; 2) розвиток організму із соматичних клітин багтоклітинних тварин.

БЛАСТОДЕРМА (лат. *blastoderma*, гр. *blastos* – зародок, *derma* – шкіра) – стінка бластули, яка утворена суцільним пластом розміщених одним або кількома рядами блатомерів.

БЛАСТОДИСК (лат. *blastos* – пагін, зардок + *discus* – диск) – група клітин, які розміщені у вигляді диска на анімальному полюсі бластули при неповному дробленні.

БЛАСТОМЕР (лат. *blastomerus*; бласт+ гр. *meros* – частина) – загальна назва емріональних клітин, що утворюються при дрбленні яйця шляхом мітотичного поділу і вірізняються відсутністю росту.

БЛАСТОМЕРИ (лат. *blastomeri*, гр. *blastos* – зародок, *meros* – частина) – згальна назва клітин, які утворюються внаслдок дроблення зиготи. Б. не ростуть, а шляхом повторного поділу зменшуються в розмірах. Яйцеклітина завжди тотипотентна, тобто має загальну потенцію, специфічну для даного виду. У Б. потенції обмежені в тій же мірі, з якою зростає направлена детермінація ровитку. Чотири Б. утворюються після перших двох дроблень. В

експериментальній ембрілогії макромери (великі Б.) позначають велкими літерами латинського алфавіту (латиської абетки) – A, B, C, D; мікромери (малі Б.) малими літерами латинського алфавіту – a, b, c, d. У людини нерівномірно утворюются два типи Б.: перший тип – Б. темні, велкі, повільно дробляться – це ембріобласт. З нього утворюється тіло зародка і всі позазродкові органи, крім трофобласта; другий тип – Б. дрібні, світлі, швидко дробляться клтинами – це трофобласт, що зв'язує зародок з організмом матері і забезпечує його трофіку. Світлі Б. обростають темні Б. зародок, що дрбиться, набуває вигляду щільної кулі – стадія через 50–60 год після запліднення.

БЛАСТОПОР (лат. *blastoporus*, гр. *blastos* – зародок, poros – отвір; син.: певинний рот) – отвір, який сполучає порожнну гаструли із зовнішнім середовищем.

БЛАСТОЦЕЛЬ (лат. *blastocele*, гр. *blastos* – зародок, *koilos* – порожнистий; син.: порожнина дроблення, сегментаційна порожнина, первинна порожнина тіла) – прожнина бластули, яка в процесі подальшого розвитку може перетворюватись у первинну порожнину тіла. Заповнена рідиною, що вірізняється за хімічним складом від навклишнього середовища. Порожнина збільшує площу поверхні ембріона, покращуючи його здатність засвоювати живильні речовини і ксень. Б. досягає найбільшого розміру до кінця дроблення на стадії бластули. У процесі гструляції поступово витісняється при інвагнації стінки зародка або заповнюється в ході міграції переміщеними клітинами.

БЛАСТОЦИСТА (лат. *blastocysta*) – вид бластули зародка на ранній стадії ембріонального розвитку людини. На цій стадії зародок складається з внутрішніх клітин (ембріобласт), центральної порожнини (бластоціль) і зовнішніх клітин (трофобласт).

БЛАСТОЦИСТА (лат. *blastocystis*; гр. *blastos* – зародок + гр. *kystis* – пухирець; син.: бластодермічний пухирець) – стадія розвитку зародка ссавців (у тому числі людни). Стадія Б. є наступною за стадією морули і передує стадії зародкового диска, відноситься до предімплантаційного періоду розвитку, тобто раннього періоду ембріогенезу ссавців (перед прикріпленням зародка до стінки маки). Б. ззовні являє собою кулеподібне утворення, що складається з декількох десятків або сотень клітин. У ній розрізняють зовніній шар клітин (**трофобласт** – **трофектдерма**) і внутрішню клітинну масу (**зародквий вузлик** або **ембріобласт**). Внутрішня клітинна маса відтіснена рідиною до одного з полюсів.

БЛАСТОЦІЛЬ (лат. **blastocoelia**; від др.–грец. – зачаток, зародок і – порожнистий; Порожнина дроблення) – порожнина бластули, що утворюється між бластомірами у зародків тварин. Заповнена рідиною, що відрізняється за хімічним складом від навколишнього середовища. Порожнина збільшує площу поверхні ембріона, покращуючи його спосіб.

БЛАСТУЛА (лат. *blastula*; гр. *blastos* – зародок; син.: зародковий пухирець) – порожнисте тіло (порожниста куля), яке складається з клітин, що виникають у ході дроблення заплідненої яйцеклітини (зигти). Всередині Б. (порожнині дроблення) знаходиться рідина, яка утворилася завдки клітинній секреції. Процес, у ході якого ембріон досягає стадії Б., називається **блатуляцією**. У стадії Б. ембріон вже готовий до гаструляції. Побудований із бластомерів багатоклітинний зародок має одношарву будову (один шар клітин), з формуваням якого завершується дроблення зиготи. У процесі поділу клітин трофобласта і ембробласта обсяг стадій збільшується, а з клітин зародка починає секретувати

рідина, яка накопичується всередині, під трофобластом. З часом кількість рідини збільшується і всередині зародка утворюється порожнина, заповнена цією рідиною, а клітини ембрібласта відтісняється до периферії і прилпають до трофобласта.

БОРОЗНА НЕРВОВА (лат. *sulcus neuralis*) – поздовжня заглибина в нервовій пластинці, яка виникає в процесі нейруляції при перетворенні нервової пластинки в нрвову трубку.

БОРОЗНИ ЗЯБРОВІ (лат. *sulci branchiales*) – парні поверхневі вростання ектодерми по боках задньої частини голви і шиї зародків людини і хребетних тварин. У зародка людини 5-го тижня розвитку рорізняють чотири пари Б. з.– перша служить джерелом розвитку зовнішнього слухового проходу та барабанної перетинки, всі інші – редукуються.

БРАНХІОГЕННИЙ (гр. *branchia* – збра + гр. *genes* – породжуючий) – той, що походить з ембріональних зябрових дуг або щілини.

БРИЖА (лат. *mesenterium*) – шари сплахномезодерми, що оточують і підтримують кишку в порожнині тіла. Топографічно ділится на вентральну та дорсальну (див. також брижа дорсальна, брижа вентральна).

БРИЖА ВЕНТРАЛЬНА (лат. *mesentrium ventrales*) – вісцеральний листок ветральної мезодерми (спланхноплевра) оточує первинну кишку з усіх боків і фіксує її до стнок тіла зародка; на більшому протязі кишки розсмоктується і залишається лише вище пупка – у ділянці шлунка і дванадцятипалої кишки. Зберігається на все життя лише у верньому відділі черевної порожнини. Спочатку вона розміщується, як і шлунок, у сагіталній площині і йде від малої кривини шлунка і вентральної стінки частини дванадцятипалої кишки до передньої черевної стінки. На

рівні пупка закінчується вільним краєм. Очеревина порожнина в її верхній ділянці поділяється на праву та ліву частини. Внизу, де Б. в. зникла, такого поділу немає. У Б. в. вростає зачаток пчінки, який інтенсивно розвивається і ділить її на дві частини. Одна частина йде від печінки до вентральної стінки тіла і в подальшому претворюється в серпоподібну зв'язку печінки. Друга частина тягнеться від печінки до малої кривини шлунка і дванадцятипалої кишки. З цієї частини розвивається малий чепець.

БРИЖА ДОРСАЛЬНА (лат. *mesenterium dorsalis*, *abdominale*) – утворюється по всій довжині кишкової трубки зі спланхнотомів праворуч і ліворуч тіла, зближуючись над і під кишковою трубкою. Кишкова трубка вявляється підвішеною на Б. д., яка через влику довжину кишки і малу протяжность лінії прикріплення до стінки тіла утворює віялопдібні складки, за що і отримала назву брижі. Через Б. д. відбувається вростання нервових волокон у стінку кишкової трубки.

БРИЖА ШЛУНКА (лат. *mesenterium gastricum*, син.: великий чепець, лат. – *ometum majus*) – випинання дорсальної брижі шлунка, розташовується попереду поперечної ободової кишки і петель тонкої кишки. Задня стінка його у верхньому відділі зростається з поперечною ободовою кишкою і її брижею. Порожнина позаду шлунка пертворюється на чепцеву сумку. Проміжок між листками великого чепця, нижче рівня попречної ободової кишки, після народження ззвичай заростає.

БРОНХИ (лат. *bronchi*; гр. *bronchos* – дхальне горло) – трубчасті органи, що нлежать до нижніх дихальних шляхів; є рогалуженнями трахеї, розташовані як у складі легень, так і поза ними. Наприкінці 1-го і на початку 2-го місяця ембріогенезу нижче від первинної ротової порожнини з

передньої кишки утворюється гортанно-трахейний впин. Він росте паралельно стравоходу; однчасно на його нижньому кінці виникають два потовщення, з яких потім утворюються Б. й легені. У середині другого місяця праве птовщення поділяється на три, а ліве – на два первинні часткові Б., які поступово діляться на все менші та менші гілки (сегментарні, чаточкові, кінцеві), внаслідок чого формується бронхіальне дерево. На 5–6-му місяцях внтрішньоутробного розвитку із стінок кінцевих бронхіол утворюються дуже важливі функцінальні одиниці легень – легеневі альвеоли. Одночасно з формуванням бронхіального древа в майбутні легені вростають кровоносні та лімфатичні судини і нерви.

БРОНХИ ВЕЛИКІ (лат. *bronchi magni*) – бронхи діаметром 5–15 мм, які фомують частки, сегменти; у складі фіброзно-хрящової оболонки містяться пластинки гіалінового хряща і залози в підслизовій основі; слизова оболонка має виражену м'язову пластинку, утворює складки.

БРОНХИ ГОЛОВНІ (лат. *bronchi principales*) – два бронхи, на які поділяється трахея; у складі фіброзно-хрящової оболонки містять суцільні кільця гіалінового хряща, їх слизова оболонка не утворює складок.

БРОНХИ МАЛІ (лат. *bronchi parvi*) – бронхи діаметром 0,1–2 мм; не мають хряща і залоз, їх розгалуження утворюють легеневі часточки.

БРОНХИ СЕРЕДНІ (лат. *bronchi medii*) – бронхи діаметром 2–5 мм, у стінці яких, на віміну від малих бронхів, ще є острівці гіалінвого хряща і залози. Розташовані в сегментах легень.

БРОНХІОЛИ (лат. *bronchioli*) – розгалження бронхів, якими закінчуються повітрносні шляхи (термінальні

бронхіоли) і починаються респіраторні відділи (респіраторні бронхіоли).

БРОНХІОЛИ АЛЬВЕОЛЯРНІ (лат. *bronchioli alveolares*; син.: дихальні бронхіли, респіраторні бронхіоли) – розгалуження термінальних бронхіол, які у своїй стінці містять альвеоли; розрізняють альвеолярні бронхіоли першого, другого та третього прядку, разом вони формують початкові віддли ацинусів легень.

БРОНХІОЛИ КІНЦЕВІ (лат. *bronchioli terminales*; син.: термінальні бронхіоли) – бронхіоли діаметром близько 0,5 мм, ними закінчуються повітроносні шляхи; розгалження кінцевих бронхіол утворює легеневий ацинус.

БРУНЬКА (лат. *gemma*) – мікроскопічний ембріональний утвір овальної форми.

БРУНЬКА ЕНДОТЕЛІАЛЬНА (лат. *gemma endothelialis*) – зачаток нової кровносної судини, який відбруньковується від ендотелію вже існуючої судини.

БРУНЬКА ЗУБНА (лат. *gemma dentalis*; син.: зубна колба) – скупчення епітеліалних клітин на краю зубної пластинки, з якого в процесі одонтогенезу утворюється зубний епітеліальний (емалевий) орган.

БРУНЬКА СЕЧІВНИКА (лат. *gemma ureterica*; син.: канал Купфера) – виріст мзонефральної (вольфової) протоки, з якого в процесі ембріогенезу розвивається сечвід.

БРУНЬКА СМАКОВА (лат. *gemma gustatoria*; син.: смакова цибулина) – перферійний відділ смакового аналізатора, який складається з обплетених нервовими закіченнями сенсорно-епітеліальних смакових, опорних та базальних клітин; локалізується в складі сосочків язика, у слизовій оболонці м’якого піднебіння, задньої поверхні горла та надгортанника.

БУХТА АНАЛЬНА (лат. *diverticulum analis*; син.: проктодеум) – заглибина на здньому кінці тулуба зародка, відмежована від порожнини його задньої кишки анальною перетинкою; місце формування анального отвору. Наприкінці 1-го місяця утробного розвитку на каудальному кінці відділяється від її порожнини задньопрохідною пертинкою (мембраною), утвореною, подібно до глоткової мембрани, ектодермальним шаром анальної бухти і ентодермальним шаром первинної кишки. Прорив задньпрохідної перетинки на 5-му тижні розвитку формує каудальний отвір первинної кишки. Первинна кишка ембріона стає відкритою з двох боків.

БУХТА ПЕЧІНКОВА (лат. *diverticulum hepaticum*) – виріст потовщеного ентодемального епітелію середнього відділу тулбової кишкової трубки, з якого розвивається печінка та жовчний міхур.

БУХТА РОТОВА (лат. *diverticulum oralis*) – поглиблення на передньому кінці зародка, яке утворюється з ектодерми, ктра заглиблюючись, доходить до переднього замкнутого кінця первинної кишки. Між порожниною первинної кишки і Б. р. утврюється двошарова глоткова перетинка (мембрана), що складається із зовнішнього ектодермального і внутрішнього ентодемального шарів. На 4–5-му тижні розвитку глоткова перетинка проривається і прожнина Б. р. з'єднується з порожниною первинної кишки. Б. р. вистелена епітелієм ектодермального походження, з неї утворється частина порожнини рота. З глоткової кишки, що вистилає епітелій ентодермалного походження, утворюються глибокі віділи порожнини рота і глотки.

В

ВАГІТНІСТЬ (лат. *graviditas* – вагінність) – складний фізіологічний процес в оганізмі жінки, який починається з моменту запліднення зародка та подальшої імплатації яйцеклітини в слизову оболонку матки, триває весь період розвитку зародка і плода в атці. В. закінчується народженням дитини і триває в середньому 280 діб. В результаті овогенеза зі стовбурної жіночої статевої клітини, овогонії, утворюється одна зріла жіноча статева клітина – яйцеклітина, а також 3 редукційних тільця (вторинні полярні тільця). Відбувається тільки в ембріогенезі. На 35–ту добу ембріогенезу людини (тобто на 5–му тижні після запліднення) первинні статеві клітини гоноцити з ентодерми стінки жовткового мішка виселяються в майбутній зачаток яєчника, перетворюючись в овогонії. Тут вони вступають у фазу розмноження – посилено мітотично діляться, внаслідок чого їх кількість різко збільшується до 7–10 млн. На 16–му тижні в яєчнику ембріона овогонії припиняють ділитися і вступають у другу фазу – фазу зростання, а саме в стадію малий зріст, стаючи овоцити I порядку (первинні овоцити). Ці події збігаються з освітою в яєчниках прімордіальних фолікулів, так як овоціт починає покриватися шаром плоских префоллікулярних клітин, які виділяють мейоз–індукують субстанцію, яка стимулює процеси профази 1 мейозу. Після проходження кросинговеру фолікулярні клітини починають синтезувати мейоз–ингибирующую субстанцію, яка викликає блок мейозу на стадії діктіотени профази 1. Стадія малого росту полягає в тому, що овоцити I порядку, що утворилися з овогонії, в ембріональному яєчнику починають проходити профазу I мейозу (як при сперматогенезе). Однак в профазі I мейозу вони проходять тільки прелептотену, лептотене,

зіготене, пахітене, потім вступають в діплотене і на цій стадії відбувається блокування профази I мейозу (настає так звана діктіоти – дифузна діплотена). У зв'язку з цим цю стадію ще називають стаціонарної стадією. До моменту народження дівчинки кількість овоцитів I порядку на стаціонарній стадії в обох яєчниках може досягати 2–х мільйонів. Особливість стадії малого росту полягає ще і в тому, що вона йде до статевого дозрівання без гормонального участі.

ВАКУОЛЬ (лат. *vacuus* – порожній) – нвелика порожнина в цитоплазмі, обмежена мембраною, всередині якої знаходяться рдина, включаючи ферменти. Коли лейкоцти фагоцитують бактерії та інші чужорідні частинки, в їх цитоплазмі утворюються В. У найпростіших є травні і скорочувальні В., у багатоклітинних організмів – автофагоцтувальні (вторинні лізосоми) і травні В. Фунції В.: регуляція водно-сольового обміну, підтримка тургорного тиску в клітині, накопчення низькомолекулярних водорозчинних метаболітів, запасних речовин і виведення з обміну токсичних речовин.

ВАЛИК ГОНАДНИЙ (лат. *torus gonadalis*) – зачаток гонади у вигляді потощення на медіальній поверхні первинної ники; є скупченням клітин мезенхіми, вкритим целомічним епітелієм.

ВАЛИКИ ЗЯБРОВІ (лат. *torus branchiales*) – мезенхімальні випинання, які починають виникати на 3-му тижні після рориву щічно-глоткової перетинки. Зливаються вентрально і приймають вигляд U-подібної структури в поперечному розрізі, утворюючи шість пар глоткових дуг. Дуги відокремлюються ззовні ектодермальними глотковими рощелинами, а всередині – ендодермальними глотковими сумками. Кожна дуга містить атерію, нерв, м’язові й хрящові структури, які дають початок більшості структур шиї (див.

також *Апарат зябровий, Дуги зяброві, Борозни зяброві, Кишені зяброві*).

ВАЛИКИ НЕРВОВІ (лат. *torus neuralis*) – складки ектодерми, які облямовують нервову пластинку зародка. Одночасно з відособленям тіла зародка від позазародкових частин починається утворення В.н.: краї нервової пластинки потовщуються і піднімаються над рештою ектодерми, після чого починається замикання нервової борозни, яка формує нрвову трубку. Клітини В. н. залишаються між нею і покривним епітелієм, утворюючи нрвовий гребінь (див. також *Борозна нервова, Гребінь нервовий, Пластинка нервова*).

ВАСКУЛЯРИЗАЦІЯ КІНЦІВОК – процес соматогенезу, коли ранній зачаток кінцівки забезпечується кров'ю через якнатоншу мережу капілярів, що виникають від декількох сегментарних гілок аорти. Однією з перших формується первинна центральна артерія. Кров із центральної артерії проходить через капілярну мережу і збирається в крайовий синус, локалізований у верхній частині зачатка кінцівки під апікальним ектдермальним гребенем і повертається в тіло через венозні канали, що тягнуться уздовж прі постаксіальних меж кінцівки.У міру роту зачатка кінцівки відбувається ріст капіляної мережі і збільшення крайового синуса.

ВЕНА НАПІВНЕПАРНА (лат. *v hemiazygos*) – утворюється від висхідних поперекових (*vv. lumbalcs ascendens*) вен, проходить у задньому середостінні на пердньобічній поверхні грудних хребців зліва, прийнявши п'ять нижніх задніх міжреброових вен (*vv. intercostales posteriores*), повертає прворуч на передню поверхню сьомого груднго хребця і, пройшовши позаду аорти і грудної протоки, вливається в непарну вену. Додатква

півнепарна вена (*v. hemiazygos accessoria*), в яку впадають – І ліві задні міжреберні вени, вливається в непарну або півнепарну вену.

ВЕНА ПОРОЖНИСТА ВЕРХНЯ (лат. *v. cava superior*) – вена, що проходить у верхньому відділі переднього середостіння, позаду правого груднинно-ребрового сплучення І ребра, спускається вертикально вниз і на рівні хряща III ребра впадає в прве передсердя. До верхньої порожнистої вени прилягають ліворуч – *pars ascendens aortae*, праворуч – *pleura mediastinalis* з діфрагмальним нервом, спереду – загруднина залоза. Нижня ділянка В. п. в. міститься в осердній порожнині. У верхню порожнисту вену впадає непарна вена, яка приймає пінепарну вену та кілька дрібніших вен (*vv*. *mediastinales*, *vv*. *pericardiacae* та ін.). В. п. в. несе кров від ділянки голови, шиї, верхніх кінцівок, з грудної і частково черевної стінок. Кров із вени надходить через окремий отвір у порожнину правого передсердя. У процесі росту зародка між правою і лівою передніми кардинальними венами утворюється поперчний анастомоз. У подальшому цей анастомоз перетворюється на ліву плечоголовну вену, яка переводить кров у праву передню карднальну вену. Нижче анастомозу остання дуже розширюється і разом з правою кювєровою протокою утворює В. п. в. Частина передньої кардинальної вени нижче анастомозу заротає, а ліва кювєрова протока зберігається і перетворюється у вінцеву пазуху серця, куди впадають головні вени, що збирають кров із стінок серця. Права та ліва передні карднальні вени вище анастомозу перетворюються у внутрішні яремні вени.

ВЕНА ВЕРХНЯ БРИЖОВА (лат. *v. mesenterica superior*) – вена, по якій здійснється венозний відтік від первинної кишкової петлі, походить із правої жовткової вени.

ВЕНА ВОРІТНА (лат. *v. portae*) – веноний стовбур, по якому кров від шлунка, слезінки, кишечнику та підшлункової залози проходить у печінку, збирає кров від непаних органів черевної порожнини. Утворюється у зв'язку з перетворенням жовчних вен, по яких кров із жовткового мішка надходить у печінку (*vv. omphalomesentericae*). Брижова вена біля воріт печінки перетворюються у В. в. При формуванні плацентарного кровообігу з'являються пупкові вени. Ліва пупкова вена відкривається в ліву гілку В. в. і таким чином несе кров із плаценти в печінку, а права пукова вена облітерується. Частина крові, однак, йде, крім печінки, через анастомоз між лівою гілкою В. в. і кінцевим відрізком правої пчінкової вени. Цей анастомоз значно розшрюється і перетворюється в ductus venosus. У міру регресії жовткового мішка, пупкові (пов'язані з жовтковим мішком) частини цих вен зникають, але брижові гілки зберігаються і стають більшими з ростом довжини і складності кишкового тракту. Початкові жовткові стовбури, в які збираються ці вени, перетврюються на непарну В. в. за рахунок формвання поперечних анастомозів і подальшої атрофії одного з вихідних каналів.

ВЕНА ГОЛОВНА ПЕРША (лат. *v. capitis prima*) – ділянка передньої кардинальної вени, в яку впадають вени з різних частин гловного мозку ембріона.

ВЕНА НЕПАРНА (лат. *v. azygos*)– утворється від висхідних поперекових (*vv. lumbalcs ascendens*) вен, проходить у задньому сереостінні на передньобічній поверхні груних хребців справа. Приймає венозну кров від задніх міжребрових вен (*vv. intercostales posteriores*), що супроводжують розгалуження однойменних артерій, зовнішніх і внутрішніх хребтових венозних сплетень, вен грудної частини стравоходу (*vv. esophageales*), брохіальних

вен (*vv. bronchiales*) і вен клітковини середостіння (*vv. mediastinales*), осердних вен (*vv. pericardiacae*), верхніх діафрагмових вен (*vv. phrenicae superiores*). У межах четвертого грудного хребця відхиляється від хребта і, прекинувшись через корінь правої легені, впдає у верхню порожнисту вену.

ВЕНА ПЛЕЧОГОЛОВНА, права й ліва (лат. *v. brachiocephalica dextra et sinistra*) – утворюється внаслідок злиття внутрішньої яремної та підключичної вен відповідного боку. Права вена коротша, опускається маже вертикально позаду хряща I ребра. Ліва вена приблизно в два рази довша, ніж права, і розташована позаду ручки груднини, де йде навскіс зліва направо та зверху донизу до місця злиття з правою В. п.-г. На своєму шляху права В. п.-г. прилягає спереду до truncus brachiocephalicus, а ліва перетинає верхній відділ arcus aortae з артеріальними судинами, що відходять від неї. У В. п.-г. впадає багато вен, які несуть кров від щитоподібної залози, осердя, спинного мозку, деяких органів средостіння та стінок грудної клітки й живота. Розвивається з анатомозу між передніми кадинальними венами.

ВЕНА ПОРОЖНИСТА НИЖНЯ (*лат. v. cava inferior*) – вена, що формується з двох венозних систем – жовтково-брижових вен та системи посткардинальних, субкарднальних і супракардинальних вен та їх анастомозів. У процесі ембріогенезу людини В. п. н. проходить п’ять стадій: I – стадія внтрішньопечінкових первинних венозних снусоїдів; II – стадія формування “верхнього сегмента”; III – стадія формування “надникового сегмента”; IV – стадія формування “нижнього сегмента”; V – стадія формування приток. Зачаток та формування приток В. п. н. проходить не одночасно, а відповідно до часу зачатку та формування певних внутрішніх оганів. Остаточна організація системи В. п. н. відбувається

наприкінці передплодового та в ранньому плодовому періодах онтогенезу людини (протягом 3–5-го місяців утробного розвитку). Становлення топографії В. п. н. та її приток завершується у плодів на 8–10-му мсяців розвитку та в новонароджених. В. п. н. несе кров від нижніх кінцівок, стінок та оганів черевної порожнини, тазових органів та спинного мозку. Кров із вени надходить через окремий отвір у порожнину правого передсердя.

ВЕНИ КАРДИНАЛЬНІ (лат. *vv. cardinalae*) – основні судини, що служать для збору крові, яка надходить у всі частини тіла ембріона через гілки аорти; виникають дещо пізніше аорти, утворюють основну систему венозного відтоку ембріона. На четвертому тижні розвитку зародка по обох боках тіла вентральніше дорсальних аорт формується зачаток парних венозних стовбурів – пердні та задні В. к. Вони зливаються у спільні В. к., які, у свою чергу, вливаються у венозний снус серця. Протягом 5–7-го тижня утворюються додаткові вени: субкардинальні вени, що забезпечують відтік в основному від нирок; сакрокардинальні вени від нижніх кінцівок; супракардинальні вени, що забезпечують вітік від тулуба за допомогою міжреберних вен, таким чином переймаючи функцію задніх В. к. Саме В. к. є ембріональними джерелами ровитку верхньої та нижньої порожнистих вен.

ВЕНИ ПІДКЛЮЧИЧНІ (лат. *vv. subclavia*) – судини, які відводять кров від верхніх відділів тіла людини, виникають у рзультаті збільшення розмірів сегментарних вен, розміщених на рівні бруньок передньої кінцівки

ВЕНИ (лат. *venae*) – кровоносні судини, які несуть насичену вуглекислим газом (венозну кров) від органів і тканин до серця (виклчаючи легеневі і пупкову вени, які несуть атеріальну кров). Спочатку зачаток венозної системи

представлений парними передніми і задніми кардинальними В., які біля серця сплучаються, утворюючи парні кювєрові пртоки, що впадають у венозний синус простого трубчастого серця. Подальша перебудова внозної системи відбувається у зв'язку з розвтком 4-камерного серця, редукцією і зміною положення окремих внутрішніх органів, внслідок чого створюються неоднакові умови для відтоку крові. Основні зміни внутрішньародкових вен у процесі їхнього розвитку призводять до формування асиметричних головних венозних стовбурів, що розташовні справа.

ВЕНИ ГОЛОВНІ (лат. *vv. capitis*) – похіні первинної передньої кардинальної вени, з'являються у 6-тижневих ембріонів у пердній частині тіла, особливо в краніальній длянці, де вони сходяться по обидва боки глови. Передня кардинальна вена пізніше стає внутрішньою яремною веною (див. *Вени кадинальні*).

ВЕНИ ЖОВТКОВІ, або **ПУПКОВО-БРИЖОВІ** (лат. *vv. vitellinae*) – формуються на 5-му тижні розвитку, несуть кров від жовкового мішка до венозного синуса. Перед вхдом у венозний синус утворюють сплетення навколо дванадцятипалої кишки і проходять крізь брижову перегородку. Печінкові тяжі, що вростають у перегородку, перериваються хід вен, і розвивається потужна судинна сіка, відома як печінкові синусоїди. Після змешення лівого синуса кров із лівої половини печінки скеровується у праву, що призводить до розширення правої В. ж. (правий печінковсерцевий канал). Остаточно правий печінковсерцевий канал утворює печінково-серцеву частину нижньої порожнистої вени. Проксмальна частина лівої В. ж. зникає.

ВЕНИ ЛЕГЕНЕВІ (лат. *vv. pulmonales*) – виникають самостійно як судини, які виводять кров із зачатків легень і сходяться в спільний стовбур, впадаючи в ліве передсердя з дорсального боку. У міру формування серця ця судина поступово ділиться, входить у стінку передсердя і звичайно чотири її вхідні гілки відкриваються прямо в ліве передсердя, будучи головними В. л. дорослого оганізму.

ВЕНИ МОЗКУ (лат. *vv. cerebri*) – у 4-тиневих зародків венозний відтік бере початок із трьох первинних венозних сплетень, які формуються паралельно з виникненням пхирців головного мозку. В. м. діляться на пверхневі і глибокі. Поверхневі вени, розташвані в м'якій оболоні, збирають кров із кори і білої речовини. Глибокі вени збирають кров від білої речовини півкуль, підкіркових ядер, стінок шлуночків і судинних сплетень, формючи велику вену мозку, яка впадає в пряму внозну пазуху. Вени твердої мозкової оболони проходять разом з артеріями в товщі оболоки і утворюють значну венозну мережу. Всі В. м. несуть кров до колекторів венозної крві – венозних пазух твердої мозкової оболни, розташованих між двома її листками (див. також *Сплетення венозне*).

ВЕНИ ПУПКОВІ (лат. *vv. umbilicales*) – походять з ворсин хоріона і несуть насичену киснем кров до зародка. Увійшовши в черену порожнину плода, прямує до печінки, де лягає в борозну на її вісцеральній поверхні (*sulcus v. umbilicalis*). Спочатку В. п. проходять з кожного боку печінки, але деякі потім сплучаються з печінковими синусоїдами. Потім проксимальна частина обох В. п. та залишок правої В. п. зникають, і ліва вена стає єдиним шляхом, по якому кров надходить від плацети до печінки. Зі зростанням плацентарного кровообігу формується пряме сполучення між лівою В. п. і правим печінково-

серцевим каналом – венозною протокою. Ця судина обходить синусоїдне сплетення печінки і в длянці воріт печінки ділиться на дві неоднакові гілки. Більша гілка з'єднується з ворітною вною, по якій артеріальна кров спрямовується в печінку. Менша гілка носить назву венозної (Аранцієва) протоки, *ductus venousus Arinthii*, яка з'єднується з нижньою порожнистою вною. Артеріальна кров через це з'єднання птрапляє безпосередньо в нижню порожнисту вену. Після народження ліва В. п. і венозна протока облітеруються і утворюють відповіно круглу зв'язку печінки та венозну зв'язку.

ВЕНИ СУБКАРДИНАЛЬНІ (лат. *vv. subcardinales*) – утворюються вздовж ветромедіальної межі мезонефроса паралелно і вентрально посткардинальних вен. Вони виникають із неправильного сплетення нвеликих судин, які відводять кров із мезонероса в задні кардинальні вени. В. с. на рівні метанефроса (остаточної нирки) з'єднуються венозним анастомозом із субкардинальним (медіальним) синусом (майбутня частина нижньої порожнистої вени). Надниркові длянки кардинальних вен відстають у своєму розвитку, внаслідок чого ліва перетворюється в напівнепарну, а права – у непарну вену (див. також *Вени кардинальні, Вена непарна, Вена напівнепарна*).

ВЕНИ ЯРЕМНІ ВНУТРІШНІ (лат. *vv. jugularis interna*) – судини, які відводять кров від верхніх відділів тіла людини. Утворюється з передньої кардинальної вени.

ВЕНИ ЯРЕМНІ ЗОВНІШНІ (лат. *vv. jugularis externa*) – судини, які відводять кров від верхніх відділів тіла людини. Утворюються із судин, що відводять кров з нижньощеленої ділянки.

ВЕНИ. На 3-му тижні ембріогенезу закладка венозної системи представлена парними передніми та задніми

кардинальними венами. Біля серця вени зливаються, утворюючи парні кюв'єрові протоки, що впадають у венозний синуструбчастого серця. Після поділу передсердь кюв'єрові протоки кров поступає у праве передсердя. Кров з лівої передньої кардинальної вени спрямовується на праву кюв'єрову протоку, яка перетворюється на праву плечеголовную і верхню порожнисту вену. Розвиток задніх кардинальних вен пов'язано головним чином з перетворенням первинної нирки. З редукцією останньої значних змін зазнають і задні кардинальні вени, які спочатку забезпечують відтік крові від стінок тулуба, зачатків кінцівок та первинної нирки (мезонефрос). З редукцією мезонефросу зникають задні кардинальні вени, замість яких з'являються субкардинальні вени, розташовані паралельно до кардинальних вен. Субкардинальні вени на рівні метанефрос (остаточної нирки) з'єднуються венозним анастомозом субкардинальним (медіальним) синусом або непарною нижньою порожнистою веною (майбутня надниркова частина нижньої порожнистої вени). Надниркові ділянки кардинальних вен відстають у своєму розвитку, внаслідок лівий з них перетворюється на напівнепарну, а праву – на непарну вени. Ниркова ділянка лівої кардинальної вени піддається повній редукції; анастомоз між каудальним відділом лівою кардинальною та правою кардинальною веною перетворюється на майбутню ліву загальну порожню вену, за якою кров прямує у праву кардинальну вену (нижню порожнисту вену).

ВЕРЕТЕНО ПОДІЛУ (лат. *fusus mitoticus*; син.: ахроматичне веретено, міотичне вертено, міотичний апарат) – клітинна струтура, що забезпечує рівномірний поділ хромосом під час мітозу і мейозу; виникає у профазі,

складається із центральних ниток, що зв'язують обидва полюси клітин і хромсомні нитки.

ВЗАЄМОДІЯ ЕПІТЕЛІО-МЕЗЕНХІМАЛЬНА (лат. *cooperatio epitheliummesenchymalis*) – взаємодія і взаємозлежність епітелію і мезенхіми. При цьому мезенхіма відіграє інструктивну роль для епителію відносно набору генів, які необхідно ативізувати в процесі розвитку зародка.

ВІДПАДНА ОБОЛОНКА (лат. *tunica decidualis*) – функціональний шар слизової оболонки матки під час вагітності, входить до складу посліду під час пологів. відросток (нотохорд);

ВІДРОСТКИ НИЖНЬОЩЕЛЕПНІ (лат. *processus madibulares*) – зростаються між собою уздовж середньої лінії, згодом з них утворюються зачатки нижньої щелепи і нижньої губи, формують кут рота разом із верхньощелепними відростками. Протягом 2-го місяця розвитку формуються зовнішні обриси обличчя ембріона.

ВІДРОСТКИ ВЕРХНЬОЩЕЛЕПНІ (лат. *processus maxillares*) – розвиваються з медіальних носових відростків та середини лобно-носового виступу, формують спинку і кінчик носа, носову перегородку та цетральну частину верхньої губи; з латеральних носових відростків – крила носа. Між медальними і латеральними носовими відростками закладаються ніздрі. У разі зростання медіальних і латеральних носових відростків виникає атрезія (зарощення) ніздрів. В. в. ротуть у напрямку до присередньої лінії і разом із нижньощелепними відростками формують кути рота. До кінця 5-го тижня ембріогенезу В. в. відокремлені від латеральних носових відростків носослізною борозною. Пізніше з неї формується носослізний канал, по якому сльозова рідина з

кон'юнктивального міка стікає в носову порожнину. Протягом 6-го тижня ембріогенезу В. в., що ростуть у нпрямку до присередньої лінії, зближують носові відростки і, одночасно збільшуючись самі, поступово закривають нижню частину лобового виступу. Протягом 7-го тижня В. в. зростаються з медіальними носовими й утврюють верхньогубну підносову ямку. З В. в., що зрослися, формується верхня губа і мімаксилярний сегмент, який є джерелом ровитку первинного піднебіння і премаксиляної частини зубної дуги.

ВІДРОСТОК ХОРДАЛЬНИЙ (лат. *processus chordalis*; син.: головний відроток) – зачаток хорди; виникає як клітинний тяж із матеріалу хордальної пластинки шлхом її підгортання через дорсальну губу блатопора.

ВІДТОТВОРЕННЯ (лат. *fertilisation*) – процес злиття двох статевих клітин (однієї чоловічої та однієї жіночої гамет) з утворенням одноклітинного зародка – зиготи. Вісцеральний листок спланхнотома;

ВІСЦЕРАЛЬНИЙ (лат. *viscera* – нутрщі; син.: вісцеральна спланхномезодерма) – внутрішній, що відноситься до нутрощів (внтрішніх органів), звернений до ентодерми. Наприклад, В. листок очеревини – внутріній листок, що покриває органи черевної прожнини; В. мускулатура – мускулатура нтрощів.

ВІСЦЕРАЛЬНИЙ ЛИСТ МЕЗОДЕРМИ (лат. *mesoderma splanchnicum*) – один із двох листків спланхнотома, що прилягає до ентодерми.

ВІТЕЛОГЕНЕЗ (гр. *vitellus* – жовток яйця, *genesis* – утворення) – процес синтезу і нкопичення жовтка в овоцитах у фазі їх швикого росту.

ВІТЕЛОГЕННИЙ (гр. *vitellus* – жовток яйця, *genesis* – утворення) – той, який прдукує жовток.

ВОЛОССЯ (лат. *vibrus*) – зачатки з'являються на 3-му місяці утробного розвтку. Пушкове В. (*lanugo*) повністю розвивється до 5–6-го місяця утробного розвитку. Наприкінці утробного періоду або незабаром після народження пушкове волосся випадає і на його місці виростає постійне.

ВОРСИНКИ ХОРІОНА (лат. *villi chorioni*) – пальцеподібні вирости зовніньої оболонки зародка (трофобласт), які вротають у слизову оболонку матки і утворюють плодову частину плаценти; створюють умови для обміну речовин між кров'ю матері і плда, забезпечуючи його трофіку і газообмін. Розрізняють первинні, вторинні і третинні В. х.: первинні утворені розгалуженнями трфобласта; вторинні утворюються при вротанні позазародкової мезенхіми в первинні В. х.; третинні розвиваються при вростанні кровоносних судин ембріона у вторинні В. х. Топографічно розрізняють такі В. х.: "якірні" – зростаються з материнськими тканинами матки, обслуговують один котиледон плацети; стовбурові – є розгалуженнями "якірних" у котиледоні; кінцеві – є розгалуженнями стовбурових в котиледоні плаценти.

ВОРСИНКИ ХОРІОНУ ВТОРИННІ (лат. *villus secundarius*) – епітеліомезенхімальні ворсинки, які утворюються при вростанні в трофобласт позазародкової мезодерми

ВОРСИНКИ ХОРІОНУ ПЕРВИННІ (лат. *viilus*) – деревоподібні розгалуження трофобласту в області його контакту зі слизовою оболонкою матки. Завдяки їм після імплантації встановлюється зв'язок зародка з материнським організмом.

ВОРСИНКИ ХОРІОНУ ТРЕТИЧНІ (лат. *villus tertiarius*) – утворена цитотрофобластом та синцитіотрофобластом із

сполучнотканинною стромою та розташованими в стромі кровоносними судинами.

ВУЗЛИ ЛІМФАТИЧНІ (лат. *nodi lymphatici*) – периферичні органи імунної ситеми, що виконують функцію біологічних філтрів, а також лімфоцитопоезу і утворення анттіл. Розвиваються з мезенхіми біля формування сплетень кровоносних і лімфатичних судин. Зчатки лімфатичних вузлів з'являються на 5–6- му тижнях життя ембріона і утворюються в ріних ділянках тіла людини аж до народження і навіть пізніше. У людини гемолімфатичні вузли бувають рідко. Зазвичай вони розташовані в принирковій клітковині уздовж ниркових артерій або по ходу черевної аорти, рідше – у задньому середостінні. Кількість і розміри вузлів варіабельні в різних тварин і залежать від топографії. Розвиток всього комплексу В. л. розтягується на значний період, що включає ембріогенез і постнатальний онтогенез. Винкають до кінця утробного періоду в результаті місцевого розпушування ендотелію лімфатичних судин (синуси лімфатичних вузлів), що прростають ретикулярною сполучною тканиною з вогнищами лімфоїдного кровотворення (втринні вузлики і м'якушеві шнури). Проте оснвна маса лімфатичних вузлів виникає лише в постнатальний період розвитку, досягаючи сталої кількості лише до настання статевої зрілості. Таким чином, лімфопоез, будучи в зродків і плодів дифузним, лише поступово і прівняно пізно частково концентрується перважно в спеціальних лімфопоетичних органах.

ВУЗЛИ НЕРВОВІ СЕРЦЯ (лат. *ganglii cardiaci*) – виявляються серед мезенхіми в стінках передсердя ембріона 5-тижневого віку. Нервові клітини місцями мають контакти з нервовими волокнами. Елементи

внутріньоорганних гангліїв мають на цій стадії дфузне розташування. Починаючи з 9-го тижня утробного життя, у зачатках серцевих гангліїв спостерігається процес зосередження нейрбластів у різновеликі компактні формування, що містять 10–20 клітин, які диференціюются. Розміри внутрішньосерцевих нейронів із настанням медіаторного етапу збільшуються. Частіше трапляються аксодендритичні синаси. На малих гранулярних клітинах також вявляються синаптичні контакти. Гліальні елменти на стадії компактних гангліїв оточують їх зачатки лише з периферії.

ВУЗЛИ НЕРВОВІ СИМПАТИЧНІ (лат. *ganglii sympathici*) – походять із тулубового відділу нервового гребеня (8–28-й соміти), як і відповідні спинномозкові чутливі ганглії і мозкова речовина надниркових залоз. Спочатку відбувається зачаток паравертбральних (біляхребетних) тяжів, що сегметуються потім на окремі вузли. Від зачатків біляхребетних – примежових симпатичних стовбурів відходять гілки, що охоплюють аорту і створюють основу передхребетних нервових сплетень черевної порожнини,– формується черевне сплетення з вторинними білясудинними (превертебральними) симпатичними вузлами. З них розвиваються багатющі нервові сплетення внутрішніх оганів. Формування верхнього, середнього і шийно-грудного (зірчастого) симпатичних вузлів відмічено у 6–7-тижневих ембріонів. Передхребетне нервове сплетення на другому місяці розвитку в ембріона людини знаходиться на домедіаторному етапі онтогенезу. Динаміка перетворень клітин, що мігрували в місце зачатку вторинних симпатичних гангліїв, пов’язана з впливом проникаючих сюди прегангліонарних нервових волокон, спочатку створюючи прості контакти з нйробластами.

ВУЗЛИК ЗАРОДКОВИЙ (лат. *nodulus germinativus*; син.: ембріобласт, внутрішня клітинна маса) – сукупність клітин зародка – похідні ембріобласта на стадії морули і раньої бластули, які знаходяться всередині трфобласта на одному з полюсів бластоцисти. Складається з внутрішнього шару клітин – гіпобласта і зовнішнього – епібласта, іноді їх розділяє бластоцель. У людини зародковий вузлик утворюється з великих темних блатомерів, служить джерелом розвитку власне зародка, а також усіх позазародкових органів, крім трофобласта.

ВУЗЛИК ЛІМФАТИЧНИЙ (лат. *nodulus lymphaticus*; син.: лімфатичний фолікул) – скупчення лімфоцитів у складі селезінки, лімфатичних вузлів, стінки травного каналу та повітроносних шляхів.

ВУЗЛИК ПЕРВИННИЙ (лат. *nodulus primitivus*; син.: вузлик Гензена) – скупчення клітин на передньому кінці первинної смуки зародка. Є матеріалом для утворення ходи – осьового скелета ембріона.

ВУЗОЛ (лат. *nodus*) – у морфології – птовщення за ходом судин, нервових стовбрів, провідних шляхів серця тощо.

ВУХО ВНУТРІШНЄ (лат. *auris interna*) – порожнисте кісткове мембранне утворення у скроневій кістці; розділений на кісткові кнали, присінок, равлик, що містять рецептоний апарат слухового і вестибулярного аналзаторів. Формується з ектодерми, що лежить на рівні заднього мозкового пухирця.

ВУХО ЗОВНІШНЄ (лат. *auris externa*) – складається з вушної раковини, зовнішнього слухового проходу, барабанної перетинки; утворюється з мезенхіми першої і другої збрових дуг. Ектодерма першої зябрової щілни дає початок епітелію зовнішнього слуховго проходу і барабанній перетинці.

ВУХО СЕРЕДНЄ (лат. *auris media*) – фомується в результаті резорбції ембріональної сполучної тканини на місці контакту першої зябрової щілини і першої глоткової кишені, які ростуть назустріч одна одній. З ентодерми кишені розвивається епітелій барабанної порожнини і слухової труби. Мезенхіма першої і другої вісцеральних дуг, прилегла до сліпого кінця першої глоткової кишені, йде на утврення слухових кісточок, зачатки яких (спчатку мезенхіми, а потім хрящові) лежать над верхньою межею барабанної порожнини.

Г

ГАМЕТА (гр. *gamete* – дружина, *gametes* – чоловік; син.: гамонт, гаметогонія, статева клітина) – репродуктивна клітина тварин і рослин, що забезпечує передачу спадкової інформації від батьків до нащаків. Мають гаплоїдний набір хромосом, що виникає внаслідок складного процесу мейзу. Дві Г., зливаючись при запліднені, утврюють зиготу з диплоїдним набором хромсом, яка дає початок новому організму (див. також *Гаметогенез*).

ГАМЕТОБЛАСТИ (лат. *gametoblastae*) – первинні статеві клітини (гоноцити), що утворюються в стінці жовткового мішка на 3–му тижні ембріонального розвитку, а потім мігрують у закладки гонад.

ГАМЕТОГЕНЕЗ (гр. *gamete* – дружина, *genesis* – походження; син.: гаметогенія, пргенез) – процес утворення гамет (оогенез, сперматогенез). У тварин буває дифузний Г. (гамети розвиваються в будь-якій ділянці тіла) і локалізований (гамети розвиваються у білшості тварин у статевих залозах – гонадах). У хребетних і багатьох безхребетних тварин гамети утворюються з первинних статевих клітин (гоноцитів), які відокремлюються після

перших поділів дроблення на початку ембрігенезу з екті (або) ентодерми. При ранньому Г. у зародків хребетних і деяких безхребених гоноцити утворюються далеко від зачатка майбутньої гонади і мігрують (потоком крові, пластами тканин, що розвиваються, або шлхом активного руху) до місця остаточного диференціювання. Після детермінації статі гоноцитів починається розмноження і дференціювання статевих клітин залежно від статі. У ссавців окремі етапи сперматогенезу і весь процес у цілому точно детерміновані в часі, не залежать від дії гормональних фаторів. В оогенезі етапи дозрівання яйцеклітин розтягнені в часі та гормонально залежні. Г. розглядається як початковий етап онтогензу. Його порушення можуть впливати на мабутній розвиток заплідненої яйцеклітини і оганізм у цілому.

ГАМЕТОГЕНЕЗ (лат. *gametogenesis*) – або прогенез, процес утворення чоловічих та жіночих статевих клітин. Він характеризується низкою важливих біологічних процесів і відбувається з деякими відмінностями при дозріванні сперматозоонів (сперматогенез) і яйцеклітин (овогенез).

ГАМЕТОЦИТ (лат. *gametocytus*; гамта + *cytus* – клітина) – загальна назва ндиференційованих статевих клітин, з яких у процесі мейозу виникають зрілі статеві клтини – гамети. Розрізняють гаметоцити певинні, диплоїдні, які вступають у перший пділ мейозу, і вторинні, гаплоїдні гаметоцити, які утворюються після першого і вступають у другий мейотичний поділ.

ГАМОНИ (гр. *gamos* – шлюб) – біологічно активні речовини, які виділяються статевими клітинами (гаметами), сприяють заплідненню, чинять специфічну дію на гамети своєї та пртилежної статі. Жіночі гамети виділяють комлексні сполуки – гіногамони, чоловічі – адрогамони.

Комплекс гіногамону I викликає: стимуляцію хемотаксису сперміїв; активацію руху сперміїв; антагонізм до андрогамону. Гногамони II викликають аглютинацію сперміїв і, можливо, діють як фертилізини.

ГАНГЛІОЗНА ПЛАСТИНКА (лат. *gangliosis plaga*) – є джерелом нейронів периферичного відділу вегетативної нервової системи. Це тимчасове утворення, що розвивається на ранніх стадіях ембріогенезу. Сама гангліозна пластинка виникає з нервових валиків – перехідної області між нервовою платівкою та шкірною ектодермою. У момент замикання нервової трубки нервові валики відокремлюються. Сама назва "гангліозна пластинка" говорить про те, що з неї утворюються практично всі нервові вузли.

ГАПЛОЇДНИЙ НАБІР ХРОМОСОМ (лат. *haploid chromosomatum*) являє собою скупчення абсолютно різних хромосом, тобто в організмі–гаплоїді є кілька цих нуклеопротеїдних структур, несхожих один на одного. Гаплоїдний (гаметичний) набір – це одинарний набір хромосом однієї зрілої статевої клітини. У кожній подібній клітині є лише одна хромосома з двох, які є в організму подібного виду. Чоловічі і жіночі статеві клітини мають половинчастий набір, званий гаплоїдним, тобто всього їх налічується 23. Сперматозоїд зливається з яйцеклітиною, виходить новий організм з повним набором. Генетична інформація чоловіки і жінки таким чином об’єднується. Якби статеві клітини несли диплоїдний набір (46), то при з’єднанні вийшов би нежиттєздатний організм.

ГАСТРОДУОДЕНАЛЬНИЙ ПЕРЕХІД. У зародків 4,5-5,0 мм ТКД закладка шлунку представлена асиметрично розширеною частиною первинної кишкової трубки увігнутої ліворуч, з стінкою побудованою із шарів епітелію та

мезенхіми. Воротарна частина слабко виражена у порівняні з розмірами склепіння і тіла шлунку. У зародків 9,0-9,5 мм ТКД закладка гастродуоденального переходу характеризується зміною ходу травної трубки з утворенням кута, відкритого вправо і краніально з виникненням закладки колового шару м'язової оболонки. Наприкінці передплодового періоду діаметр воротаря шлунка близько 1,9 мм, воротарного каналу – 2,7 мм, діаметр цибулини дванадцятипалої кишки – 2,5 мм, довжина воротарного каналу вздовж малої кривини – 2,5 мм, довжина воротарного каналу вздовж великої кривини – 3,3 мм, величина кута шлунка – $94,7^0$.

ГАСТРОЦЕЛЬ (від гаструла і гр. *koilia* – порожнеча, порожнина) – первинна кишка, порожнина гаструли, що формується у зароків багатоклітинних тварин у тих випадках, коли гаструляція здійснюється шляхом інвагнації. Стінки Г. утворені інвагінуючою первиною ентодермою. Надалі Г. стає порожниною дефінітивного кишечнику.

ГАСТРУЛА (лат. *gastrula*; гр. *gastrer* – шлнок, черево) – фаза зародкового розвитку багатоклітинних тварин, наступна за блатулою. Являє собою двошаровий мішок, прожнина якого (гастроцель або архентерон) сполучається із зовнішнім середовищем за допомогою отвору (бластопора). Зовнішній шар клітин Г. у процесі онтогенезу формує етодерму, а внутрішній – ентодерму. Ці шари є первинними зародковими листками. Г. може утворюватися шляхом вп'ячування (інвагінційна або емболічна).

ГАСТРУЛЯЦІЯ (лат. *gastrulatio*; гр. *gastre* – випуклість) – процес формування зародкових листків (ектодерми, ентодерми та мезодерми) у зародків багатоклітинних тврин. Період Г. настає за періодом дроблення, його заключною фазою – бластуляцією, а зродок у цей період називається гаструлою. Способи Г.: *інвагінація* – вгинання

частини стінки бластули (бластодерми) всередину зродка, що призводить до утворення гаструли з порожниною – гастроцелем, сполученою із зовнішнім середовищем отвором – бластпором; іммігрaція – виселення окремих клтин бластодерми в бластоцель з одного місця (уніполярна іммігрaція) або з різних (мультполярна іммігрaція), гастроцель при цьому не утворюється; *епіболія* – обростання вликих нерухомих клітин вегетативної півкулі зародка більш дрібними клітинами його анмальної длянки; *інволюція* – вп'ячування всередину зародка, яке збільшується в розмрах зовнішнього шару клітин і поширюється вздовж внутрішньої поверхні, залишаються зовні клітин; деламінація, або розшарування. Г. людини йде в два етапи. Перший етап йде шляхом деламінації (розщеплення), а дргий – шляхом міграції. У процесі першого етапу утворюються два зародкові листки: верхній шар клітин – ектодерма (епібласт), нижній шар – ентодерма (гіпобласт). Другий етап – процес утворення ще одного зародквого листка – мезодерми.

ГЕМ (лат. *haema* – кров) – чотири кільця органічних сполук із центральним атомом зліза, відіграє важливу роль у клітинних прцесах. Він є компонентом білка гемоглобіну еритроцитів крові, відповідального у хребених за транспорт кисню від легень до різних тканин; надає характерний червоний колір крові.

ГЕМАТОТРОФНИЙ ПЕРІОД (лат. *periodus haematotrophica*) – період харчування зародка і плоду рахунок крові материнського організму, триває з контакту зародка з материнської кров'ю і до моменту народження.

ГЕМОХОРІАЛЬНИЙ БАР'ЄР (лат. *linns haemochorialae*) – відмежовує кров матері від крові плода, складається з ендотелію капілярів хоріону, їх базальної мембрани,

навколишньої сполучної тканини, базальної мембрани трофобластичного епітелію – цитотрофобласту, синцитіотрофобласту. Основна функція – забезпечення гомеостазу та імунологічної толерантності в системі мати – плід.

ГЕН (лат. *gene*) – це ділянка молекули ДНК, що несе інформацію про структуру синтезованого білка (або рРНК, або тРНК). Іншими словами, будова кожного білка, що синтезується в клітці, визначається конкретними геном. У ДНК входять чотири різних нуклеотиду (А, Г, Ц і Т), а в складі поліпептидних ланцюгів налічується 20 амінокислот. Щоб їх закодувати, потрібно 20 різних знаків (кодових одиниць). При чотирьох різних нуклео-тидах це можливо у випадку, якщо кодова одиниця складається не менше ніж з трьох послідовно розташованих нуклеотидів. Таких комбінацій може бути 43-64. Цього більш ніж достатньо для кодування 20 амінокислот. Три нуклеотиду, що утворюють кодовий знак, отримали назву триплет, і для всіх амінокислот були встановлені що кодують їх триплети. Було також визначено, що генетичний код універсальний, тобто єдиний для всіх відомих організмів

ГЕН (лат. *genus* – рід, походження) – струтурна й функціональна одиниця спадковості, що контролює розвиток певної ознаки або властивості. Сукупність генів батьки передють нащадкам. Ген представляє собою діляку ДНК, несе цілісну інформацію про будову однієї молекули білка або однієї молекули РНК. Ген характеризується рядом специфіних регуляторних послідовностей ДНК, таких, як промотори, які беруть безпосередню участь у регулюванні прояву гена.

ГЕН ГОМЕОТИЧНИЙ (гр. *homoios* – подібний) – ген, дія якого зумовлює транформацію ембріонального зачатка

одного органа в інший, що виникає зазвичай у нвластивому йому місці.

ГЕНИ ГОМЕОЗИСНІ – гени, що ативуються після сегментації і встановлення орієнтації сегментів тіла. Різні їх набори ативуються специфічними співвідношеннями концентрацій специфічних білків. Продукти Г. г. активують інші гени, які визначають сегменспецифічні особливості (наприклад, очі в номі виникають тільки на головному сегменті, а ноги – тільки на грудних сегментах). Г. г. кодують регуляторні білки, що зв'язуються з ДНК. Кожен з них містить кластер нуклеотдів, званий гомеобоксом, який подібний у всіх гомеотичних генах. Він містить 180 нуклеотдів і кодує 60 амінокислот, що функціонують як ДНК-зв'язуючий домен.

ГІЛКИ АОРТИ ВІСЦЕРАЛЬНІ (лат. *rami aortales viscerales*) – судини, що йдуть від аорти до внутрішніх органів; наприкінці 5-го – початку 6-го тижнів розвитку відбувється зачаток всіх трьох непарних вісцералних гілок майбутньої черевної частини аорти. Найбільшою з них є жовтково-брижова артрія, яка утворюється внаслідок злиття правої та лівої одноіменних артерій, супроводжує первинну кишкову петлю до черевного стбельця і з цього часу, у зв'язку із редукцією жовткового мішка, перетворюється у верхню брижову артерію. Зачаток черевного стобура на цій стадії ембріогенезу поділяється на короткі гілки (майбутні ліву шлункову, згальну печінкову та селезінкову артерії), які ще не досягають стінок органів. Зачаток ниньої брижової артерії короткий і не розгалжується.

ГІПОБЛАСТ (від гіпо… і гр. *blastós* – зродок, росток) – внутрішній шар клітинної стінки дискобластули у плазунів, птахів і ссавців, що містить головним чином матеріал внутрішнього зародкового листка – ентдерми. У людини

гаструляція проходить у дві фази: перша (7-ма доба) – шляхом деламінції ембріобласта утворюються два листки: зовнішній – епібласт і внутрішній – гіпобласт. Друга стадія (14–15-та доба) відбувається з утворенням первинної смужки і первинного вузлика шляхом міграції клітинних мас, що в результаті призводить до формування мзодерми і хорди. До двох діб позазародкова мезодерма заповнює порожнину бластоцити, підростає до трофобласта, формуючи хріон. У вирости трофобласта вростає позазродкова мезодерма, а пізніше проростають і кровоносні судини – так утворюються восинки хоріона. Останні при контакті з ендметрієм матки будуть формувати плаценту. На 13–14-ту добу в ембріона людини – два листки: епібласт (первинна ектодерма) і гіпбласт (первинна ентодерма), два пухирця – амніотичний і жовтковий. Дно амніотичного пухирця (епібласт) і покрівлі жовткового (гіпобласт) утворюють разом зародковий щиток. Тяж позазародкової мезодерми – амніотична або зародкова ніжка прикріплює до хоріона двома пухирцями – амніотичним і жовтковим.

ГІПОФІЗ (лат. *hypophysis* – відросток; синоніми: нижній мозковий придаток, пітітарна залоза) – мозковий придаток у фомі округлого утворення, розташованого на нижній поверхні головного мозку в кісковій кишені – турецькому сідлі, виробляє гормони, що впливають на ріст, обмін речвин і репродуктивну функцію; є центральним органом ендокринної системи; тісно взаємдіє з гіпоталамусом. Зачаток Г. закладається в зародка людини на 4–5-му тижні емброгенезу, як результат злиття двох окремих зачатків – епітеліального і нейронального; у ділянці тонкої нижньої стінки проміжнго мозку гіпоталамуса формується непарне випинання – майбутні сірий горб і задня частка Г. З

ектодермального епітелію, що встилає ротову ямку зародка, виштовхується гіпофізарна кишеня, яка прямує до основи головного мозку і дає початок *аденогіпофіза*. Із зачатка проміжного мозкового пухирця утворюється випинання, спрямоване до гіпфізарної кишені – *нейрогіпофіз*. Г. відповідає за продукцію гормонів: росту, лактогенного, тиреотропного, адренокортикотропного та гонадотропного. Передня частка гіпофіза здатна посилювати чи послаблювати синтез гормонів, які діють на інші залози (тропіни). Середня частка виробляє єдиний гормон – меланостимулювальний, який сприяє синтзу меланіну і зумовлює забарвлення шкіри. У задній частині Г. накопичуються два гормни, що синтезуються гіпоталамусом – окстоцин і вазопресин.

ГІСТІОТРОФНИЙ ПЕРІОД (лат. *periodus gistiotrophica*) – період харчування зародка за рахунок всмоктування поживних речовин із секрету маткових залоз та продуктів руйнування трофобластом тканин ендометрію. Триває доти, поки трофобласт не розчинить стінку кровоносних судин ендометрію і вступить у контакт із материнської кров'ю.

ГІСТОГЕНЕ́З (від грец. *histos* – тканина + грец. *genesis* – утворення, розвиток) – сукупність процесів, що приводять до утворення та відновлення тканин в процесі індивідуального розвитку (онтогенезу). В утворенні певного виду тканин бере участь той чи інший зародковий листок. Наприклад, м'язова тканина розвивається з екзодерми, нервова – з ектодерми тощо. У ряді випадків тканини одного типу можуть мати різне походження, наприклад, епітелій шкіри має ектодермальне, а всмоктуючий кишковий епітелій – ентодермальне походження.

ГЛІКОКАЛІКС (лат. *glicocalix*, гр. *glykys* – солодкий, *calyx* – чашечка) – зовнішній шар клітинної оболонки (плазмолеми), утворений олігосахаридними ланцюгами глікопротеїнів і

гліколіпідів, має товщину 3–4 нм, відіграє валиву роль у рецепторних функціях клітини, її взаємодії з мікрооточенням.

ГЛОТКА (лат. *pharynx*) – м'язова трубка, розташована позаду порожнин рота і носа, є провідником харчової грудки в стравохід і частиною повітряносного шляху. На початку 2-го місяця ембріогенезу Г. диференціюється із головної частини передньої кишки. На біних стінках первинної Г. формуються зяброві дуги і кишені, з яких розвиваються ряд антомічих структур. Центральна частина глокової кишки звужується, потовщується і дає початок дефінитивній Г.; у нижньому відділі її передньої стінки утворюється випинання (вріст), яке є зачатком нижніх дихальних шляхів. Епітелій Г. – багатошаровий плоский, незрговілий, крім носоглотки, де він багаторядний миготливий.

ГОНАДИ (лат. *gonadae*) – органи, в яких утворюються статеві клітини; розрізняють гнади чоловічі – яєчка, та жіночі – яєчники (див. також *Валик гонадний*).

ГОНОБЛАСТИ (лат. *gonoblasti*; гр. *gono* – зародження + гр. *blastos* – паросток; син.: гоноцитобласти) – первинні статеві клтини, які утворюються в первинній смужці зродка і в прилеглій до неї мезодермі. На 3-му тижні ембріогенезу гоноцитобласти мгрють у стінку жовткового мішка, де починають інтенсивно розмножуватись (проліферують). Одночасно на поверхні кожної первинної нирки потовщується целомічний епітелій, з якого утворюється статевий валик. Гоноцитбласти виселяються зі стінки жовткового міка і мігрують у стінку задньої кишки, а звідти по кровоносних судинах переносяться у сттеві валики.

ГОНОЦИТ (лат. *gonocyte*) – ембріональна клітина, з якої згодом можуть утворитися сперматозоїд або яйцеклітина. Цей термін ткож застосовується по відношенню до будяких

клітин, які беруть участь у процесі гметогенезу, а також по відношенню до самих гамет.

ГОРБОК АКСОНА (лат. *colliculus axonalis*) – конічний виступ перикаріона нйрона, від якого починається аксон; у складі Г. а. відсутня базофільна речовина, міститься значна кількість нейрофібрил.

ГОРБОК СТАТЕВИЙ (лат. *tuberculum genitale*) – похідне мезенхіми, виникає на 3-му місяці утробного розвитку людини, розташований попереду від відхідникової (клоакальної) мембрани, на передньонижній стінці сечостатевої пазухи; індиферентний звнішній статевий орган.

ГОРБОК ЯЙЦЕНОСНИЙ (лат. *cumulus oophorus*, лат. *cumulus* – горбок, *оо* – яйце, гр. *phoreo* – нести) – виступ зернистого шару на внутрішній стінці фолікула, в якому міститься овоцит, оточений багатьма шарами фолікулярних клітин.

ГОРТАНЬ (лат. *larynx*) – ділянка дихалної системи, яка з'єднує глотку з трахеєю і містить голосовий апарат. Зачаток Г. формється на початку 6-го тижня ембріогенезу, представлений потовщенням мезенхіми бепосередньо біля входу в дихальну трубку. У каудальному відділі передньої стінки глоки на рівні відгалуження трахеолегеневого зачатка з'являється парне потовщення мзенхіми у вигляді черпакуватих валиків із дрсально спрямованою вирізкою (майбутній міжчерпакуватий простір) та поперечний влик, який відмежовує вхід у дихальну трубку. У передньому відділі вузької щілини в гортні утворюється поперечна складка слизової оболонки – зачаток надгортанника, вхід у Г. набуває Т-подібної форми. Внаслідок ущілнення мезенхіми другої і третьої зябрових дуг утворюються хрящі та м'язи гортані. Назвичайно активний ріст епітелію

призводить до того, що просвіт гортані повторно заротає. У подальшому, у процесі інтенсивного росту хрящів і м'язів, знову утворюється прожнина гортані, на стінках якої диференціюються голосові і присінкові складки. Стінка Г. вистелена одношаровим однорядним війчатим епітелієм. Проекція Г. відповідає рівню – I шийних хребців.

ГРАНУЛОЦИТИ (лат. *granulocytes*) – зернисті лейкоцити, білі кров'яні клітини, що містять в цитоплазмі специфічну зернистість. За здатністю зерен забарвлюватися Г. підроділяють на еозинофіли (оксифіли), базофіли і нейтрофіли. У деяких хребетних тварин змість нейтрофілів є клітини, функціонально ним рівноцінні, з оксифільною зернистістю (псевдоеозинофіли). У крові людини Г. склдають основну масу лейкоцитів. Процентне співвідношення між окремими видами Г. змнюється з віком, фізіологічним станом і при захворюваннях. Ядра Г. поліморфні, у нетрофілів і еозинофілів сегментовані. Зерна нейтрофілів і базофілів безструктурні, всердині зерен еозинофілів знаходяться своєріні «кристали». Встановлено, що нейтрофільні зерна – це лізосоми, що містять гідролітичні ферменти. Г. амебоїдно рухливі і здатні до фгоцитозу. З кровоносних судин можуть прникати в сполучну тканину (діапедез) і брати участь у запальних процесах. Утворюються в спеціальних кровотворних органах.

ГРАНУЛОЦИТИ ЕНДОМЕТРІАЛЬНІ – виникають у ході диференціації з лімфоцитоподібних попередників стовбурових клітин кісткового мозку. Процес диференцації Г. е. пов'язаний із диференціацією фібрбластів. Крім того, Г. е. можуть брати участь у розбудові строми і кровоносних судин у процесі децидуалізації і розвитку плаценти, забезпечуючи некроз артеріальних стінок, забезпечують

впровадження трофобласта в судинну мережу в процесі вагітності.

ГРЕБІНЦІ АМПУЛЬНІ (лат. *crista ampullares*) – поперечні складки в ампулах півколових проток внутрішнього вуха; налжать до вестибулярного аналізатора, містять сенсорноепітетеліальні волоскові клітини, що є рецепторами кутових прискорень; розвивються з потовщень ектодерми.

ГРЕБІНЬ НЕРВОВИЙ (лат. *crista neuralis*) – парне скупчення нейробластів на спинній поверхні зародка, яке розміщне з обох боків від нервової трубки між нею і шкірною ектодермою. Служить джерелом розвитку спинномозкових та вегетативних (автономних) гангліїв, пігментоцитів, мозкової речовини надниркових залоз.

ГРЕБІНЬ СТАТЕВИЙ (лат. *crista gonadalis*; син.: статевий валик – лат. *tori genitales*) – потовщення целомічного епітлію на медіальній поверхні первинної нирки. Є ембріональним зачатком статевих залоз (сім'яника або яєчника).

ГРУДНИНА (лат. *sternum*) – розввається з парних мезенхімних смужок, які утворюються одночасно із зачатком ребер з вентрального боку майбутньої грудної кліки за-родка. У процесі розвитку груднинні смужки з'єднуються з передніми кінцями ребер, які ростуть вентрально. Замінюючись хрящем, груднинні смужки зближуються по серединній лінії і зростаються в один нпарний хрящовий зачаток Г., з яким з'єднані передні кінці 7 верхніх ребер. Скостеніння Г. виникає із декількох точок (6–9). Їх зрощення відбувається пізно, у віці 15–18 років. Напізніше відбувається скостеніння мечопдібного відростка (20 років). Надгруднинні структури виникають одночасно з грудними смугами, з яких надалі формується рукоятка Г.

між вентральними кінцями правої і лівої ключиць, між парами бластем виявляється непарний мезенхімний зачаток, названий «прекостальний відросток». При злитті цих трьої структур відбувається утворення рукятки Г. Остання включає також і краніальну частину груднинних стрічок, розташованих на рівні 1-го ребра.

Д

ДЕЛАМІНАЦІЯ (лат. *delaminatio*, лат. *de* – відокремлення, *lamina* – пластинка, розшарування) – утворення гаструли шлхом розщеплення бластодерми на два шари клітин – зовнішній та внутрішній, які відпвідають ектта ентодермі. Один із способів першої фази гаструляції у ссавців та людни. При будь-якому формоутворюючому процесі Д.– розподіл клітин за шарами. Гструляція відбувається шляхом Д. внаслідок поділу клітин бластодерми. Дочірні клітни, які виникають при цьому, витісняються досередини бластоцеля і утворюють внтрішній шар клітин, або ентодерму. Така Д. отримує назву первинної. Якщо процес гструляції відбувається в бластулі, яка не має бластоцеля, або в морулі, то дочірній ряд клітин переміщується назовні від бластдерми і стає зовнішнім зародковим шаром, або ектодермою. Такий тип Д. називається вторинним. При цьому бластопор відсутній і гастроцель не сполучається з навколишнім середовищем.

ДЕНДРИТИ (гр. *dendron* – дерево) – здебільшого короткі відростки нейронів, які деревоподібно галузяться; основи Д. мають конічне розширення. Передають нервовий імпульс у напрямку до тіла клітини.

ДЕНУДАЦІЯ (лат. *denudatio*) – роз'єднання контактів між фолікулярними клітинами зернистої зони та блискучою

оболонкою жіночого статевого клітинного комплексу та "оголення" овоциту.

ДЕНУДАЦІЯ ЯЙЦЕКЛІТИНИ (лат. *ovis denudatio*). Зріла яйцеклітина – найбільша клітина в організмі людини. У ній міститься майже усе потрібне для старту розвитку нової особистості. Вона визріває у фолікулі яєчника – порожнині, заповненій специфічною рідиною. Але яйцеклітина не плаває у басейні самотньо, вона оточена ніжною білою хмаринкою дрібних клітин кумулюсу. Клітини кумулюсу, наче придворні фрейліни королівської особи, оточують її та забезпечують усім необхідним для процвітання. Коли настає час покидати живильний фолікул, вирушаючи у подорож до матки, значна частина кумулюсних клітин супроводжує яйцеклітину. Вони також присутні при таїнстві злиття зі сперматозоїдом і навіть певний час чинять опір навалі хвостатих кавалерів. Але, згодом, коли яйцеклітина запліднена і вже розпочала побудову нового життя, кумулюс відторгається, щоб не заважати утворенню зв'язку з організмом матері.

ДЕРМАТОМ (гр. *derma* – шкіра, гр. *tomos* – частина, шар) – дорсолатеральна ділянка соміта, яка є зародком сполучноткнинної основи шкіри, клітини якої вступили в стадію гістогенетичної диференціації зі зданістю утворювати дерму – власне шкіру.

ДЕСКВАМАЦІЯ (лат. *desquamo* – вдаляю луску) – злущення клітин із поверхні органів і тканин. У нормі відбувається в шкірі, деяких залозистих органах та ін.; спостергається також при запаленні слизових облонок і деяких порожнистих органів (напрклад, легень), гормональних змінах та ін.

ДЕСМОСОМА (лат. *desmosoma*; гр. *soma* – тіло; син.: пляма, злипання) – спціалізований утвір плазмолеми, один

із тпів міжклітинних контактів, що забезпечує міцний зв'язок між сусідніми клітинами. Інують точкові Д. і гемідесмосоми. Точкова Д. являє собою невелику ділянку (діаметром до 0,5 мкм) з'єднує мембрани двох сусідніх клітин. Кількість точкових Д. на одній кліці може досягати 2000. Д. утворюються між клітинами тих тканин, які піддаются тертю, розтягуванню і іншим механічним впливам (епітеліальні, клітини серцевого м'яза). З боку цитоплазми до Д. прикріплюються проміжні філаменти, які формують у цитоплазмі мережу, що володіє великою міцністю на розрив. Через Д. проміжні філаменти сусідніх клітин об'єднуються в безперервну мережу, що охплює всю тканину.

ДЕТЕРМІНАНТА (лат. *determinans*, *determinantis* – обмежує, що визначає) – гпотетична одиниця зародкової плазми, яка контролює розвиток строго певної тканини або органа.

ДЕТЕРМІНАНТИ МОРФОЛОГІЧНІ (лат. *determinans morphologicus*) – компонети цитоплазми запліднені яйцеклітини, які сегрегуються в процесі, потрапляють у певні клітини, де активують або репресують спецфічні гени, які надають клітинам визначеної якості. Правильний просторовий розподіл Д. м. є вирішальною умовою нормального ровитку зародка.

ДЕТЕРМІНАЦІЯ (лат. *determinatio* – омеження) – виникнення якісної своєрідності частин організму, яка розвивається на етпах, що передують появі морфологічно пмітних зачатків тканин і органів. Може бути стабільною (дефінітивна) або лабільною. При стабільній Д. клітина, або частина зародка, мють тільки одну єдину можливість реагувати на умови середовища, тобто Д. відбувається автоматично. Для різних частин організму, що

розвивається, перебіг Д. у часі і просторі може бути різним. У процесі Д. настає момент, що визначає, який із багатьох можливих типів розвитку буде реалізуватись у дійсності. Цей момент залежить від активації тієї чи іншої групи генів.

ДЕТЕРМІНАЦІЯ КЛІТИН (лат. *determinate* – визначати) – процес розвитку клітин у певних спеціалізованих напрямках під впливом генетичних та зовнішніх (мікрооточення) факторів (моноцит → макрофаг), тобто генетично запрограмований шлях розвитку клітин та тканин.

ДЕТРИТ КЛІТИННИЙ (лат. *detritis* – стертий) – дрібні частинки органічної речовини, що утворюються при розпаді клітин тканин, які потім фагоцитуються макрофагами.

ДИВЕРГЕНЦІЯ (лат. *divergere* – розхдження) – розходження ознак організмів у процесі еволюції, що зумовлене штучним або природним добором.

ДИКТІОСОМИ (лат. *diktion* – сітка, *soma* – тіло) – окремі ділянки апарату Гольджі, видимі у світловому мікроскопі на зрізах, імпрегнованих солями осмію чи срібла.

ДИПЛОІДІЯ (лат. *diploos* – подвійний) – синоніми: диплоїдний набір хромосом, подвійний, повний, спарений – наявність у клітинах людини повного набору, тобто 23 пар гомологічних хромосом (46 хромосом). Характерний для зиготи та для всіх соматичних клітин організму людини та тварин.

ДИПЛОЇДНИЙ НАБІР ХРОМОСОМ (лат. *diploid chromosomatum*). Соматичні клітини розмножуються простим поділом на дві дочірні. У звичайних клітинних утвореннях кожна клітинка має свою гомологічну пару. Відбувається це тому, що кожна з дочірніх клітин повинна мати той же обсяг спадкової інформації, що і материнська**.**

ДИСК ЗАРОДКОВИЙ (лат. *discus germinativus*) – внутрішній і зовнішній зродкові листки – енті ектодерма, з яких пізніше

розвивається ембріон. Ентодерма Д. з. разом із позазародковою частиною вхдить до складу стінки жовткового пухирця. Ектодерма ж є частиною стінки амніона. У Д. з'являється потовщення – первинна смужка із зародковим вузликом спереду, де напркінці першого і на початку другого тижнів починається інтенсивна міграція клітин під ектодерму. За рахунок цих мігруючих клітин розвивається третій зародковий листок, або мезодерма. Клітини, розташовані перед зродковим вузликом, утворюють нотохорду (зачаток хребта), вздовж боків від первинної смужки – основний зачаток мезодерми, який згодом диференціюється на три частини: просьову (епімер), бічну пластинку (гіпомер) і закладену між ними проміжну (мезомер) мзодерму. Паралельно з утворенням основних частин мезодерми відбувається також дифренціація нотохорди (спинної струни) – цліндричної форми скупчення клітин, розташваних на серединній площині вентральніше від мозкової первинної смужки. Нотохорда є осьовим скелетом примітивних хордових і преембріонів усіх хребетних і відіграє важлву роль у розвитку нервової трубки та хребта.

ДИСК МІЖХРЕБЦЕВИЙ (лат. *discus intervertebralis*) – починає формуватися з дорсального відділу, найбільш віддаленого від джерела живлення – аорти в ділянці між хребетними тілами після розщеплення склротомів. Драглисте ядро (*nucleus pulposus*) походить від клітин хорди, тоді як фіброзне кільце (*annulus fibrosis*) походить від склертомних клітин. На 10-му тижні ембріональнго розвитку міжхребцевий диск виявляється відділеним від хрящового хребця фібрознхрящової оболонкою. До цього часу по приферії міжхребцевого диска починають формуватися елементи фіброзного кільця. У 4-місячного ембріона фіброзне кільце стає більш вираженим і міцно пов'язує сусідні хребці. Надалі

відбувається відносне змешення товщини Д. м., фіброзне кільце роширюється в центральному напрямі, проте до моменту народження міжхребцевий диск виявляється ще не сформованим.

ДИСК ФОЛІКУЛЯРНИЙ (лат. *discus follicularis*) – скупчення фолікулярних клітин, які оточують овоцити вищих ссавців і людини. Представлений двома шарами: внутрішнім, який складається з одного-двох рядів фолкулярних клітин із довгими відростками, що пронизують прозору оболонку (променистий вінець), та зовнішнім – невпорядкованим скупченням клітин яйценосного горбка. У момент овуляції ступінь розвитку Д. ф. у різних представників класу ссавців різна.

ДИСКОБЛАСТУЛА (гр. *diskus* – диск і *blastos* – паросток) – бластула, що утворється в результаті неповного нерівномірного дискоїдального дроблення.

ДИСТАЛЬНИЙ (лат. *distalis* – віддалний) – розташований далі від центру тіла або його серединної площини. Спочатку термін використовувався лише відносно кінцівок, пізніше – зв’язок, судин, м’язів.

ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ЕКТОДЕРМИ – розподіл зовнішнього зародкового листка (ектодерма) на чотири частини: 1) нейроетодерма (з неї розвивається нервова трубка і гангліозна пластинка); 2) шкірна ектодерма (розвивається епідерміс шкіри); 3) перехідна пластинка (розвивається епітелій стравоходу, трахеї, бронхів); 4) плакоди – похідні ектодерми, що формуються в місці контакту невової трубки з ектодермою.

ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ (лат. *differentiatio* – різниця; син.: спеціалізація) – процес вникнення і наростання структурних і фунціональних розходжень між окремими клітинами і частинами зародка. Буває: 1) філогенетична – розмежування в процесі еволюції єдиної групи організмів

на дві або декілька; 2) онтогенетична – виникає в оганізмі (або його окремій ділянці) у процесі розвитку морфологічних і функціональних відмінностей. З морфологічної точки зору Д. виражається в тому, що утворюються кілка сотень типів клітин специфічної будови, що відрізняються одна від одної. З біохіміної точки зору спеціалізація клітин полягає в синтезі визначених білків, властивих тілки даному типу клітин. Біохімічна спеціалзація клітин забезпечується Д. активності генів, тобто в клітинах різних зародкових листків – зачатків визначених органів і ситем – починають функціонувати різні групи генів. При подальшій Д. клітин, що входять до складу зародкових листків, з ектодерми утворюється: нервова система, органи чуття, епітелій шкіри, емаль зубів; із ентодерми – епітелій середньої кишки, травні залози – печінка і підшлункова залоза, епітелій зябер і легень; з мезодерми – м’язова тканина, сплучна тканина, кровоносна система, нирки, статеві залози та ін.

ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ЕНТОДЕРМИ – розподіл внутрішнього зародкового листка (ентодерми) на: кишкову (зародкову), ентдерму; позазародкову (жовткову) ентодерму. З кишкової ентодерми розвиваються: епітелій і залози шлунка та кишечнику, печінка, пішлункова залоза.

ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ КЛІТИН У ЕМБРІОГЕНЕЗІ – розрізняють чотири етапи: 1) оотипічна – на стадії зиготи представлена презумптивними зачатками – ділянками зплідненої яйцеклітини; 2) бластомерна – пява на стадії бластули неоднакових бластомрів; 3) зачаткова – на стадії ранньої гаструли формуються відокремлені ділянки – зарокові листки; 4) гістогенетична – диференцація тканин на стадії пізньої гаструли. У меах одного листка з’являються зачатки різних тканин (наприклад, соміти мезодерми). З тканин

формуються зачатки органів і систем. У процесі диференціації зародкових листків з'являється осьовий комплекс зачатків оргнів.

ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ М'ЯЗІВ – формування м'язів, починається незабаром після утворення скелетних елементів. Розрізняють, як правило, чотири основні фази в ровитку м'язової тканини: 1) утворення скучень мезенхімних клітин, що є загальними м'язовими масами для згиначів і розгиначів; у цих масах закладаються шари, відповідні шарам мускулатури сформованої кінцівки; 2) відособлення зачатків окремих м'язів із згальних м'язових мас: загальні м'язові маси розділяються спочатку на маси, відповідно до груп м'язів, а потім ці маси розщеплюются на зачатки окремих м'язів; у цей час м'язові клітини знаходяться на стадії міобластів або ранніх м'язових трубочок; механізми, що взначають розподіл загальних м'язових мас на зачатки окремих м'язів, невідомі; 3) фаза реконструкції зачатків м'язів: спочатку зчатки м'язів формуються у вигляді філогнетично примітивних форм; протягом фази реконструкції м'язові зачатки набувають пложення і конфігурації, які властиві даному виду тварини (цікаво відзначити, що в цьому випадку гинуть достатньо диференційовані клітини, що містять дефінітивні м'язи); 4) стновлення дефінітивної форми м'язів: утврюється сполучнотканинна строма м'язів. Відомо, що м'язи формуються окремо від сухожиль і що їх об'єднання відбувається на пізніших стадіях розвитку. Не зважаючи на порівняно незалежне походження кожної з тканинних зачатків, презумптивні клітини елементів скелета, м'язів і сухожиль вже дтерміновані відносно свого майбутнього пложення в органі.

ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ МЕЗОДЕРМИ – поділ мезодерми на два головних відділи відразу після утворення: соміти – спинний відділ і спланхнотоми – черевний відділ. Між сомітами і спланхнотомом є ще один відділ – сегментна ніжка, за допомогою якої вони з'єднуються. Соміти поділяються на три чатини: дерматом, міотом, склеротом. Дерматом дає початок мезенхімі, з неї утворюється дема – власне шкіра. Міотом є джерелом попречносмугастих м'язів. Зі склеротома утворється мезенхіма склеротома, яка дає початок кісткам і хрящам. Спланхнотом ділиться на всцеральний і парієтальний листки, між якми знаходиться вторинна порожнина тіла – целом. Вісцеральний і парієтальний листки дають початок вісцеральним і парієтальним серозним оболонкам. Крім того, з вісцералного листка спланхнотома виселяються клітни, які дають початок мезенхіми спланхнотма. З неї розвивається сполучна тканина.

ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ СКЕЛЕТА – послідовна диференціація структур скелета вібувається вздовж проксимо-дистального грдієнта. Д. с. варіює в різних класах хребетних тварин. Хоча всі майбутні елементи кінцівки представлені в ранньому зачатку кінцівки, стилоподій, *stylopodium*, (плече або стегно) диференціюється першим, за ним іде зигподій, *zygopodium* (передпліччя або гомілка), і останнім автоподій, *autopodium* (кисть або стопа).

ДИФЕРЕНЦІЮВАННЯ КЛІТИН (лат. *differentia* – відмінність) – це зміна у структурі клітин, пов'язані з їх функціональною спеціалізацією, зумовлені активністю певних генів. При цьому відбувається утворення з відносно однорідних клітин груп різнорідних, по-різному спеціалізованих клітин, що пов'язано з проявом

(експресією) альтернативних властивостей генів під впливом регулюючих факторів.

ДІАПЕДЕЗ (гр. *diapedesis* – просочуваня, гр. *dia* – два, лат. *pes*, *pedis* – нога) – здаість формених елементів крові (еритроцитів та лейкоцитів) проходити через стінку кровносних судин.

ДІАПЕДЕЗ (лат. *dia* – через, *pedao* – скачу) – активний вихід клітин крові через щілини між ендотеліоцитами капілярів у навколишню сполучну тканину.

ДІАРТРОЗ (лат. *diarthrosis* – перервне з'єднання, син.: суглоб синовіальний) – з'єднання кісток, в якому здійснюються вільні рухи. Суглобові кінці вкриті тонким шаром гіалінового хряща, а самі кістки з'єднані між собою капсулою (capsule). Внутрішній шар суглобової капсули утворений тонкою синвіальною мембраною, яка виробляє синовальну рідину (класифікація див. суглоби).

ДІАФІЗ (гр. *diaphysis*) – середня частна тіла кістки, в якій звичайно знаходиться кістково-мозкова речовина.

ДІАФРАГМА (лат. *diaphragma*, гр. *m. phrenicus*) – тонка, плоска, опукла угору фброзна пластинка, що відділяє грудну поронину від черевної. Закладається на 3-му тижні розвитку на рівні I – шийних хребців. До кіця 1-го місяця утробного життя з неї розвваеться поперечна перегородка, що розділяє черевну і плевроперикардіальну порожнини. На 6-му тижні вона симетрично фіксується з обох боків скупченнями мезенхімальних клтин у вигляді внутрішніх і зовнішніх стовпів (арок). Внутрішні арки беруть участь в утвренні ніжок Д. і її поперекового відділу. Мдіальні м'язові пучки ніжок згодом сходяться у вигляді дуги, створюючи отвір для аорти та стравоходу. Зовнішні арки беруть участь в утворенні спочатку плевроперикардіалної мембрани, а пізніше – реберної ділянки Д. Щілини між арками з обох

боків у вигляді каналу з'єднують на цій стадії розвитку плеральну та черевну порожнини.

ДІЛЕННЯ (лат. *cleavage*) – процес редукції клітини, у результаті якого з початкової матринської клітини утворюються нові дочірні клітини. У багатоклітинних організмів процес Д. лежить в основі росту, розвитку та регенрації тканин і органів, а в одноклітинних – процес размноження. Завдяки Д. забеспечується безперервність існування послідовних поколінь клітин і цілих організмів.

ДІЛЕННЯ ЗАРОДКА – процес утврення багатоклітинного одношарового зродка – бластули. Для ділення характерне: 1) розподіл клітин шляхом мітозу зі збереженям диплоїдного набору хромосом; 2) дуже короткий мітотичний цикл; 3) бластомери не диференційовані і в них не використовується спадкова інформація; 4) бластомери не ростуть і надалі стають усе менші; 5) цитплазма зиготи не перемішується і не перемщується.

ДІЛЕННЯ КІНЦЕВЕ – процес, у резултаті якого зародок приймає форму пухирця зі стінкою, утвореною одним шаром клітин, які тісно прилягають одні до іншої. Внутрішня прожнина зародка, що спочатку з'єднувалася із зовнішнім середовищем через щілини між бластомерами, у результаті їх щільного змкання стає зовсім ізольованою. Ця порожнина називається первинною порожниною тіла – бластоцелем. Завершується Д. к. утворенням одношарового багатоклітинного зародка – бластули.

ДІЛЕННЯ КЛІТИНИ МІТОТИЧНЕ – процес ділення зиготи на дві однакові клітни, який проходить у меридіальній площині, що з'єднує обидва полюси – вегетативний та анімальний. Це стадія двох бластомерів. Друга борозна також меридіальна, але пепендикулярна першій. Вона надвоє розділяє обидва бластомери, що виникли в

результаті першого поділу, утворюючи чотири подібних бластомери. Наступна, третя борозна діленя – по ширині. Вона пролягає трохи вище екватора і поділяє всі чотири бластомери. Надалі борозни ділення чергуються. Зі збільшенням кількості клітин розподіл їх стає недночасним. Бластомери відходять від центру зародка, утворюючи порожнину.

ДІЛЕННЯ КЛІТИНИ РЕДУКЦІЙНЕ – процес, який настає після телофази першого мейотичного поділу, хромосоми не встигають деспіралізуватися і подвоїти ДНК у період короткої інтерфази. У результаті другого мейотичного поділу кожна з 23 хромосом сперматоцита другого порядку розщеплюється на дві хроматиди і виникає 46 хроматид, або дочірніх хромосом, які роподіляються порівну між дочірніми клітинми – сперматидами. Сперматиди після цього мають по 23 дочірні хромосоми. Сперматиди вдвічі дрібніші, ніж сперматоцити другого прядку, ядро їх дуже маленьке, у ньому спострігається дуже багато хроматину.

ДРАГЛІ ВАРТОНОВІ (лат. *textus mucoideus connectivus*; син.: слизова сполучна тканина) – різновид сполучної ткнини зі спеціальними властивостями, пратично без волокнистих структур. У зв'язку з високим вмістом гідратованих протеоглікнів, має драглисту консистенцію; виникає як проміжна ланка при дозріванні сполучних тканин. У значній кількості локалізується в пуповині, де забезпечує захист кровононих судин від перетискання і механічних пшкоджень.

ДРОБЛЕННЯ АНАРХІЧНЕ (гр. *anarchia* – безладдя, стихійність, безпордок) – перший морфологічний процес ембронального розвитку багатоклітинних органімів. Вперше описав у гідромедузи І.І. Мечніков (1886). Вважається, що цей тип дроблення є примітивним і є

передумовою спірального і радіального типів дроблення (див. також *Дрблення регуляційне*).

ДРОБЛЕННЯ ПАРЦІАЛЬНЕ ДИСКОПОДІБНЕ (лат. *partialis*, *pars, partis* – частина; син.: часткове дроблення) – процес дроблення, характерний для багатожовткових яйцеклітин (полілецитальних), у зв'язку з чим борозни дроблення виникають тільки в ділянці анімального полюса яйцеклітини, де знаходиться ядро і шар ооплазми містить менше жовткових гранул. При цьому на анмальному полюсі дробиться тільки кругле поле (диск), а вегетативний полюс, переотяжений жовтковими гранулами (жовтковий шар), залишається не подробленим. Властве вищим рибам, плазунам, деяким нижчим ссавцям, яйцеродним.

ДРОБЛЕННЯ СИНІСТРОТРОПНЕ (лат. *sinister* – лівий, гр. *tropo*поворот, змна, напрям) – один із типів спірального дрблення, при якому зміщення мікромерів вібувається проти напрямку стрілки годинника (вліво), якщо спостерігати за зиготою, що дрбиться з боку анімального полюса.

ДРОБЛЕННЯ (лат. *fissio*; син.: сегментція) – процес ядерних і клітинних поділів, який починається з активації яйця (запліднення або стимул до партеногенезу) і закінчується стадією бластули. Дроблення призводить до зміни ядерно-цитоплазматичного відншення, тобто з поділом ядра і цитоплазми відношення ядро/маса цитоплазми в блатомерах стає меншим. Завжди відбувається шляхом мітозу. Д. відрізняється від звичаного мітотичного ділення тим, що в інтерфазі не виражений період G2 (період росту клітни), тому клітини, що утворюються, зменшються в розмірах після кожного ділення. Д. завершується, коли розміри бластомерів дсягають розмірів соматичних клітин. На раніх стадіях Д.

всі бластомери тотипотентні, тобто вони зберігають здатність до розвитку кожного бластомера в самостійний організм. Новоутворені клітини малодиференційовані й однорідні (порівняно з різноманітністю тканинних клітин диференційованого організму). Всі ці особливості є основою для позначення їх особливим терміном – бластомери (від гр. *blastos* – зародок, *meros* – частина). Яйцеклітина мітотичним шляхом поділяється на певну кількість бластомерів. Цей процес в окремих ділянках проходить до кінця, не спроводжуючись вираженою детермінацією бластомерів. В інших випадках із стадіями дроблення можуть бути пов'язані вирішальні ступені детермінації.

ДРОБЛЕННЯ АСИНХРОННЕ (гр. *a* – заперечення, *synchronos* – одночасний; син.: асиметричне дроблення, *symmetria* – розмірність, гармонія) – тип дроблення, при якому чергування площин дроблення відбувається із запізненням, внаслідок чого виникають бластомери різних розмірів: вликі і малі бластомери (макрі мікромери). Асинхронне дроблення трапляється у тварин із різними типами яєць (наприклад, у ссавців, людини, амфібій).

ДРОБЛЕННЯ ГЕТЕРОКВАДРАНТНЕ (гр. *heteros* – інший, лат. *quadrans* – чверть, четверта частина) – нерівномірне спіральне дроблення.

ДРОБЛЕННЯ ГОЛОБЛАСТИЧНЕ (гр. *holos* – весь, повний, цілий, гр. *blastos* – зародок) – тип дроблення, при якому плщини дроблення проникають до найглибших частин зиготи, поширюючись по всій її пверхні. Таким чином, увесь матеріал зиготи йде на утворення бластомерів. Характерне для алецитальних, первинні вторинно ізлецитальних, помірно телолецитальних яєць.

ДРОБЛЕННЯ ГОМОКВАДРАНТНЕ (лат. *homos* – однаковий, рівний, лат. *quarans*, *quadrantis* – чверть, четверта частина) – дроблення, при якому бластомери основного квартету однакові.

ДРОБЛЕННЯ ДВОСИМЕТРИЧНЕ (БІЛАТЕРАЛЬНЕ) (лат. *bi* – два, двічі, лат. *lateralis* – боковий) – характер дробленя, за якого бластомери розміщуються симтрично по боках анімально-вегетативної осі. Двосиметричне дроблення властиве круглим червам і асцидіям.

ДРОБЛЕННЯ ДЕКСТРОТРОПНЕ (лат. *dexter* – правий, гр. *tropos* – поворот, зміна, напрям) – один із типів спірального дроблення, при якому зміщення мікромерів відбувається за напрямком стрілки годиннка (вправо), якщо спостерігати за зиготою, що дробиться з боку анімального полюса.

ДРОБЛЕННЯ ДИСКОЇДАЛЬНЕ (лат. *discus* – плоске коло, кругла пластинка, гр. *eidos* – подібний) – тип дроблення зиготи, при якому поділ бластомерів відбувається не на всій поверхні, а лише в ділянці зародквої мішені. Поширене серед хребетних, харатерне для різко телолецитальних яєць (акули, скати, костисті риби, плазуни, птахи). Один із видів мебластичного дроблення.

ДРОБЛЕННЯ ЕКВАЛЬНЕ (лат. *aequus*, *aequator* – рівний, тотожний, цілком відпвідний) – процес дроблення зиготи, при якму виникають рівноцінні з генетичної точки зору бластомери, що повністю йдуть на утврення тіла зародка (наприклад, у ланцетника, земноводних).

ДРОБЛЕННЯ МЕРОБЛАСТИЧНЕ (гр. *meros* – частина, частка, *blastos* – зардок) – тип дроблення, при якому площини дроблення не проникають глибоко всередину зиготи, у зв’язку з чим не весь матеріал зиготи сегментується на бластомери. Характерне для центролецитальних, різко телолецитальних яєць. Одним із

видів Д. м. є дроблення поверневе, при якому площини дроблення не заходять вглиб зиготи, а обмежуються поверхнею, внаслідок чого периферійна частина зиготи перетворюється в суцільний епітеліоподіний шар клітин – бластодерму (характерне для тварин із центролецитальними яйцями).

ДРОБЛЕННЯ НЕРАВНОМІРНЕ (лат. *fissio inaequales*) – відбувається, коли бластоміри дробляться з різною швидкістю, в результаті чого утворюються дрібні (темні) і великі (світлі) бластоміри.

ДРОБЛЕННЯ ПОВНЕ (лат. *fissio totalis*) – голобластичне, відбувається у маложовткових яйцеклет, коли борозна дроблення проходить через всю зиготу.

ДРОБЛЕННЯ РАДІАЛЬНЕ (лат. *radius* – промінь, спиця в колесі) – характер дроблення, при якому верхній ряд бластомрів розміщується точно над нижнім. Радіальне дроблення властиве кишковопорожнинним, голкошкірим, деяким хордовим.

ДРОБЛЕННЯ РЕГУЛЯЦІЙНЕ (лат. *regularis* – рівномірно, правильно) – термін запропонований для заміни виразу «дрблення анархічне» у тварин з низьким рівнем інтеграції, в яких спостерігається анархічне дроблення; яйця їх майже не відрізняються від соматичних клітин – вони не мають звчайних яйцевих оболонок і характеризуються нормальним метаболізмом і ядерноцитопламатичним співвідношенням. У цих малоінтгрованих організмів і їх зародків встановлося не анархічне дроблення, а особливий характер дроблення, як адаптація до зовнініх умов, які постійно змінюються, а також можливість переходу до соматичного ембрігенезу (див. також *Дроблення анархічне*).

ДРОБЛЕННЯ СПІРАЛЬНЕ (лат. *spira* – звив, вигин) – характер дроблення, при якому верхній ряд бластомерів розміщується між бластомерами нижнього ряду. Властиве деяким червам, молюскам.

ДРОБЛЕННЯ СУБЕКВАЛЬНЕ (лат. *sub* – під, підлеглий, не головний; *aequus*, *aequator* – рівний) – процес дроблення зготи, при якому виникають два види нерівнцінних із генетичної точки зору бластомерів (трофобласт і ембріобласт) і з яких на утврення тіла зародка використовується тільки ембріобласт (наприклад, у ссавців).

ДУГА АОРТАЛЬНА ДРУГА (лат. *arcus aortalis secunda*) – на 27-й день зникає майже повністю, але із залишкових частин цієї дуги утворюються під'язикова і стремінцева артерії.

ДУГА АОРТАЛЬНА П'ЯТА (лат. *arcus aortalis quinta*) – не формується взагалі, або утворюється неповністю і пізніше відбувається зворотний розвиток.

ДУГА АОРТАЛЬНА ПЕРША (лат. *arcus aortalis prima*) – облітерується перед формванням шостої дуги. На 27-й день перша аотальна дуга зникає майже повністю. Але залшається її незначна частина, що дає початок верхньощелепній артерії.

ДУГА АОРТАЛЬНА ТРЕТЯ (лат. *arcus aortalis tertia*) – утворює загальну сонну та першу частину внутрішньої сонної артерій. Решта внутрішньої сонної артерії формується з черепної частини спинної аорти.

ДУГА АОРТАЛЬНА ЧЕТВЕРТА (лат. *arcus aortalis quarta*) – парна, зберігається з обох боків, але подальша частка кожної з них неоднакова. Зліва вона формує частину дуги аорти між лівою загальною сонною та лівою підключичною артеріями. Права дуга формує проксимальний сегмент правої підключичної артерії, дистальна частина якої

утворюється з частини правої спинної аорти і сьомої міжсементної артерії.

ДУГА АОРТАЛЬНА ШОСТА (лат. *arcus aortalis sexta*) – відома також як легенева, віддає важливу гілку, що росте в напрямі лгеневого зачатка, який розвивається. Справа проксимальна частина стає проксимальним сегментом правої легеневої артерії. Дитальна частина цієї дуги втрачає зв'язок зі спинною аортою і зникає. Зліва дистальна частина зберігається протягом внутрішньутробного життя у вигляді артеріальної пртоки. Перетворення VI аортальної дуги прзводять до утворення легеневих артерій, які втрачають зв'язок із дорсальною аортою і з'єднуються з легеневим стовбуром, що утврюється після поділу артеріального стовбура.

ДУГА ВЕРХНЬОЩЕЛЕПНА (лат. *arcus maxillaris*) – утворюється у процесі злиття двох носових відростків із верхньощелепнми відростками. Протягом 6-го тижня відбвається швидкий розвиток верхньої щелепи. Верхньощелепні відростки ростуть у напрямі до серединної лінії, зближуючи носові віростки між собою і закриваючи розташовану між ними нижню частину лобового відростка. Таким чином закладається основа для формвання верхньої щелепи.

ДУГА ЗЯБРОВА ДРУГА (лат. *arcus branchiales secundeus hyoideus*; син.: гіоїдна дуга, під'язикова дуга) – верхній відділ йде на утворення третьої слухової кісточки – стременця. Решта частини під'язикової дуги йде на побудову під'язикової кістки (малих рогів та частково тіла) і шилоподібних відротків скроневої кістки. М'язи другої дуги вклчають мімічні м'язи обличчя, підшкірний м'яз шиї, заднє черевце двочеревцевого м'яза, шило-під'язиковий мяз і

м’яз стременця. Нерв другої арки стає сьомим черепним нервом. Артерія другої дуги стає артерією стремена.

ДУГА ЗЯБРОВА П’ЯТА (лат. *arcus branchiatus quintus*) – рудиментарна й швико редукує.

ДУГА ЗЯБРОВА ПЕРША (лат. *arcus branchiales primules*; син.: щелепна дуга) – бере участь у формуванні верхньої щлепи. На вентральному хрящі тієї ж дуги утворюється нижня щелепа, яка прикріпляється до скроневої кістки за допомогою скронево-нижньощелепного суглоба. Ршта хрящів Д. з. п. перетворюються на слхові кісточки: молоточок і коваделко. Д. з. п. містить хрящ із дорсальною частиною, відомою як верхньощелепний відросток, і вентральну частину, названу хрящем Мекеля або нижньощелепним відростком Меккеля. Обидві ці структури кінець кінцем регресують, щоб залишити тільки молотчок і коваделко – структури внутрішнього вуха. Скостеніння мезодерми навколо хряща Меккеля дає початок нижній щелпі, клиноподібно-нижньощелепній і пердній молоточковій зв’язкам. М’язи першої дуги включають: жувальні м’язи (скроневі, жувальні й крилоподібні), м’яз-натягувач барабанної перетинки, м’яз-підіймач піднбінної завіски, переднє черевце двочерецевого м’яза й щелепно-під’язиковий м’яз. Нерв Д. з. п. стає п’ятим черепним нервом, а артерія – верхньою щелепною артерією. Перший глотковий мішок перетворюється в євстахієву трубу, середнє вухо й частину соскоподібної кістки.

ДУГА ЗЯБРОВА ТРЕТЯ (лат. *arcus branchiales tertius*) – дає частини тіла під’язикової кістки і її великих рогів. М’язи третьої дуги включають шило-глотковий м’яз, а також верхній і середній м’яз-стискач глоки. З артерії третьої зябрової дуги виникають загальна сонна й проксимальні частини внтрішніх і зовнішніх сонних артерій. Нерв стає

дев'ятим черепним нервом. Сумка третьої дуги дає початок щитоподібній і прищитопдібним залозам.

ДУГИ АОРТАЛЬНІ (лат. *arcus aortales*) – ембріональні судини, які формуються на 4–5- му тижнях розвитку. У ділянці бічної стінки глотки, де у зародка людини мають зачатки зяброві дуги, вентральні й дорсальні аорти з'єднуються дугоподібними анастомозами, які називаються А. д. (або зябровими артеріями). Всього беруть зачатки шість пар А. д., кожна з яких проходить у відповідній зябровій дузі. Але всі разом вони не існують. Перші дві А. д. (I і II) розсмоктуються ще до утворення дуг, які розташовані більш каудально. П'ята А. д. із самого початку є рудиментарною і швидко зникає зовсім. Із початкових десяти пар А. д. у зародка залишаються і дістають подальшого розвитку III, IV і VI А. д.

ДУГИ ВІСЦЕРАЛЬНІ (лат. *arcus viscerales*) – 1) частина аорти розташована між висхідною і низхідною аортою з обох боків від переднього кінця спинної струни ембріона на ранній стадії його розвитку, яка відповідає зябровим дугам; 2) парні дугоподібні хрящові пластинки зябрового скелета нижчих хребених і зародків вищих хребетних (включаючи людину). Всього є п'ять пар дуг. Особливе знчення мають перші дві з них, на основі яких розвивається вісцеральний череп. З епітелію передньої стінки глоткової кишки на межі між I і II Д. в. формується щитоподібна залоза. З всцеральних дуг формуються слухові кісточки та інші структури. З хряща I Д. в. розвиваються молоточок і коваделко, з мезенхіми навколо хрящової частини – верхня та нижня щелпи; з хряща II Д. в.– малі роги під'язикової кістки, стремено і шилоподібний відросток; з III зябрової дуги – великі роги під'язикової кістки; із зачатка вентральної стінки глотки в ділянці – I зябрових дуг – язик.

ДУГИ ЗЯБРОВІ (лат. *arcus branchiales*; син.: вісцеральні дуги) – парні дугоподібні випинання по боках задньої частини голови та шиї зародків людини і хребетних тварин, розмежовані зябровими борознами. У міру розвитку Д. з., що відокремлюють одна від одної зяброві щілини, у кожній з них утворється артеріальний стовбур (так звана зяброва аортальна дуга), що сполучає черевний і спинний стовбури аорти. Таких дуг разом із першою парою, що виникає раніше інших, утворюється всього шість пар. Зяброві щілини наявні в зародка людини у вигляді рудиментів і не перфоруються, дають зачатки для розвтку зобної, щитоподібної та прищитоподібних залоз. Слинні залози і легені розвиваються як результат випинань енді мезобласта вернього кінця первинної кишкової трубки.

ДУГИ ЗЯБРОВІ ЧЕТВЕРТА Й ШОСТА (лат. *arcus branchialis quarta et sexta*) зливаються між собою, щоб сформувати горлові хрящі. М'язи четвертої дуги включають пестнещитоподібний м'яз і нижній м'яз – стикач глотки. М'язова система шостої дуги – це власна мускулатура гортані. З четвертої дуги походять верхній гортанний нерв, а з шостої дуги – поворотний гортанний нерв. З правої артерії четвертої дуги походить підключична артерія, а з лівої артерії – дуга аорти. Артрія шостої дуги стає артеріальною протокою і легеневою артерією. З ендодермальної сумки четвертої дуги походять клітини прищитопдібних залоз.

Е

ЕВОКАТОР (лат. *evokator*) – хімічна речвина органічної або неорганічної природи, яка, діючи як внутрішній подразник, викликає процеси розвитку. Рушійні сили, що відпвідають на дію Е., виходять від організатора (центр

організації, поле індивідуалізації) емріона. Е. викликає детермінацію сусідніх ділнок ембріона. Дії, що спричиняються Е., часто не є високоспецифічними.

ЕВОКАЦІЯ (лат. *evocatio* – викликання, заклик) – запуск ембріонального диференцювання шляхом індукційної дії евокатора (ідуктора). Цей процес відбувається без будякої тенденції до утворення повноцінного організму. Термін Е. використовується рідко, частіше користуються терміном “індукція”.

ЕКЗОКРИНОЦИТИ (лат. *exocrinocyti*; гр. *ex*зовні + гр. *krino* – виділяти) – залзисті клітини екзокринних залоз, виділяють секреторні продукти на поверхню епітелального пласта. Екзокриноцити келихоподіні – одноклітинні слизові ендоепітеліальні залози слизової оболонки кишки та повітрносних шляхів; мають форму келиха з токою ніжкою, широка апікальна частина зповнена слизом, звужена базальна частина містить сплюснуте ядро, ендоплазматину сітку, комплекс Ґольджі. Е. виробляють вуглеводно-протеїнові комплекси – муцни, що виконують захисну функцію і сприють просуванню їжі в кишечнику. Кількість клітин зростає в напрямку до дистального відділу кишечнику. Форма клітин змінюється в різні фази секреторного циклу від призмтичної до келихоподібної (див. також *Клітни Пантена*).

ЕКЗОЦИТОЗ КОРТИКАЛЬНИХ ГРАНУЛ (лат. *exocytosis corticorum granules*). Даний процес регулюється кальцієм, а молекулярний механізм злиття мембран кортикальних гранул і плазмалеми досі залишається мало вивченим. Кортикальні гранули походженням зобов'язані апарату Гольджі і мігрують до кортексу ооцита під час оогенезу, де вони накопичуються в однорідному шарі, який зміщений на 0,4–0,6 мкм всередину від плазматичної мембрани. Білок

MATER закріплює кортикальні гранули в шарі, що лежить під плазматичною мембраною яйцеклітини, де вони зв'язуються з нем'язовим міозином ШШ, моторним білком. Під час запліднення і активації яйцеклітини шар кортикального актину елімінується, і кортикальні гранули переміщуються до плазматичної мембрани. Злиття кортикальних гранул з плазматичною мембраною вивільняє їх вміст, включаючи цинк і металлоендопептидазу овастацин, в позаклітинний простір. Цей вміст кортикальних гранул запобігає проникненню сперматозоїдів в матрикс оболонки і розщеплює білок zona pellucida ZP2, забезпечуючи моноспермальне запліднення.

ЕКСТРАКОРПОРАЛЬНЕ ЗАПЛІДНЕННЯ (лат. *fertilisatia extracorporalis*) – штучне запліднення, тобто запліднення, що відбувається поза організмом матері.

ЕКТОДЕРМА (лат. *ectoderma*; гр. *ektos* – ззовні) – зовнішній зародковий листок тршарового зародка, похідними якого є епідеміс, нервова система, органи чуття.

ЕКТОДЕРМА ЗАРОДКОВА (лат. *ectoderma embrionale*) – зовнішній зародковий листок, який утворюється шляхом розщеплення (делямінації) ембріобласту, переміщається у бік бластоцисти (ближче до трофобласту) і становить зародкову ектодерму. Відбувається це першій фазі гаструляції, на 7 добу після запліднення.

ЕКТОДЕРМА НЕВРАЛЬНА (лат. *ectoderma neurale*) – частина ектодерми на спинному боці зародка, з якої утворюється нервова пластинка.

ЕКТОДЕРМА ПЕРВИННА (лат. *ectoderma primitivum*; син.: епібласт, ектбласт) – зовнішній листок двошарового зродка; у людини та вищих хребетних крім власне ектодерми включає також клітинний матеріал майбутніх мезодерми та хорди.

ЕКТОДЕРМА ПОЗАЗАРОДКОВА (лат. *ectoderma extraembryonicum*) – ектодема у складі позазародкових органів; у людини це ектодерма амніона.

ЕКТОДЕРМА ШКІРНА (лат. *cutis ectoderma*) утворює в подальшому шкірний епітелій, або епідерміс, з його тканинними похідними (шкірні залози, волосся, нігті тощо), а також епітелій присінка ротової порожнини і анального відділу прямої кишки. Епітелій більшій частині ротової порожнини, глотки, стравоходу і дихальних шляхів, теж відноситься до епітелію шкірного типу, виникає з особливого зачатка – прехордальной пластинки.

ЕКТОДЕРМА ШКІРНА (лат. *ectoderma epidermale*) – частина ектодерми, з якої ровивається епідерміс та його похідні; формує покриви тіла.

ЕКТОМЕЗЕНХІМА (лат. *ectomesechyma*; гр. *ektos* – зовні + мезенхіма) – чатина мезенхіми ектодермального походженя, що виникає в результаті виселення клітин з гангліозної пластинки; служить джерелом розвитку слухових кісточок, сполучної тканни голови та шиї.

ЕМБРІОБЛАСТ (лат. *embryoblastus*; гр. *embryon* – зародок + гр. *blastos* – паросток; син.: зародковий вузол, зародкова маса) – сукупність клітин на стадіях морули і ранньої бластоцисти. Внутрішня клітинна маса, тені, розташовані на внутрішньому боці стінки бластоцисти бластомери, які дають початок тілу зародка і всім позазародковим органам, крім трофобласта. Згодом починається імлантація зародка в ендометрій матки. Розтшовується в бластодермічній порожнині під трофобластом. Після імплантації внутрішня клітинна маса розщеплюється на епібласт і гіпобласт. Епібласт дає початок зародковим листкам і, відповідно, тілу зародка. Гіпобласт бере участь в утворенні позазародкової ткнини (мезодерми

і ентодерми зародкових оболонок: жовткового мішка, алантоїса, амнона, хоріона).

ЕМБРІОГЕНЕЗ (лат. *embryogenesis*) – розвиток організму, що відбувається в оболонках яйцеклітини поза материнським організмом або усередині нього. Зародковому розвитку передує період передзародкового розвитку, коли зростає, формується і дозріває яйцеклітина. Після зародкового розвитку період післязародкового (постембріонального) розвитку. В ході зародкового розвитку з однієї відносно просто організованої яйцеклітини утворюється багатоклітинний організм, що складається з різних органів і тканин і здатний до самостійного існування. Етапи ембріогенезу. 1-я Запліднення. Дроблення зиготи. Утворення морули і бластули. Перша стадія гаструляції (деламінація), формування епібласта і гіпобласта. Початок імплантації. Зародковий період (ембріональний) 2-я Завершення імплантації. Формування зародкового диска. Друга стадія гаструляції (імміграція), утворення первинної смужки, прехордальной пластинки. Утворенната амніотичної і зародкової бульбашок, позазародкової мезодерми. Диференціація трофобласта на цитотрофобласт і симпластотрофобласт, первинних ворсин хоріона. Розвиток первинного і вторинного (дефінітивного) жовткового мішка. 3-тя Продовження 2-й стадії гаструляції, утворення трьох зародкових листків, хорди, прехордальной пластинки, нервової трубки, нервового гребеня. Початок сегментації дорсальній мезодерми (соміти, сегментні ніжки), освіту париетального і вісцерального листків спланхнотома і ембріонального целома, який далі розділяється на три порожнини тіла – перикардіальну, плевральну, перитонеальну. Закладка серця, кровоносних судин,

предпочки – пронефроса. Формування внезародишевих органів – алантоїса, вторинних і третинних ворсин хоріона. Утверення тулубової\ кладки і відділення первинної кишки зародка від вторинного жовткового мішка. 4-я. Поглиблення жовчної складки, утворення жовткового стебла і підняття зародка в порожнині амніону. Продовження сегментації дорсальній мезодерми до 30 сомітов і диференціювання на міотом, склеротом і дерматом. Замикання нервової трубки і формування переднього невропора (до 25 діб.) І заднього невропора (до 27 діб.), Утворення нервових гангліїв; закладка легенів, шлунку, печінки, підшлункової залози, ендокринних залоз (аденогіпофіза, щитовидної і паращитовидних залоз). Утворення вушної і кришталикової плакод, первинної нирки – мезонефроса. Початок формування плаценти. Утворення зачатків верхніх і нижніх кінцівок, 4-х пар зябрових дуг. 5-я Розширення головного кінця нервової трубки. Закінчення сегментації мезодерми (освіта 42-44-х пар сомітов), освіту несегментірованной мезодерми (нефрогенна тканину) в каудальному відділі. Розвиток бронхів і часткою легені. Закладка остаточної нирки (метанефрос), урогенітального синуса, прямої кишки, сечового міхура. Утворення статевих валиків. 6-я Формування особи, пальців рук. Початок формування зовнішнього вуха і очного яблука. Утворення зачатків відділів головного мозку – моста, мозочка. Формування печінки, підшлункової залози, легень. Закладка грудних залоз. Відділення гонад від мезонефроса, формування статевих відмінностей гонад. 7-я Формування верхніх і нижніх кінцівок. Розрив клоакальной мембрани. 8-я Формування пальців верхньої та нижньої кінцівок. Значне збільшення розмірів голови (до 1/2 довжини тулуба). Пуповина. Плодовий період 9-я Завершення формування

плаценти (12-13 тижнів.). Утворення гладкого і ворсинчатого хоріона. Розростання симпластотрофобласту і редукція цитотрофобласту в ворсини плаценти. Значне збільшення розмірів і маси плода. Продовження процесів формування тканин і органів. Формування системи мати – плід. Кровообіг плода. Анатомія дитини передбачає зв'язок з мамою допомогою пупкового каналу, по якому до нього надходять необхідні для життєдіяльності компоненти. Він складається з вени і двох артерій, які наповнюються венозною кров'ю, яка проходить через пупкове кільце. При попаданні в плаценту вона збагачується живильними елементами, необхідними для повноцінного розвитку плоду, насичується киснем, після чого повертається до ембріону. Даний процес відбувається у пупковій вені, яка впадає в печінку і розгалуженої надвоє. Одна з гілок впадає в нижню порожнисту вену, інша утворює мікросудини.

ЕМБРІОГЕНЕЗ (лат. *embryogenesis*; гр. *embryon* – зародок + гр. *genesis* – розвток) – частина онтогенезу, що включає нступні стадії: запліднення і утворення зиготи, дроблення і утворення бластули (бластоцити), гаструляція, гістогенез і органогенез, ситемогенез. Е. включає чотири періоди: 1) пчатковий (1-й тиждень); 2) зародковий (2–8-й тижні); 3) передплодовий (9–12-й тижні); 4) плодовий (з 13-го тижня до народження дитни). В утробному періоді виділяють дві стадії: 1) зародкову (ембріогенез); 2) плодову або фтальну (фетогенез). Е. починається із заплінення сперматозоїдом яйцеклітини. Основна подія – відновлення диплоїдного набору хромосом (2n).

ЕМБРІОГЕНЕЗ ВТОРИННОГО ЖУВАЛЬНОГО АПАРАТУ – формування твердого і м'якого піднебіння та поділ первинної ротової порожнини на два віддли – вторинну ротову і носову порожнини, яке відбувається протягом 6–7-

го тижня емріогенезу. На внутрішній поверхні верхньщелепних відростків утворюються піднебінні відростки, краї яких спершу нахилені донизу і розташовуються біля дна ротової поронини по обидва боки від язика. З розвитком нижньої щелепи і збільшенням об'єму ротової порожнини язик поступово опускається вниз, а краї піднебінних відростків підіймаються вгору, до передньої лінії. Ріст відростків пчинається від передньої частини і поступово поширюється до задньої. За їх рахунок утврюється більша частина твердого піднебіння.

ЕМБРІОЛОГІЯ (гр. *embrion* – зародок) – наука про будову та розвиток зародка (ембріогенез). В поняття ембріогенезу включають період розвитку зародка від моменту запліднення до народження, або вилуплення з яйця, або закінчення метаморфозу. Сучасна ембріологія як наука і навчальна дисципліна дещо ширше трактує це поняття, включаючи сюди будову та розвиток статевих клітин (прогенез) і ранній період розвитку організму після народження. Ембріогенез відбувається у декілька стадій з поступовими якісними і кількісними змінами. Розрізняють наступні періоди ембріогенезу: прогенез, запліднення, дроблення з утворенням бластули, гаструляція і диференціювання зародкових листків з утворенням зачатків тканин (гістогенез), органів (органогенез) та систем органів (системогенез) плоду.

ЕМБРІОЛОГІЯ (лат. *embryologia*; гр. *embryon* – зародок + гр. *logos* – наука) – вчення про розвиток людського організму від моменту утворення одноклітинної зиготи або заплідненого яйцеклітини, до народженя дитини. У процесі розвитку ембріон прходить стадії ділення, гаструляції, первинного органогенезу і подальшої диференціації оргнів і тканин.

ЕМБРІОН (гр. *embryon* – зародок, гр. *embryo* – в оболонках, син.: зародок) – оганізм, який розвивається під покривом матринських оболонок або всередині материського організму в спеціалізованих органах; 1) зародок організму тварин або людини в ранній період розвитку від початку дрблення яйця до виходу з яйцевих оболонок або з материнського організму; 2) зародок у насінні квіткових рослин, що складається з корінця, стебельця та листків.

ЕМБРІОНАЛЬНЕ ПОЛЕ (лат. *area embrionale*, син.: організаційне поле) – длянка ембріона, що диференціюється в хіміному відношенні і являє собою градієнтний стан бластеми; регулює здатність до розвитку окремих ділянок бластеми у відповідному нпрямку. Тобто, будь-які ділянки бластеми здані регулятивно поновлювати первісний і ціліний стан поля. Із розвитком зародка окремі ділянки поля відокремлюються і клітинний матеріал цих ділянок отримує здатність дифренцюватися тільки в окремі частини органа.

ЕМБРІОНАЛЬНИЙ ПЕРІОД – період зародкового розвитку з моменту утврення зиготи до виходу з яйцевих оболонок чи народження. У цілому розвиток людського ембріона можна розділити на три стадії. Пеша – це період від запліднення яйцеклітини до кінця другого тижня утробного життя, коли ембріон (зародок) проникає в стінку матки і починає отримувати живлення від матері. Друга стадія триває з третього до кінця восмого тижня. Протягом цього часу формуются всі основні органи, і ембріон набуває рис людського організму. Після закінчення другої стадії розвитку він вже називається плодом. Протяжність третьої стадії, названої феталною (лат. *fetus* – плід) – від третього місяця до народження.

ЕМБРІОНАЛЬНИЙ ПЕРІОД (лат. *embryonicum*) відбувається під час внутрішньоутробного розвитку. Із заплідненої яйцеклітини формується клітина, що піддається подальшому поділу. З третього тижня відбувається утворення хорди, нервової і кишкової трубок (з ектодерми і ентодерми). Осьовий скелет розвивається з клітин мезодерми. Запліднена яйцеклітина в результаті дроблення утворює бластоцисту, бластулу і гаструлу. На стадії гаструли утворюється три зародкових листка–ектодерма, мезодерма і ендодерма. Середній зародковий листок дає початок всій судинній системі, кістковому мозку, крові. Внутрішній листок джерело травної та дихальної систем. Взаємодія між клітинами обумовлено міжклітинними контактами, через які відбувається обмін речовин.

ЕНАМЕЛОБЛАСТИ (лат. *enameloblasti*, *enamelum* – емаль + гр. *blastos* – зардок; син.: амелобласти, адамантобласти) – клітини-продуценти органічних складників емалі зуба. Розвиваються з внутрішніх клітин зубного епітеліального органа; у ході онтогнезу кожен Е. формує одну емалеву призму. Після завершення формування емалі Е. редкуються з включенням їх апікальних частин (відростків Томса) в кутикулу емалі.

ЕНДОКРИНОЦИТИ (лат. *endocrinociti*; гр. *end*всередині + гр. *krino* – виділяти + гіст. *cytus* – клітина) – клітини, продукти синтетичної діяльності яких (гормони) видляються у внутрішнє середовище організму (див. також *Система ендокринна*).

ЕНДОМЕТРІЙ (лат. *endometrium*) – внтрішня слизова оболонка стінки матки, функції якого полягають у створенні умов, оптималних для імплантації бластоцисти в матці. Під час вагітності в Е. зростає кількість залоз і крвоносних судин, оскільки складові Е. входять до складу плаценти, яка здійснює

доставку киню і поживних речовин ембріону. Е. предсталяє собою складну, багатокомпонентну систму, що складається з покривного і залозистого епітеліїв та власної пластинки слизової облонки, багатої на кровоносні судини. Епітелальний компонент утворюють секреторні і мготливі клітини (максимальне число останніх спостерігається в період овуляції), нечисельні аргірофільні клітини. До складу сполучнтканинного компонента входять фіброблатоподібні клітини, поодинокі В-лімфоцити і лаброцити. У власному шарі є маткові залози (крипти): довгі вигнуті прості трубчасті залози, що відкриваються в просвіт матки.

ЕНДОТЕЛІЙ (лат. *endothelium*; гр. *end*всередині) – сукупність плоских клітин, які суцільним бластом вистеляють кровоносні та лімфатичні судини, порожнини, серця.

ЕНДОТЕЛІОЦИТИ (лат. *endotheliocytium*; гр. *end*– всередині + гр. *thele* – сосок + гіст. *cytus* – клітина) – плоскі клітини, які, контактуючи бічними поверхнми, утворюють одношарове вистелення (едотелій) кровоносних та лімфатичних судин, камер серця.

ЕНДОЦЕЛОМ (лат. *endotseloma*; гр. *endo* – всередині + гр. *koiloma* – порожнна; син.: целом внутрішньозародковий) – частина целомічної порожнини (целома), яка розташована в межах тулуба зародка.

ЕНТОДЕРМА ПЕРВИННА (лат. *entoderma primitivum*; син.: ендодерма певинна, гіпобласт) – внутрішній зародковий листок двошарового зародка; у вищих хребетних повністю перетворюється у власне ентодерму.

ЕНТОДЕРМА (лат. *entoderma*; гр. *endos* – всередині + гр. *derma* – шкіра; син.: внтрішній зародковий листок) – внутрішній зародковий листок, що формується в прцесі ембріогенезу. Формування проходить після випинання

стінки бластули в процесі гаструляції при формуванні первинної кишки (архентерону). Е. спочатку складається з плоских клітин, які згодом стають стовбчастими. У процесі розвитку організму з Е. формується епітеліальна вистілка кишкового тракту (за виключенням ротової порожнини, глотки та кінцевої частини прямої кишки, які формюються випинаннями ектодерми); вистілка всіх залоз, які відкриваються в кишковий тракт (включаючи печінку та підшлункову залозу), епітелій слухового проходу та барабанної прожнини, трахеї, бронхів та альвеол у легенях, сечового міхура та частини уретри, фолікулів, щитоподібної залози та тимуса.

ЕНТОДЕРМА ЖОВТОЧНА (лат. *entoderma vitellinum*) – клітини, що утворюють стінку жовткового мішка та алантоїсу.

ЕНТОДЕРМА ЗАРОДОВА (лат. *entoderma embrionale*) – внутрішній зародковий листок, це частина клітин ембріобласта, яка шляхом делямінації відщеплюється у бік порожнини бластоцисти і становить зародкову энтодерму. Процес також відбувається у першій фазі гаструляції (7 добу після запліднення).

ЕНТОМЕЗЕНХІМА (лат. *entomesenchyma;* гр. *entos* – всередині + гр. мезенхіма) – частина мезенхіми ентта мезодермального походження; служить джерелом розвитку тканин внутрішнього средовища (кров, лімфа, різні види сполучної тканини), ендотелію, гладенької м’язової ткнини.

ЕПЕНДИМА (лат. *ependyma*; гр. *ep*над + гр. *endyma* – одяг) – сукупність клітин нйроглії, що вистеляють центральний канал спинного мозку і сполучену з ним систему шлуночків головного мозку.

ЕПЕНДИМОЦИТ (лат. *ependymocytus*; гр. *endyma* – одяг + гіст. *cytus* –клітина; син. клітина епендима) – загальна назва епітелоподібних клітин нейроглії, з яких утворена епендима.

ЕПІБЛАСТ (лат. *epiblastus*; гр. *epi* над + гр. *blastos* зародок) – верхній клітинний шар – джерело майбутньої ектодерми, мезодеми і вторинної ентодерми. На 3-му тижні в Е. утворюється первинна смужка. На головному кінці первинної смужки утворюються гензновський вузлик і первинна ямка. Клітини, які переміщаються в ділянку первинної ямки, нправляються під епібластом у бік прехордалної пластинки.

ЕПІБОЛІЯ (лат. *epibolia*, гр. *epibole* – наклдання) – один із способів гаструляції, який характеризується обростанням вегетативної частини бластули малими бластомерами анмальної частини. При епіболії відносно велкі, багаті жовтком клітини обростають дріними, утворюючи внутрішній листок. Останні мають більш інтенсивну проліферацію.

ЕПІДЕРМІС (лат. *epidermis*, от гр. *epi* – под, *derma* – шкіра) – розвивається з ектодерми. В ембріонів першого місяця Е. складається з одного ряду круглих клітин. До середини другого місяця Е. стає двошаровим: верхній шар складається зі сплющених клітин; ниній складається з молодих, багатих протплазмою клітин, що утворюють роговий шар. До середини 3-го місяця утробного розвитку з'являється шар з вакуолізованими клітинами. До 4-го місяця товщина епідермісу зростає; на долонях, підошвах і дистальних фалангах пальців з'являються перші ознаки ороговіння; відпадаючі клітини разом із секретом салних залоз утворюють сироподібне змащення (*vernix caseosa*), що покриває плід. Кількість рядів світлих поверхневих

клітин швидко збільшується, потім вони зникають і структура епідермісу стає подібною структурі слизової оболонки. На 3–4-му місяцях визначається храктерний малюнок шкіри дистальних фаланг пальців; нервові закінчення вростають в епдерміс на 4–5-му місяці. Тоді ж з'являються зачатки нігтів і апокринових потових залоз, а на 5–6-му місяці – екзокринових. На 4–5- му місяцях життя плода з верхньої третини зачатків волосяних мішечків утворюються сальні залози, які повністю оформляються і починають функціонувати на 7-му місяці.

ЕПІТЕЛІАЛЬНІ ТКАНИНИ. Структурні компоненти епітеліальної тканини: епітеліальні клітки (епітеліоцити); базальна мембрана. Епітеліоцити є основними структурними елементами епітеліальних тканин. Базальна мембрана (товщина близько 1 мкм) складається з: тонкої колагенової волокнини (з білка колагену четвертого типа); аморфної речовини (матриксу), що складається з вуглеводно-білково-ліпідного комплексу. Функції базальної мембрани: бар'єрна (відділення епітелію від сполучної тканини); трофічна (дифузія живильних речовин і продуктів метаболізму з належній сполучній тканині і назад); організуюча (прикріплення епітеліоцитов за допомогою напівдесмосом). Існують наступні види епітелію: покривний епітелій; залозистий епітелій. Генетична класифікація епітеліїв: 1) епідермальний тип (розвивається з ектодерми); 2) ентородермальний тип (розвивається з ентодерми); 3) целонефродермальний тип (розвивається з мезодерми); 4) епендімогліальний тип (розвивається з нейроектодерми); 5) ангиодермальний тип (або ендотелій судин, що розвивається з мезенхіми). Топографічна класифікація епітелію: 1) шкірний тип (епідерміс шкіри); 2) шлунково-кишковий; 3) нирковий; 4) печінковий; 5) дихательний; 6)

судинний (ендотелій судин); 7) епітелій серозних порожнин (очеревини, плеври, перикарду). 8) залозистий епітелій утворюють більшість залоз організму. Складається із залозистих клітин (гландулоцитів) і базальної мембрани.

ЕПІТЕЛІЙ БАГАТОШАРОВИЙ (лат. *epithelium stratificatum*) – різновид епітліальної тканини, що складається з кількох шарів клітин, які лежать один на одному; при цьому з базальною мембраною контактують лише епітеліоцити нижнього базального шару. Серед багатошарових епітеліїв розріняють циліндричний, кубічний, плоский (зрговілий і незроговілий) та перехідний.

ЕПІТЕЛІЙ БАГАТОШАРОВИЙ ПЛОСКИЙ ЗРОГОВІЛИЙ (лат. *epithelium stratificatum squamosum cormificatum*) – різновид багатошарового епітелію, клітини поверхневих шарів якого підлягають зроговінню; вкриває поверхню шкіри, утворюючи епідерміс.

ЕПІТЕЛІЙ ФОЛІКУЛЯРНИЙ (лат. *epithelium folliculare*) – епітеліальні клітини фолікулів яєчника, що одним або кількома шрами оточують овоцит, створюючи мікроотчення і оптимальні умови для його розвитку.

ЕПІТЕЛІЙ ЦЕЛОМІЧНОГО ТИПУ (лат. *epithelium coelodermale*; син.: целонеродермальний епітелій, мезодермальний епітелій) – один із гістогенетичних типів епітеліальної тканини, мезодермального пходження, як правило, одношаровий плокий або призматичний, виконує бар’єрну, секреторну та інші функції. Розвивається з матеріалу внутрішнього шару сплахнотома, що формує целом (вторинну порожнину тіла). Найбільш характерним епітелієм серед ткнин даного типу є мезотелій, який вкриває срозні оболонки – листки очеревини, плеври, епі перикарда.

ЕПІТЕЛІЙ (лат. *epithelium*) – розвивається з 3–4-го тижнів ембріогенезу людини з матріалу всіх зародкових листків. Деякі епітелії, наприклад епідерміс, формуються як полідфероннні тканини, тому що до їх складу включаються клітинні диферони, які розвиваються з різних ембріональних джерел (клітини Лагерганса, меланоцити та ін.)

ЕПІТЕЛІЙ БАГАТОШАРОВИЙ ПЛОСКИЙ НЕЗРОГОВІЛИЙ (лат. *epithelium stratificatum squamosum noncormificatum*) – різновид багатошарового епітелію, що вистиляє ротову порожнину, стравохід, піхву, анус, вкриває рогівку ока; завдяки постійному зволоженню поверхневі клітини цього різновиду епітелію не підлягють зроговінню.

ЕПІТЕЛІЙ ВІЙЧАСТИЙ (лат. *epithelium ciliatum*) – різновид одношарового цилідричного епітелію, що вистеляє матку, яцеводи, деякі відділи сім'явиносних шляхів; на апікальній поверхні епітеліальних клітин містяться миготливі війки.

ЕПІТЕЛІЙ ДВАНАДЦЯТИПАЛОЇ КИШКИ (лат. *epitelium duodeni*) – у період від 5-го до 12-го тижнів утробного розвитку відбувається формування та диференціювання шарів оболонок стінки дванадцятипалої кишки. Визначається органогенетична залежність між формуванням її просвіту і появою рельєфу слизової: перші нерівності рельєфу слизової формуються в період реканалізації просвіту кишки шляхом занурення базалної мембрани епітелію в прилеглу мезенхіму. Утворення первинних ворсинок дванадцтипалої кишки відбувається після формуваня її просвіту шляхом випинання базальної мембрани епітелію в просвіт кишки; кожному періоду формування ворсинок передує перод збільшення частки підепітеліального шару мезенхіми.

ЕПІТЕЛІЙ ЕКТОДЕРМАЛЬНОГО ТИПУ (лат. *epithelium ectodermale*) – один з гістогенетичних типів епітеліальної тканини ектодермального походження; за будовою – багатошаровий або псевдобагатошаровий епітелій; утворює зовнішній покрив організму (епідерміс) та вистиляє ротову порожнину, стравохід, піхву, анус, рогівку ока.

ЕПІТЕЛІЙ ЕНТЕРОДЕРМАЛЬНОГО ТИПУ (лат. *epithelium enterodermale*) – один із гістогенетичних типів епітеліальної тканини, що походить з ентодерми, за будвою одношаровий призматичний; вистиляє шлунок, кишечник.

ЕПІТЕЛІЙ ЕПЕНДИМОГЛІАЛЬНОГО ТИПУ (лат. *epithelium ependymogliale*) – один із гістогенетичних типів епітеліальної тканини нейроектодермального походження (нервова трубка), за будовою – одношарвий стовпчастий, утворює вистілку порожнин головного мозку і центрального каналу спиного мозку.

ЕПІТЕЛІЙ ЗАЛОЗИСТИЙ (лат. *epithelium glandulare*) – сукупність секрторних клітин, що спеціалізуються на синтезі та секреції необхідних для життєдіяльності організму речовин.

ЕПІТЕЛІЙ КИШКОВИЙ (лат. *intestinal epithelium*). Клітини кишкового епітелію у 4-тижневого ембріона недиференційовані і характеризуються високою проліферативної активністю. Диференціація епітеліоцитів починається на 6-12-му тижні розвитку. З'являються стовпчасті епітеліоцити, для яких характерним є інтенсивний розвиток мікроворсинок, що збільшують резорбційнну поверхню. Тонка кишка починає розвиватися на 5–му тижні ембріогенезу. Епітелій ворсинок, крипт і дуоденальні залози тонкої кишки утворюються з кишкової ентодерми. На перших етапах диференціювання епітелій однорядний кубічний,

потім він стає дворядним призматичним, 5 тиждень – диференціювання келихоподібних екзокріноцитів, 6 тиждень – ендокриноцитів. 7-8 тиждень – одношаровий призматичний. 8-10 тиждень – утворення ворсинок і крипт. 6-12 тиждень – диференціювання епітеліоцитів, з'являються стовпчасті епітеліоцити. 6-8 тиждень – утворення з мезенхіми власної пластинки слизової оболонки і підслизової основи, поява внутрішнього циркулярного шару м'язової оболонки. 8-9 тиждень – поява зовнішнього, поздовжнього шару м'язової оболонки. 20-24 тиждень – поява циркулярних складок. 24-28 тиждень виникає м'язова пластинка слизової оболонки. До цього часу з'являються і дуоденальні залози Функції епітелію: 1) захисна (бар'єрна); 2) секреторна; 3) ексекреторна; 4) всмоктуюча. Структурно-функціональні особливості епітеліальних тканин: 1) має в своєму розпорядженні кліток пласти; 2) розташування кліток на базальній мембрані; 3) переважання кліток над міжклітинною речовиною; 4) полярна диференційована кліток (на базальний і апікальний полюси); 5) відсутність кровоносних і лімфатичних судин; 6) висока здатність кліток до регенерації.

ЕПІТЕЛІЙ МИГОТЛИВИЙ (лат. *epitelium ciliatum*) – епітеліальна тканина у тварин і людини, частини клітин якої формують війки. Рух війок окремої клітини і всього епітеліального шару чітко скоординований; кожна попередня війка у фазах свого руху випереджає на певний проміжок часу наступну, тому поверхня миготливого епітелію хвилепдібно рухається – «мерехтить». Е. м. вистеляє дихальні шляхи, частину сечостатевого трату, євстахієву трубу, частину барабанної прожнини, центральний канал спинного мозку, шлуночки головного

мозку. У результаті руху війок Е. м. переміщуються рідке середовище і щільні частки, що сприяє виведенню пилу з дихальних шляхів. Рух війок Е. м. пов'язаний із розпадом аденозинтрифосфату (АТФ).

ЕПІТЕЛІЙ НИРКОВОГО ТИПУ (лат. *epithelium nephrodermale*) – один із гістогнетичних типів епітеліальної тканини; одношаровий епітелій мезодермального похдження, який локалізується в складі ниркових канальців, забезпечуючи процес сечоутврення.

ЕПІТЕЛІЙ ОБЛЯМОВАНИЙ (лат. *epithelium limbatum*) – одношаровий стовпчастий (циліндричний) епітелій слизової оболонки кишечнику, жовчного міхура; на апікальній поверхні епітеліоцити містять утворену мікроворсинками посмуговану облямівку, яка збільшує поверхню всмоктвання.

ЕПІТЕЛІЙ ОБОДОВОЇ КИШКИ І ТАЗОВОЇ ЧАСТИНИ ПРЯМОЇ КИШКИ – розвивається з ентодерми. У шкірній і проміжній зонах анальної частни прямої кишки епітелій має ектодермальне походження. Межа між епітелієм кишкового і шкірного типу слабко виражена і розташвана між стовпчастою і проміжною зонми прямої кишки. Епітелій кишкової трубки розростається на 6–7-му тижнях утробного життя плода. Ворсинки і крипти в слизовій оболонці ембріона закладаються майже оночасно. Пізніше сюди вростає мезенхіма, що веде до випинання ворсинок у просвіт кишки. На 4-му місяці ембріонального розвитку зчатка товстої кишки містить велику кількість ворсинок. Надалі посилений ріст поверхні слизової оболонки призводить до розтягвання і згладжування цих ворсинок.

ЕПІТЕЛІЙ ОДНОШАРОВИЙ (лат. *epithelium monostatificatum*) – епітелій, всі клітини якого прилягають

безпосередньо до базальної мембрани; поділяється на однрядний (простий) та багаторядний (псевдобгатошаровий).

ЕПІТЕЛІЙ ОДНОШАРОВИЙ КУБІЧНИЙ (лат. *epithelium cuboideum*) – одношаровий однорядний епітелій, клітини якого мають кубічну форму, розвивається з ентодерми і мезодерми. На апікальній пверхні є мікроворсинки, що збільшують рбочу поверхню, а в базальній частині цитолми утворюються глибокі складки, між якими в цитоплазмі розташовуються мітохондрії. Цей епітелій вистеляє дрібні вивідні протоки підшлункової залози, жовчні протоки, ниркві канальці і утворює секреторні відділи та ввідні протоки багатьох залоз.

ЕПІТЕЛІЙ ОДНОШАРОВИЙ ПЛОСКИЙ (лат. *epithelium squamosum*) – одношаровий однорядний епітелій, утврений клітинами плоскої форми; його різновидами є ендотелій і мезотелій; ендтелій вистиляє просвіт судин і камери сеця; а мезотелій, входячи до складу плеври, перикарда, очеревини, обмежовує серозні порожнини тіла.

ЕПІТЕЛІЙ ОДНОШАРОВИЙ ЦИЛІНДРИЧНИЙ (лат. *epithelium single cylindratus*) – епітелій органів середнього відділу каналу та залоз травлення, нирок, сттевих залоз і статевих проток.

ЕПІТЕЛІЙ ПЕРЕХІДНИЙ (лат. *epithelium transitionale*) – епітелій, що встеляє сечовивідні шляхи – ниркові миски, чашечки, сечоводи, сечовий міхур; побудовний із трьох шарів – базального, проміжного, покривного; клітини останнього залежно від наповнення органа можуть мати плоску або грушоподібну форму.

ЕПІТЕЛІЙ ПІГМЕНТНИЙ (лат. epithelium pigmentosum) – зовнішній шар сіківки, який розміщений між її фотосенсорним шаром і судинною оболонкою ока; утворений одним шаром полігональних клітин, здатних

синтезувати меланін; апікальні відростки цих клітин залягають між паличками і кобочками сітківки, екрануючи їх від надмірної освітленості. Функція полягає в забезпечені оптимальних умов освітлення, живлення фоторецепторів, фагоцитозі відпрацьованих мембранних дисків, нагромадженні вітаміну А і синтезі родопсину.

ЕПІТЕЛІЙ ПОКРИВНИЙ (лат. *epithelium superficiale*) – різновид епітеліалної тканини, що вкриває поверхню і вистиляє порожнини тіла, відмежовуючи тканини оргнізму від зовнішнього середовища.

ЕПІТЕЛІЙ ПРОСТИЙ (лат. *epithelium simplex*) – різновид одношарового епітлію з клітинами однакової форми, ядра яких лежать на одному рівні відносно базальної мембрани; відповідно до форми клітин рорізняють плоский, кубічний та стовпчастий (призматичний).

ЕПІТЕЛІЙ ПСЕВДОБАГАТОШАРОВИЙ (лат. *epithelium pseudostratificatum*; син.: багаторядний) – різновид одношарового епителію, що складається з клітин різних за фомою і функціональною спеціалізацією; ядра клітин лежать на різному рівні відносно бзальної мембрани, імітуючи багатошаровість; вистеляє дихальні та сім'явиносні шляхи.

ЕПІТЕЛІЙ РЕСПІРАТОРНИЙ (лат. *epithelium respiratorium*) – вистеляє альвеоли легень, забезпечуючи газообмін між кров'ю і повітрям в альвеолах.

ЕПІТЕЛІЙ СЕКРЕТОРНИЙ (лат. *epithelium secretorium*) – утворює залози, продукує секрети. Одні залози (екзокринцити) виводять утворені ним речовини в звнішнє середовище – на шкіру, у порожнину дихальних шляхів, рота, шлунково-кишковий тракт, порожнини сечостатевих вивідних шлхів, а інші залози (ендокриноцити) виділяють ці речовини (гормони) у кров.

ЕПІТЕЛІЙ СТРАВОХОДУ (лат. *epitelium oesophageum*) – утворюється з прехордалної пластинки, розташованої в ентодермі предньої кишки, Е. с. протягом усього ембрінального періоду зазнає багаторазових змін. Спочатку епітеліальна вистілка стравоходу представлена одношаровим призматичним епітелієм. У 4-тижневого ембріона він стає двошаровим. Після цього спостерігається інтенсивне розростання епітелію, що прзводить до повного закриття просвіту стрвоходу. Епітеліальні клітини, які розрослися, надалі піддаються розпаду, звільняючи його просвіт. До 3-го місяця утробного розвитку стравохід вистелений багаторядним миготливим епітелієм (характерним для дихальних шляхів). З 4-го місяця миготливі клітини постпово витісняються міхуровими, які перетврюються в плоскі клітини. Починаючи з 6-го місяця епітелій стравоходу стає багатошарвим плоским. У новонароджених в епітелії можуть зустрічатися острівці миготливих клтин. У дорослих ці клітини зберігаються зріка тільки в протоках слизових залоз. Причини трансформації одного виду епітелію в інший невідомі. Утворення багатошарового епітелію у слизовій оболонці стравоходу забезпечує збереження стінки стравоходу при прохдженні грубих грудок їжі. Залози з'являються наприкінці 2-го місяця.

ЕПІТЕЛІЙ ТОНКОЇ КИШКИ (лат. *epitelium intestinale*) – починає розвиватися на 5-му тижні ембріогенезу. Епітелій ворснок, крипт і залози тонкої кишки утворюються з кишкової ентодерми. На перших етапах дференціювання епітелій однорядний кубіний, потім він стає дворядним призматичним і, нарешті, на 7–8-му тижнях утворюється оношаровий призматичний епітелій. На 8–10- му тижнях розвитку виникають ворсинки і крипти. Протягом 20–24-го тижнів формуются циркулярні складки, з'являються залози.

Клітини кишкового епітелію у 4-тижневого ембріона не диференційовані і характеризуються високою проліферативною активністю.

ЕПІТЕЛІЙ ЦЕЛОНЕФРОДЕРМАЛЬНОГО ТИПУ (лат. *epithelium mesodermaticum*; син.: мезодермальний ептелій) – один із гістогенетичних типів ептеліальної тканини, що має мезодермальне походження, об'єднуючи за цією ознакою в одну підгрупу епітелії ниркового і целоміного типів.

ЕПІТЕЛІОЦИТИ (лат. *epithelicyti*; син.: стовпчасті клітини) – основний клітинний елемент епітеліальної вистілки тонкої і товстої кишок; мають циліндричну форму, на апкальній поверхні містять чисельні мікровосинки. Виконують основну всмоктувальну функцію кишечнику. Становить близько 90% загальної кількості клітин кишкового епітлію. Характерною рисою їх диференціювання є утворення щіточкової облямівки з щільно розташованих мікроворсинок на апікальній поверхні клітин. Довжина мікроворсинок близько 1 мкм, діаметр – приблизно 0,1 мкм.

ЕПІТЕЛІОЦИТИ ПІДТРИМУЮЧІ (лат. *epitheliocyti sustentantes*) – різновид ептеліоїдних клітин, що локалізуються в складі каротидного гломуса.

ЕПІФІЗ МОЗКУ (лат. *epiphysis cerebri*; гр. *epiphysis* – наріст; син.: шишкоподібне тіло) – центральний орган ендокринної ситеми. Розвивається на 5–6-му тижнях емброгенезу зі склепіння (епіталамуса), задньої частини (діенцефалона) переднього мозку. Сплюснутий у краніально-каудальному нпрямку, розташовується в поздовжній бороні (між горбками) покриття середнього моку і сполучений з проміжним мозком через спайку повідків надгорбкової ділянки. Залоза внутрішньої

секреції, регулятор циркадних ритмів, продукує серотонін, мелатонін та ще близько 40 різних регуляторних пептидів.

ЕСТРІОЛ (лат. *oestriol*) – жіночий статевий гормон із групи естрогенів; кінцевий прдукт метаболізму естрадіолу та естрону, вробляється також плодом і плацентою під час вагітності. Фізіологічні властивості естріолу в 10–15 разів слабші від естрадіолу.

ЕТІОЛОГІЯ (гр. *etiologus*, лат. *etio* – пходження, *logos* – наука) – причина хвроби, проблеми в медицині. Найчастіше використовується до більшості інфекційних та паразитарних хвороб, чим підкреслюється однозначність причинно-спадкової злежності між етіологічним чинником і хворобою.ЕЯКУЛЯЦІЯ (лат. *ejaculatio, ejaculor* – вкидати; син.: сім'явиверження) – викидання (виверження) у чоловіків сперми із чоловчого статевого члена або в жінки – секрету шийки матки і бартолінових залоз.

Ж

ЖИТТЯ ПЛОДА ВНУТРІШНЬОУТРОБНЕ (лат. *ontogenesis praenatalis*, лат. *prae* – перед, *natus* – народження) – прцес утробного розвитку зародка людини від моменту запліднення до народження (протгом 280 діб, 10 акушерських місяців). Виділють три періоди: 1) початковий – від момету зачаття до кінця першого тижня розвитку; 2) зародковий, власне ембріональний (лат. periodus seu intervallum embryonalis) – пртягом 2–8 тижнів розвитку; 3) передплодвий – 9–12 тижнів; 4) плодовий – феталний (лат. periodus seu intervallum fetalis) – з 3-го місяця розвитку до народження дитини. До кінця зародкового періоду закінчується диференціювання основних ембріональних тканин і органів і зародок набуває основних рис, характерних для людини.

ЖІНОЧИЙ СТАТЕВИЙ КЛІТИННИЙ КОМПЛЕКС (лат. *mulier venus cell complex*) – овоцит II порядку, оточений фолікулярними клітинами. У процесі овуляції цей клітинний комплекс виходить із яєчника і переміщається в ампулярну частину маткової труби, де відбувається запліднення.

ЖОВТКОВИЙ МІШОК (лат. *saccus vitellinus*) – зародковий або личинковий орган більшості груп хребетних тварин. Утворення жовчного мішка. Під ентодермою накопичується рідина, в результаті чого утворюється міхурець (жовчна бульбашка), який заповнений рідиною. Ентодерма розростається за межі зародкового диска, обростає поверхню жовчної бульбашки і виходить жовтковий мішок. Його стінка складається з позазародкової ентодерми і позазародкової мезенхіми. Позазародкова мезенхіма ентодерми називається позазародковою, так як вона вийшла за межі зародкового диска. Жм – позазародковий орган, що з'являється в еволюції вперше у риб; стінка Жм у зародка людини є місцем утворення первинних клітин крові, кровоносних судин, а також місцем первинної локалізації гонобластів. У типовому випадку Жм є виростом кишки, всередині якого знаходиться запас жовтка, використовуваний ембріоном або личинкою для харчування. Вихідна еволюційна роль Жм полягає у перетравленні жовтка та засвоюванні продуктів травлення, їх транспортування в кровоносне русло зародка (жовтковий мішок має розгалужену мережу кровоносних капілярів).

ЖОВТОК (лат. *vitellus*, гр. *lecytos* – жовток; син.: дейтероплазма, дейтоплазма, параплама) – трофічний матеріал у вигляді включень у цитоплазму яйцеклітини, бластомерів зродка. Є ліпофосфопротеїновим комплексом з високою енергетичною цінністю. За хіміною природою розрізняють три головні ріновиди Ж.: вуглеводний,

жировий та білквий. Наявність Ж. в яйцях зумовлює їх значно більші розміри, порівняно зі сперматозоїдми. Синтез жовтка може бути ендогенним (в яйці) та екзогенним (поза яйцем).

ЖОВЧНИЙ МІХУР. СФІНКТЕР ЖОВЧНОЇ ПРОТОКИ. Закладка жовчного міхура в зародків 7,5 мм ТКД представлена суцільним конгломератом клітин округлої форми. Він розміщений на межі зачатків печінки та ДПК каудальніше ворітної печінкової вени. У зародків 11,0-13,0 мм ТКД зачаток сфінктера жовчної протоки формується в інтрамуральному відділі ДПК. У передплодів 19,0-23,0 мм ТКД зачаток замикача печінково-підшлункової ампули локалізується в товщі великого сосочка ДПК. Обидва сфінктера розвиваються з прилеглого колового шару мезенхіми і відокремлені від м'язової оболонки дванадцятипалої кишки. Критичним періодом для морфогенезу загальної жовчної протоки є період з 6-го по 8-го тижня внутрішньоутробного розвитку, коли формується фізіологічна атрезія. На цій стадії розвитку в зародку жовчного міхура формується незначних розмірів просвіт, як початок реканалізації. У зародків 11,0-13,0 мм ТКД зачаток сфінктера жовчної протоки формується в інтрамуральному відділі ДПК. У передплодів 19,0-23,0 мм ТКД зачаток замикача печінково-підшлункової ампули локалізується в товщі великого сосочка дванадцятипалої кишки. Обидва сфінктера розвиваються з прилеглого колового шару мезенхіми і відокремлені від м'язової оболонки дванадцятипалої кишки. Критичним періодом для морфогенезу загальної жовчної протоки є період з 6-го по 8-го тижня внутрішньоутробного розвитку, коли формується фізіологічна атрезія. На цій стадії розвитку в зародку жовчного міхура формується незначних розмірів просвіт, як початок реканалізації.

ЖОВЧНІ ПРОТОКИ. На 4-му тижні внутрішньоутробного розвитку з вентральної стінки первинної кишки утворюється випин ентодермального шару у вигляді печінкового дивертикула. У зародків 4,5 мм ТКД випин вростає у мезенхіму в напрямку поперечної перегородки. Ніжка печінкового дивертикула, яка з'єднує його з вентральною стінкою зачатка дванадцятипалої кишки, звужується в дорсальному напрямку і включає в себе зачаток спільної жовчної протоки. Печінкова бухта поділяється на 2 частини: вентро-краніальну (розгалужену) і дорсокаудальну (гладкостінну). Вентро-краніальна частина печінкової бухти вважається закладкою печінкових проток і залозистої тканини печінки. Дорсокаудальна частина печінкової бухти складається з зачатка жовчної протоки і початкового жовчного міхура. У зародків 6,5-7,0 мм ТКД внутрішньоутробного розвитку (середина 5-го тижня) добре виражений зачаток спільної печінкової протоки до спільної жовчної протоки. Спільна печінкова протока розташовується в товщі тканини печінки, краніальніше пупкової вени, відділяючись від останньої прошарком мезенхіми.

З

З'ЄДНАННЯ КІСТОК (гр. *juncturae ossea*) – формування починається наприкіції 2-го місяця утробного розвитку і відбувється двома шляхами. При одному з них між хрящовими кінцями (епіфізами) майбутніх кісток починається ущільнення мезенхіми, в якій на початку 3-го місяця ембріогенезу вникає маленька щілиноподібна порожнина (майбутня суглобова порожнина). З мезенхми, що залишилася по периферії порожнини, утворюється суглобова капсула, зовнішній шар якої продовжується в

охрястя (майбутнє окістя), а з внутрішнього формується синвіальний шар. Якщо в майбутньому суглобі буде суглобовий диск, або меніск, то в мезехімі з'являються дві щілини, розділені пршарком мезенхіми. Таким чином, формуються з'єднання (діартрози). Якщо розвиток іде ішим шляхом, то порожнина не утворюється і кістки будуть з'єднуватися нерухомо за допмогою волокнистої сполучної тканини, фомуються з'єднання (синдесмози).

ЗАГИБЕЛЬ КЛІТИННА (лат. *mortem cellulis*) – поширене явище як в ембріогенезі, так і в ембріональному гістогенезі. Як правло, у розвитку зародка і тканин З. к. проходить за типом апоптозу. Прикладами апоптозу є згибель епітеліоцитів у міжпальцевих проміках, по краю росту піднебінних перегородок. В ембріональному гістогенезі спостерігається при розвитку нервової, скелетної м'язової тканин та ін. Це приклади гістогенетичної смерті. У дефінітивному організмі шляхом апоптозу гинуть лімфоцити при їх селекції в тимусі, клітини оболонок фолікулів яєчників у процесі їх відбору та ін.

ЗАКОН ЗБЕРЕЖЕННЯ ІНДИВІДУАЛЬНОСТІ (лат. *individuum* – неподільний, самостійний, окремий) – перший основний закон спадковості, згідно з якими спадкові фактори (гени) при злитті гамет не зникають і не утворюються, а за умов норми залишаються в зиготі такими ж нзмінними, якими були занесені в зиготу гметою. Від статевозрілого організму вони передаються через статеві клітини нащакам.

ЗАЛОЗА ПЕРЕДМІХУРОВА (лат. *glandula prostate*) – чоловічий непарний залозисто-м'язовий орган, що лежить під сечовим міхуром і охоплює з усіх боків пчаткову частину сечівника та кінцеві відрізки сім'явипорскувальних проток. Залоза виникає з кількох (до 15) випинань слизової

оболонки початкового відділу чоловічого сечівника. Нприкінці 3-го місяця епітеліальні вузли залози з дорсального і латерального боків сечівника вростають у навколишню мезенхіму. Після вникнення просвітів передміхурова залоза длиться на чисельну кількість часточок. Потім з мезенхіми виникає сполучна тканина і глденькі м'язи простати. Утворення, аналогічне передміхуровій залозі, закладається і в жінок, інволює або зберігається в рудиментарному вигляді як парауретральні ходи. Гормон залзи стимулює рух сперматозоїдів, починає вділятись у період статевого дозрівання.

ЗАЛОЗА ПІДШЛУНКОВА (лат. *pancreas*) – травна залоза змішаної секрції; утворюється з непарного дорсального зачатка і двох парних вентральних на 3-му тижні ембріогенезу. Перший відкривається в порожнину кишки санториновою протокою (на дорсальній стінці кишки напроти отвору *ductus choledochus*), другі – загальною врсунговою протокою (поряд з отвором *ductus choledochus*). Пізніше в результаті обертання кишечнику і нерівномірного росту кишкової стінки обидва зачатки (дорсальний і парний вентральний) зближуються і зливаються, а санторинова протока облітерується. З дрсального зачатка розвивається верхня чатина голівки, тіло і хвіст, а з вентральної – нижня частина голівки. Після обертання кишкової трубки і фіксацій органа до задньої стінки черевної порожнини дорсальний литок очеревини розсмоктується й підшлункова залоза виявляється розташованою екстрапритонеально. Екзокринний і ендокринний відділи З. п. розвиваються з ентодерми середньої кишки. Для диференціювання епітелію З. п. необхідна наявність мезенхіми. Вплив мезенхіми на епітелій може бути частково пов'язаний з властивістю мезенхіми виділяти волокнистий міжклітинний білок –

колаген. Функція: виділяє травний сік (екзокринна функція), і гормони (ендокринна функція), зокрема інсулін, глюкагон, соматостатин, панкреатичний поліпептид, ліпокаїн та ін., вділяє всі без винятку ферменти, потрібні для процесу травлення.

ЗАЛОЗА СЛИННА ПІДНИЖНЬОЩЕЛЕПНА (лат. *glandula submandibularis*) – залоза порожнини рота, що розташована в піднижньощелепному тркутнику (*trigonum submandibulare*), на нижній поверхні щелепно-під'язикового м'яза (*m. mylohyoideus*). Залоза альвеолярно-трубчаста, змішаного типу. Задня частина залози повенута за задній край щелепно-під'язикового нерва на його поверхню і віддає підниньощелепну протоку Вартона (*ductus submandibularis, Wharton*), яка відкривається на передньобічній поверхні вуздечки язка спільно з великою протокою під'язикової залози. Закладається на 6-му тижні ембрігенезу. На 8-му тижні в епітеліальних тяжах утворюються просвіти. Епітелій первинних вивідних проток спочатку двошаровий, потім багатошаровий. Кінцеві відділи формуються на 16-му тижні.

ЗАЛОЗА (И) (лат. *glandula (ae))* – орган або окрема клітина, що продукує секрети або концентрує і виводить з організму кінцеві продукти метаболізму. Зачаток слинної З. є з ектодерми ротової ямки. Підщелепні З. фомуються на 6-му тижні, привушні – на 8-му тижні ембріогенезу, а під'язикові відокрелюються від підщелепних на 8-му тижні. Зчаток всіх слинних З. відбувається аналогічно. Ектодермальний тяж вростає в мезенхіму і починає там гілкуватися. Спочатку формється система вивідних проток, а до 5-го мсяця ембріогенезу на їх кінцях закладаються бруньки – кінцеві відділи. З. діляться за кілкістю клітин: одноклітинні (келихоподібні клітини епітелію),

багатоклітинні (трубчасті, альвеолярні). За розташуванням клітин у епителіальному шарі: ендабо екзоепітеліальні. За способом виведення секрету із З. і за бдовою: екзокринні (мають вивідну протоку), ендокринні (не мають вивідних проток і виділяють секрети (гормони) у кров або лімфу, та змішані. За способом виділення секрету із залозистої клітини: мерокринні, апокринні, голокринні. За складом секрету, що видляється: білкові (серозні), слизові, змішані (слизово-білкові), сальні. За будовою: прості, складні, розгалужені, нерозгалужені.

ЗАЛОЗА ЛЕЙДІГОВА (лат. *gladula Leydigov*) – скупчення гландулоцитів у сплучній тканині яєчка, які виробляють чоловічі статеві гормони – андрогени (див. також *Клтини Лейдігові*).

ЗАЛОЗА МОЛОЧНА (лат. *glandula mamma*; син.: грудна залоза) – складна алвеолярна розгалужена залоза з апокринвим типом секреції, є видозміненою потовою залозою. Перші ознаки розвитку молочної залози можна розрізнити, починаючи з 35-го дня гестації. Спочатку З. м. розвиваються ідентично, як у хлопчиків, так і в дівчаток. Протягом 4-го тижня утробного життя на чревній поверхні ембріона виникають парні ектодермальні потовщення, відомі як молочні відростки, або молочні лінії, які тягнуться опклою лінією в напрямку від пахвових западин до середини стегон. На 5-му тижні молочні відростки ектодерми починають розмножватися і перетворюються на первинні зароки грудних залоз. Це тверде ядро продовжує інвігінацію в основну строму і оточується фібробластоподібними клітинами в межах щільної колагенової мезенхіми. Протягом 10-го тижня вторинні епітеліальні зародки ростуть, діляться і встановлюється майбутня часточкова структура зрілої залози. В епідемісі

розвивається залоза і починає формувтися сосок, мезенхімальні клітини диференціюються, формуються фібробласти, клітини гладенької мускулатури, клітини ендотелію капілярів і адипоцити. На 20-му тижні відбувється каналізація грудних зародків, епідерміс у ділянці соска втягується, формуючи грудну яму. Епітеліальні клітини проток з'являються у вигляді двошарового кубічного епітелію. До 26-го тижня основна протокова структура сформована. Молочна залоза функціонує у жнок у період вагітності (продукує молозиво) та після народження дитини (період лактації), виробляючи грудне молоко.

ЗАЛОЗА СЛИННА ПІД'ЯЗИКОВА (лат. *glandula sublinguales*) – альвеолярнтрубчасті, змішаного, переважно серозного, типу залози, які розміщені на верхній поверхні щелепно-під'язикового м'яза (*m. mylohyoideus*), під слизовою оболонкою під'язикової складки, продукують білковслизовий секрет. Закладається на 6-му тижні ембріогенезу. Виникає у вигляді епітеліальнго жолобка в просторі між зачатками язика і нижньої щелепи. На 8-му тижні в епітеліалних тяжах утворюються просвіти. Епітелій первинних вивідних проток спочатку двшаровий, потім багатошаровий. Каудальний кінець жолобка відокремлюється від епітелію і приростає до нижньої щелепи, де починає розгалужуватися на залозисті аденомери, а після утворення просвіту жолобок перетврюється на вивідну протоку, яка відкривається з боків вуздечки язика в ротову порожнину.

ЗАЛОЗА СЛИННА ПРИВУШНА (лат. *glandula parotis*) – найбільша складна альвелярна серозна залоза, розміщена в сполучній привушно-жувальній ділянці голови, ділиться на глибоку і поверхневу частини (*pars profunda et pars*

superficialis). Глибока частина оточує скронево-нижньощелепний суглоб (*articulatio temporomandibularis*) і лежить у нижньщелепній ямці (*fossa retromandibularis*). Пверхнева частина поширюється на обличчя, доходячи: зверху до виличної дуги (*arcus zygomaticus*), знизу – до краю нижньої щелпи (*margo mandibulae*); спереду – до сереини жувального м'яза (*m. masseter*), ззаду – до грудинно-ключично-соскоподібного м'яза (*m. sternocleidomastoideus*). У товщі привушної залози проходить лицевий нерв (*n. facialis*), зовнішня сонна артерія (a. carotis externa), пзаду – нижньощелепна вена (*v. mandibularis*). Залоза оточена привушною фасцією. Првушна протока (*ductus parotideus*) виходить із переднього краю залози, перетинає жувалний і щічний м'язи, відкривається в присінок рота напроти другого великого корінного зуба верхньої щелепи. Зачаток відбувається на 8-му тижні ембріогенезу, коли з епітелію ротової порожнини в прилеглій мезенхімі починають рости епітеліальні тяжі в напряку до правого і лівого вушних проходів. У длянці щічно-коміркової заглибини виникає зачаток залози. У розвитку З. с. п. можна вділити дві стадії. Перша стадія починається з моменту випинання епітеліального тяжа в товщу мезенхіми (кінець зародкового і пчаток передплодового періодів) і закінчується дихотомічним поділом краніального кінця останнього (8-й тиждень розвитку). На другій стадії з'являються вторинні епітеліальні тяжі і формується просвіт по ходу епітеліального тяжа – майбутньої головної вивідної протоки.

ЗАЛОЗА СЛІЗНА (лат. *glandula lacrimalis*) – належить до альвеолярнтрубчастих залоз серозного типу, яка знаходиться в бічному куті верхньої стінки орбіти, в однойменній ямці. Вивідні протоки слізної залози (5–12 штук) відкриваються в

мішок кон'юнктиви в латеральній частині верхнього склепіння. Слізна рідина відтікає в медіальний кут очної щілини, при закритих очах по так звному слізному струмку, *rivus lacrimalis*, що утврюється між задніми боками обох вій і очним яблуком, до слізного озера. У слізного озера сльози надходять на точкові отвори, розташовані біля медіального кінця повіки. Вихдячи з отворів двох тонких слізних канальців, *canalicules lacrimales*, обходячи слізне озеро, впадають окремо або разом у слізний мішок. Є похідними багатошарового плоского епітелію. Дрібні слинні залози стають помітними в слзовій оболонці пізніше 9-го тижня розвитку.

ЗАЛОЗА ЩИТОПОДІБНА (лат. *glandula tryroidea*) – найбільша з ендокринних залоз, відноситься до бранхіогенної групи, має дві частки (праву і ліву), у зачатку – ддаткову пірамідальну частку. Непарна часка – перешийок, з'єднує ці частки. Формою нагадує підкову, яка розміщена в передній ділянці шиї нижче під'язикової кістки і пркриває собою бічну поверхню гортані та предньобічну поверхню трахеї. Покрита фброзною капсулою. Стромальні тяжі ділять частки на часточки, які складаються з фолкулів, що містять колоїд. Продукує комплекс йодовмісних гормонів (тироксин, трійодтронін), які регулюють обмін речовин, стмулюють діяльність центральної нервової системи, надниркових залоз, статевих та млочних залоз. Тиреокальцитонін регулює обмін кальцію. Зачаток З. щ. виникає на 3–4- му тижнях розвитку як випинання стінки глотки між першою і другою парами зябрвих кишень. Залоза розвивається з глотквого епітелію зябрового відділу первинної кишки, ззаду від зачатка язика. Сліпий отвір язика, який є місцем зачатку епітеліального зачатка

щитоподібної залози, являє собою залишок зарослої щитоязикової протоки.

ЗАЛОЗИ БАГАТОКЛІТИННІ (лат. *glandulae multicellulares*) – залози, утворені сукупністю гланулоцитів, крім епітеліальних клітин, до складу входять також сполучноткнинні елементи.

ЗАЛОЗИ БІЛКОВО-СЛИЗОВІ (лат. *glandulae seromucosae*; син.: змішані залзи) – екзокринні залози, що продукують змішаний білково-слизовий секрет із перевжанням білкового компонента.

ЗАЛОЗИ ПРИЩИТОПОДІБНІ (лат. *glandulae parathyroideae*) – залози бранхіогенної групи, займають постійне для них пложення на задніх поверхнях правої і лівої часток щитоподібної залози в жировій ткнині між власною капсулою щитоподібної злози та її фасціальною піхвою. Представлені чотирма дрібними, овальної або подовженої форми тільцями, сірувато-жовтого кольору, з гладенькою, блискучою поверхнею: парні верхні та нижні З. п. Кожна з них має капсулу, від якої відходять у товщу залози перегороки. Речовина залози складається з епітеліалних клітин, між якими розміщені кровоносні судини. Розвиваються у вигляді потовщень з епітелію парних II – V зябрових кишень. На 7-му тижні розвитку епітеліальні зачатки тлець відокремлюються від стінок зябрових кишень і в процесі росту переміщаються в кудальному напрямку. У новонароджених вони дуже близько прилягають до щитоподібної залози, тому їх важко виявити. Найбільша ативність цих залоз відзначається у дітей віком 4–7 років. З віком розміри їх збільшуються і маса досягає 40–50 мг.

ЗАЛОЗИ СТАТЕВІ ЖІНОЧІ (лат. *glandulae pudendi feminina, ovarium*, гр. *ophoron*) – яєчник, в якому ростуть та

дозрвають статеві клітини, а також виробляються жіночі статеві гормони: естрогени (естрон, естрадіол і естріол), прогестини, у тому чилі – прогестерон. У яєчнику формується кікова та мозкова речовини. У кірковій речовні розмножуються первинні статеві клітини (близько 1 млн), які перетворюються в овцити. Кожний зачаток яйцеклітини оточується шаром епітеліальних (фолікулярних) клітин і утворює велику кількість фолікулів яєчника. При розвитку яєчників у мезенхіму під сттевими валиками вростають статеві шнури, що містять гонобласти і целомічні клітини. З гонобластів утворюються статеві клітини, а з клітин целомічного епітелію – фолікулярні та інтерстиціальні клітини; прилегла мезехіма розростається, формуючи мозкову рчовину і, вростаючи в кіркову речовину, роділяє статеві шнури, а на поверхні утворює білкову оболонку. Положення яєчників в емріональному періоді теж значно змінюється. Яєчники збільшуються в розмірах, одночасно обертаються навколо своєї осі і опускаються в порожнину малого таза. Серозний покрив на поверхні яєчника редукується, а його бржа залишається.

ЗАЛОЗИ ТРУБЧАСТО-АЛЬВЕОЛЯРНІ (лат. *glandulae tubulo-alveolares*) – складні або прості розгалужені екзокринні залози, що мають кінцеві секреторні відділи як у формі трубочок, так і альвеол (пухирців).

ЗАЛОЗИ АНАЛЬНІ (лат. *glandulae anales*) – видозмінені потові та сальні залози, закладаються в ранній стадії утробного ровитку. Спочатку залози мають вигляд кулястих випинань слизової оболонки, що проникають у підслизовий шар. У міру подальшого ровитку залоза проникає через волокна прлеглих м’язів. Найчастіше на цьому етапі ровиток залози припиняється, але іноді протоки залози досягають поздовжньої мускулатури і занурюються між її пучками. У 5-

місячного плода вже добре виражені. У 6-місячних плдів вони мають трубчасту форму. До моменту народження дитини всі залози сформовані і надалі кількість їх не збільшується.

ЗАЛОЗИ АПОКРИНОВІ (лат. *glandulae apocrinae*) – екзокринні залози, секреція яких здійснюється з відторгненням апікалних частин гландулоцитів; апокриновий тип секреції характерний для молочних і частини потових залоз.

ЗАЛОЗИ АРЕОЛЯРНІ (лат. *glandulae areolares*; син.: залози навколососкового кржальця, залози Монтґомері) – дрібні рогалужені залози в складі ареоли молочної залози; з'являються під час вагітності, за гітологічною будовою нагадують молочну злозу, зберігаються на протязі всього періоду лактації.

ЗАЛОЗИ АЦИНОЗНІ (лат. *glandulae acinosae*) – екзокринні залози, кінцеві скреторні відділи яких мають округлу форму; сукупність секреторних ацинусів разом із системою вивідних проток нагадує гроно винограду.

ЗАЛОЗИ БІЛКОВІ (лат. *glandulae serosae*; син.: серозні залози) – екзокринні залози, серед секреторних продуктів яких переважають водорозчинні білки-ферменти з низьким вмістом у молекулі вуглеводного компонента.

ЗАЛОЗИ БРОНХІВ (лат. *glandulae bronchiales*) – дрібні слизово-білкові або слзові альвеолярно-трубчасті залози, що мітяться у підслизовій основі головних, великих і середніх бронхів. На 8-му тижні з'являються зачатки бронхів у вигляді коротких трубчок, а на 10–12-му тижнях стінки їх стають складчастими, вистеленими циліндричними епітеліоцитами (формується деревоподібна розгалужена система бронхів – бронхіальне дерево). На цій стадії розвитку легені нагадють залозу (залозиста стадія). На 5–6-

му місяці ембріогенезу відбувається розвиток кінцевих (термінальних) і респіраторних бронхіол, а ткож альвеолярних ходів, оточених мережею кровоносних капілярів і нервових волокон (канальцева стадія).

ЗАЛОЗИ БУЛЬБОУРЕТРАЛЬНІ (лат. *glandulae bulbourethrales*; син.: залози циблини сечівника, з. Купера, з. Мері) – парні складні трубчасто-альвеолярні залози, що злягають у сполучній тканині біля перетинчатої частини чоловічого сечівника, продукують слиз, який захищає слизову оболонку сечіника від подразнювальної дії сечі. Залози ровиваються з епітеліальних виростів губчастої частини уретри.

ЗАЛОЗИ ВЕСТИБУЛЯРНІ ВЕЛИКІ (лат. *glandulae vestibulares majores*; син.: З. Бартоліна, З. Дювернея, З. Тідемана) – парні складні трубчасто-альвеолярні залози, розмщені в сполучній тканині бічних стінок присіка піхви; продукують слиз, що зволожує піхву. На 5-му тижні формуються із сечостатевого синуса.

ЗАЛОЗИ ВЕСТИБУЛЯРНІ МАЛІ (лат. *glandulae vestibulares minores*) – чиселні дрібні трубчасто-альвеолярні залози, роміщені в сполучнотканинній основі малих соромних губ навколо зовнішнього отвору сечівника і клітора; продукують слиз, що звложує піхву.

ЗАЛОЗИ ГОЛОКРИНОВІ (лат. *glandula holocrinae*; гр. *holos* – весь + гр. *crino* – вділяти) – екзокринні залози, секреція, яких здійснюється з повним руйнуванням залозитих клітин; голокриновий тип секреції харатерний для сальних залоз.

ЗАЛОЗИ ЕКЗОЕПІТЕЛІАЛЬНІ (лат. *glandulae exoepitheliales*; гр. *ex*зовні + ептелій) – багатоклітинні залози, розміщені за межами епітеліального шару – у складі прилеглої сполучної тканини.

ЗАЛОЗИ ЕКЗОКРИННІ (лат. *glandulae exocrinae*; син.: залози зовнішньої секреції) – загальна назва залоз, що виділяють свої скреторні продукти на поверхню епітеліалного шару через протоки. Сюди відносять потові, слинні, екзокринні структури підшлункової залози, що виділяють пептиди травленя, та ін.

ЗАЛОЗИ ЕНДОКРИННІ (лат. *glandlae endocrinae*) – залози, які не мають ввідних проток (тому їх ще називають бепроточними) і виділяють інкрет (гормони) безпосередньо в кров. З. е. відрізняються будовою, формою, механізмом і характером секреції. Одноклітинні залози розміщуються в товщі епітелію.

ЗАЛОЗИ ІНТРАЕПІТЕЛІАЛЬНІ (лат. *glandulae intraepitheliales*; син.: залози ендепітеліальні) – залози, розміщені в товщі епітеліального шару (келихоподібні клітини дихальних шляхів та травного каналу, залози Манца кон'юнктиви ока тощо).

ЗАЛОЗИ МЕРОКРИНОВІ (лат. *glandulae merocrinae*; гр. *meros* – частина + *krino* – виділяти; син.: екринові залози) – езокринні залози, секреція яких здійснюється шляхом екзоцитозу секреторних гранул, без руйнування залозистих клітин чи їх частин. До таких відносять підшлункову, слинні, чатину потових залоз тощо.

ЗАЛОЗИ НАДНИРКОВІ (лат. *glandulae suprarenales*) – ендокринні парні залози, роташовані в заочеревинному просторі, безпсередньо на верхніх полюсах нирок. Складється з двох структур – кіркової речовини і мозкової речовини, які регулюються нерввою системою. Зачаток фетальної кіркової речовини відбувається на 3–4-му тижнях емріогенезу. Початок синтезу гормонів відзначється з 9–16-го тижнів. Кожна З. н. закладається у вигляді двох зачатків: кора розвивається із мезодерми

між первинними нирками; мокова речовина з'являється пізніше і є похіною ектодерми, формується із симпатичних елементів (ектодермального походження), що мігрують із гангліозної пластинки; служить основним джерелом катехоламінових гормнів організму – адреналіну і норадреналіну. Деякі з клітин кіркової речовини належать до системи «гіпоталамус – гіпофіз – кора надниркової залози» і служать джерелом кортикостероїдів (загалом близько 40 видів): мінералокортикоїди, глюкокортикоїди та сттеві гормони.

ЗАЛОЗИ РОТА (лат. *glandulae oris*) – малі залози ротової порожнини, розташовані під слизовою оболонкою ротової порожнини, носять назву за топографічним принципом: щічні, губні, альвеолярні, піднебінні тощо; і три пари великих слинних залоз, розташовних поза ротовою порожниною – привушна, піднижньощелепна, під'язикова (*glandulae parotidea, submandibularis et sublingualis*), інаше їх можна назвати великі слинні залози (*glandulae majores salivatoriae*). Виникають з малих епітеліальних вузликів у місці остатоної локалізації цих залоз приблизно на 3-му місяці розвитку.

ЗАЛОЗИ СЛИННІ (лат. *glandulae salivatoriae*) – групи великих та малих слзових та серозних залоз, які розміщені в тощі слизової оболонки та підслизової оснви порожнини рота. Зачатки слинних залоз з'являються наприкінці зародкового періоду розвитку епітеліальної вистілки переднього відділу ротової порожнини.

ЗАЛОЗИ СТАТЕВІ (лат. *glandulae genitalia* грець. *pudendi*) – залози змішанго типу секркції, закладаються на 4-му тижні ембріогенезу із зародкового епітелію, розташованого з присереднього боку первинної нирки. Спочатку вони

індиферентні і мають вигляд валків (гонадні валки), розташованих між VI грудним та II крижовим сегментами. Краніальна частина валків поступово зникає і залишається лише їхня чверть, розташована на рівні IV поперекового – II крижового сементів. До шести тижнів утробного розвитку чоловічі і жіночі статеві залози розвиваються з одного недиференційованого зачатка, що складається з кіркової і мозкової речовини (кіркова речовина потім переходить у яєчник, а мозкова – у яєчко). Розвиток З. с. у обох статей на ранніх стадіях проходить однаково (індиферентна стадія): поверхня первинної нирки вкрита целомічним епітелієм (сплахнотом); на медіальних поверхнях первинних нирок відбувається потовщення целомічного епітелію, яке отримує назву статевих валків; у ділянку статевих валиків із ентодерми жовткового мішка мігрують первинні статеві клітини – гонобласти; надалі статеві валики значно розвиваються, починають виступати в порожнину тіла, відокремлюються від певинної нирки, набувають овальної форми і перетворюються в статеву залозу. У процесі розвитку З. с. целомічні клітини і гонобласти статевих валиків вростають у прилеглу мезехіму і утворюють в ній статеві тяжі (шнури), які залежно від статі перетворюються в змкнуті фолікули (у жіночої статі), або в трубки (у чоловічої статі), де і знаходяться первинні статеві клітини, з яких у подальшому будуть утворюватися гамети і клітини целомічного епітелію, з яких будуть формуватися фоліклярні інтерстиціальні клітини яєчника та клтини Лейдіґа і клітини Сертолі яєчка.

ЗАЛОЗИ СТАТЕВІ ЧОЛОВІЧІ (лат. *glandulae genitalia masculina, testes*) – яєчко, що продукує чоловічі статеві клітини та сттеві гормони. У статевій залозі розвиваються звивисті канальці, які вступають у зв’язок із канальцями мезонефроса і його протокою. Внаслідок цього

утворюються шляхи для введення сперми. Протока середньої нирки врешті-решт перетворюється в сім'явиносну протоку. Паранефральні протоки розсмоктуються. Зачатки статевих залоз спочатку роташовуються на рівні 4–5-го поперекових сегментів. Проте ні яєчники, ні яєчка не залшаються на тому місці, де вони почали фомуватися, а зміщуються в каудальному нпрямку. Цей процес називається опусканням статевих залоз. Від нижнього полюса яєчка відходить зв'язка, яка називається провіником яєчка. Вона проходить через пердню стінку живота і закінчується в мошонці, яка формується. Внаслідок того, що тулуб росте порівняно швидко, а мезонефрос і провідник яєчка редукуються (провідник при цьому вкорочується), яєчко зміщується в каудальному напрямку. На 3-му місяці воно розташоване в ділянці таза, на 7-му мсяці підходить до внутрішнього отвору павинного каналу. У процесі опускання яєчка очеревина утворює випинання у вигляді подвійної складки, яка називається піхввим відростком, *processus vaginalis peritonei*. Відросток проходить через черевну стінку, розсуває м'язи і фасції, внаслідок чого утворюється пахвинний канал. Нарешті піховий відросток виростає в мошонку. На 7–8-му мсяці ембріонального розвитку яєчко розтшовується позаду піхвового відростка очревини і проходить через пахвинний канал. Опустившись у мошонку, воно оточується з усіх боків очеревиною піхвового відростка. У процесі опускання змінює своє положення і сім'явиносна протока, яка оточується шрами передньої черевної стінки, внаслідок чого утворюється сім'яний канатик. Після народження верхній відділ піхвового відротка заростає, і серозна порожнина навколо яєчка відокремлюється від порожнини очревини.

ЗАЛОЗИ ТРУБЧАСТІ (лат. *glandulae tubulosae*) – екзокринні залози, кінцеві скреторні відділи яких мають форму трубочок.

ЗАПЛІДНЕННЯ (лат. *fertilisatio*) – це злиття жіночої і чоловічої статевих клітин. У результаті утворюється новий одноклітиний організм – зигота.

ЗАРОДКОВИЙ ВУЗЛИК (лат. *nodulus embryonalis*) – група клітин ембріобласта, розташована на одному з полюсів бластоцисти у вигляді вузлика.

ЗАРОДКОВІ ЛИСТКИ (лат. *strata germinalia*) – ембріональні джерела розвитку зародків тканин та органів: 1) зовнішній листок – ектодерма; 2) середній – мезодерма; 3) внутрішній – ентодерма.

ЗАРОДКОВІ ОБОЛОНКИ (лат. *conchas germinalia*) утворюються не при дозріванні яйцеклітини, а під час зародкового розвитку з клітин зародка. До зародкових оболонок відносяться амніон (водна оболонка), хоріон і алантоїс. Амніон формується бічними складками позазародкової ектодерми і зовнішнього листка бічних пластинок, які піднімають і змикаються над зародком або шляхом утворення порожнини серед зародкових клітин, поступово перетворюються в навколиш-ню зародкову оболонку. Амніон заповнений рідиною і оберігає зародок від висихання, захищає його від зіткнення з іншими оболонками, іноді дуже щільними і від механічних пошкоджень. Зовнішня стінка амніотичних складок утворює хоріон. У ссавців і людини він безпосередньо контактує зі стінкою матки, Хоріон забезпечує обмін речовин між організмом матері та плодом і закладається на ранній стадії розвитку, коли зародок ще представлений бульбашкою (бластоцисти), що складається зі скупчення дрібних клітин –

ембріобласта, оточеного шаром більш великих клітин – трофобластом

ЗАРОДОВИЙ ЩИТОК (лат. *discus embryonicus*) – або ембріональний диск, клітини ембріона, з яких надалі формується власне тіло зародка. **Зиготена** (гр. *zygoo* – з'єднання) – стадія ниток, що зливаються. Гомологічні хромосоми кон'югують, і всі гомологи об'єднуються у біваленти. Гомологи розпізнають один одного завдяки наявності в їхніх ДНК специфічних для кожної пари гомологів ділянок ДНК. **Пахитена** (гр. *pachy*s – товстий) – стадія товстих ниток. Хромосоми потовщуються внаслідок спіралізації. Основна подія цієї стадії – кросинговер – обмін ділянками гомологічних хромосом. Електронна мікроскопія виявляє між кон'югатами в місцях їх щільного прилягання наявність білкових структур складної будови. Їх називають синаптонемальними комплексами, вважається, що саме вони забезпечують кросинговер.**Диплотена** (лат. *diplotene*) – стадія подвійних ниток – починається відштовхуванням гомологів і появою чітких хіазм (структура схожа на грецьку букву «хі» – Х). Стає видно, що кожен гомолог складається з двох хроматид. У складі біваленту чітко розрізняються 4 хроматиди. Такий бівалент називають тетрадою. Синаптонемальні комплекси зберігаються лише у місцях хіазм, тут триває кросинговер. У хроматидах з'являються ділянки розкручування, де синтезується РНК. Диплотена – найбільш тривала стадія профази I (у людини – від 10-12 до 50 років). У цей період відбувається комплементарний синтез м–РНК, що сильно відрізняє мейоз від мітозу, де синтез м–РНК припиняється на початку профази. Цю стадію ще називають стадією «лампових щіток». Хромосоми розпушуються і утворюють петлі, які своїм виглядом нагадують колишні лампові щітки. В цей час клітина росте і

накопичує запаси хімічних компонентів апарату трансляції, необхідні для ранніх стадій розвитку зародка. **Діакінез** (лат. *diakinesis*) – стадія відокремлювання подвійних ниток. Біваленти стають більш компактними і містять лише по дві термінальні хіазми. Руйнується ядерна мембрана, зникає ядерце, формується мітотичне веретено. Ця стадія є перехідною до метафази I, коли біваленти розташуються в екваторіальній площині клітини. Анафаза I, як і під час мітозу, супроводжується розходженням хромосом до полюсів клітини. Але на відміну від мітозу до полюсів розходяться не сестринські хроматиди, а гомологічні хромосоми, які складаються з сестринських хроматид. Це призводить до того, що по різних клітинах розходяться алельні гени, розташовані у різних гомологах. Розподіл же ж гомологів по клітинах є зовсім випадковим. Редукції числа хромосом ще не відбулося, тому що кожен з наборів містить по 2n число хроматид. Але відбулась редукція генетичної різнорідності, тому що тепер у кожному з хромосомних наборів відсутні алельні гени. Після телофази I може спостерігатись коротка інтерфаза без S–періоду (без редуплікації ДНК), і клітини починають наступний поділ, який не відрізняється від класичного мітозу: парні сестринські хроматиди проходять профазу і метафазу, в анафазі вони роз’єднуються і потім розходяться до дочірніх клітин, які містять вже по гаплоїдному набору хромосом. Таким чином, мейоз є редукційним поділом: перший поділ є редукційним у загальногенетичному аспекті (втрачається генетична різнорідність), а другий – у морфологічному (вдвічі зменшується хромосомний набір). Після двох послідовних поділів з однієї диплоїдної клітини утворюється чотири гаплоїдних, кожна з яких відрізняється за своєю генетичною конституцією.

ЗАРОДОК (лат. *embryon* – ембріон) – розрізняють: в ембріології – організм, що розвивається з яйцеклітини в період ембрінального зародкового періоду, поки він знходиться в тілі матері, у шкаралупі або в яйцвій оболонці, тобто до моменту народження або вилуплення з яйця; в акушерстві – оргнізм людини протягом перших восьми тижнів утробного розвитку; у ботаніці – зародок, що розміщений у зрілому насінні й розвивається в рослині після його проростання.

ЗАЧАТОК (лат. *primordium*) – комплекс малодиференційованих ембріональних клтин у складі тіла зародка, що дає в ході пдальшого розвитку початок певної тканини або органа.

ЗАЧАТОК ПРЕЗУМПТИВНИЙ (лат. *primordium praesumptio* – припущення) – длянка бластодерми або зародкового листка, що потрапляє в ході подальшого розвитку до складу певного зачатка.

ЗАЧАТОК СЕЧОВИЙ (лат. *primordium urinariae*) – виникає з вольфової протки первинної нирки протягом п'ятого тиня утробного життя, проникає в мезенхіму на нефрогенному хребті (який відомий як метанефрична бластема), де починає дифренціюватися в паренхіму нирки. Більшість нефронів виникає в середині другого тримстру, а повна їх диференціація настає на 36-му тижні ембріогенезу. Сечовий зачаток зазнає приблизно 15 генерацій дроблення й завешується утворенням на периферії збиральної системи – сечового міхура. Сечовід ембріона починає свій розвиток як тверда пуповинна тканина, яка видовжується і утворює канал протягом свого розвитку. Периферична до счовода сечостатева пазуха перетворюється в сечовий міхур і уретру на 10-му і 12-му тижні ембріогенезу відповідно.

ЗВ'ЯЗКА ЯЄЧКА (лат. *gubernaculum testis*) – зв'язка, яка з очеревини поширється від каудального кінця зачатка яєчка до передньої черевної зв'язки. До кінця пешої половини ембріогенезу вже диференцйовані статеві залози (яєчко і яєчник) почнають опускатися, залишаючись при цьому за очеревиною. Цей процес має статеві вімінності. Яєчко залишає черевну порожнину і мігрує в мошонку. Міграція статевих залоз пов'язана з особливою статево-пахвинною зв'язкою (lig. genitoinguinale), яка містить гладеньку м'язову тканину та еластичні влокна.

ЗВ'ЯЗКАПЕЧІНКОВО-ШЛУНКОВА (лат. *ligamentum hepatogastrica*) – частина черевної брижі, що розташована між печікою і шлунком, зберігається у вигляді малого чепця (вентральний мезогастрій), а ділянка між печінкою і вентральною стінкою тіла хоча значною мірою і редукується, але зберігається у вигляді серпоподібної зв'язки печінки (*ligamentum falciformis*).

ЗВ'ЯЗКИ КІСТКОВІ (лат. *ligamenta ossei*) – формуються з клітин, що залишаются між двома хрящовими кістками. Маси таких клітин можуть перетворитися у волокниті тканини, які зв'язують обидва кінці кістки в синдесмоз (наприклад, синдесмоз між рбрами й грудниною).

ЗИГОТА (гр. *zygote* – поєднана в пару) – диплоїдна клітина містить повний подвійний набір хромосом, що утворюється в результаті запліднення (злиття яйцеклітини і сперматзоїда). Зигота є тотипотентна (тобто, здатна диференціюватися у будь-яку іншу клітину). У людини перший мітотичний поділ зиготи відбувається приблизно через 30 годин піля запліднення, що зумовлено складними процесами підготовки до першого акту дрблення. Клітини, що утворилися в результаті дроблення зиготи, називають бластомерами. Перші поділи зиготи називають

“дробленнми”, тому що клітина подрібнюється: дочірні клітини після кожного поділу стають все дрінішими, а між поділами відсутня стадія клітиного росту.

ЗУБИ (лат. *dentes*) – найтвердіші утвори в організмі хребетних. Розташовані в зубних комірках коміркових відростків верхньої та нижньої щелеп. У дітей є 20 так званих молочних З., які надалі заміщуються постіними. Постійні корінні З. виростають слідом за молочними корінними зубами. За формою коронки зуби поділяють на різці, ікла, малі та великі кутні. З. формуються на 7-му тижні ембріогенезу з ектодерми і мезенхіми. З потовщення ектодерми на поверхні верхньої нижньощелепних відростків формуються птовщення у вигляді дуги (підкови), названої зубною пластинкою, яка вростає в прилеглу мезенхіму. На зовнішній поверхні цих платинок, у певних ділянках (по десять зверху і знизу), відбувається інтенсивне розмноження епітеліальних клітин і формуються кобоподібне випинання – емалеві органи, які дають початок емалі молочних З. Мезенхіма вростає в емалеві органи, утворює зубні ссочки (розвиваються в дентин і пульпу зуба). Навколо емалевого органа і зубного сосочка з мезенхіми формується зубний мішечок, з якого розвивається цемент кореня і перідонт.

І

ІДІОБЛАСТИ (гр. *idios* – особливий, свєрідний, *blastos* – зародок) – поодинокі клітини, які трапляються в будь-якій тканині і вірізняються від клітин цієї тканини розмірами, формою, функціями або внутрішнім вмістом (напр., клітини з кристалами оксалату кальцію або опорні клітини з товстою стінкою в парехімі листа – склероїди).

ІДІОПЛАЗМА (гр. *idios* – особливий, *plasma* – утворення; син.: зародкова плама) – активний, формоутворюючий

елемент клітини, на відміну від трофабо морфоплами. У сучасних умовах під ідіоплазмою розумють суму усіх елементів клітини, які ідентично репродукуються і виконують генетичну фунцію. У тварин складається з геному і плазмну, а в рослин – плазмон ще підрозділяється на цитоплазмон та пластом.

ІДІОСОМА (лат. *idiosoma*; гр. *idios* – осбливий, *soma* – тіло) – частина цитоплазми сперматиди, в якій містяться центросома і комплекс Гольджі.

ІДІОХРОМАТИН (гр. *idios* – власний, особливий, *chroma*, *chromatos* – забарвлний; син.: статевий хроматин, ідіохромосми) – частина ядерного хроматину з генративною або репродукційною функцією, на відміну від трофохроматину, який має мтаболічну, вегетативну або трофічну властвість.

ІЗОГАМІЯ (гр. *isos* – однаковий, *gamos* – шлюб, одруження) – під цим терміном рзуміють: 1) запліднення шляхом злиття онакових за зовнішніми ознаками клітин; 2) чоловічі і жіночі гамети передають однакові генотипові комбінації. Якщо зовнішні ознки відмінностей чоловічих і жіночих статвих клітин відсутні, то їх позначають як плюс та мінус гамети, або плюс і мінус стать. Вони завжди біполярні, тобто орієнтовані в чоловчому і жіночому напрямках.

ІЗОГЕННИЙ (гр. *isos* – рівний, однаквий, подібний, *genesis* – походження, нардження) – об'єкти спільного походження з ембріональних зачатків (наприклад, сечова і статева системи походять із мезодерми).

ІЗОФЕНОГАМІЯ (гр. *isos* – однаковий, *phaino* – являю, *gamos* – шлюб) – більш часте спарювання між собою особин з одновим, або дуже подібним фенотипом, ніж слід було очікувати при чистому випадковому спарюванні.

ІЛЕОЦЕКАЛЬНИЙ ВІДДІЛ АБО КЛУБОВО-СЛІПОКИШКОВИЙ ВІДДІЛ КИШКИ. Вони поділяють його на чотири частини: передампулярне звуження, ампулу клубової кишки, ілеоцекальну заслінку та сліпу кишку з червеподібним відростком. Формування клубово-сліпокишкового відділу відбувається внаслідок складних та послідовних перетворень первинної кишкової трубки – викривленнями, зміною форми сліпої кишки та утворенням клубово-сліпокишкового клапана (заслінка Бодгіна). У період ембріогенезу ілеоцекального відділу спостерігаються два процеси. Перший з них характеризується поступовим загостренням кута між клубовою і сліпою кишками та інвагінацією клубової кишки в товсту. Для другого процесу головною особливістю є ріст сліпої кишки, що призводить до збільшення лінії стикання між її медіальною стінкою та латеральною стінкою кінцевого відділу клубової кишки. Сліпокишкова брунька повертається в черевну порожнину останньою, розміщуючись в її правому верхньому квадранті. В зв’язку з ростом висхідної ободової кишки, яка поступово опиняється в правобічній ділянці черевної порожнини, сліпокишкова брунька опускається в праву клубову ямку. Її дистальний кінець утворює червоподібний відросток. Оскільки розвиток червоподібного відростка відбувається одночасно з опусканням сліпої кишки, він може опинятися ретроцекально та ретроперитонеально. Основна функція ілеоцекального клапана відповідає його назві. Він пропускає химус з клубової кишки (останній відділ тонкої кишки) в сліпу кишку (перший відділ товстої кишки), при цьому не допускаючи попадання обсіменіння бактеріями вмісту товстої кишки в тонку. Розкриття ілеоцекального клапана відбувається рефлекторно: перистальтическая

хвиля клубової кишки підвищує тиск в ній і розслабляє ілеоцекальний клапан. Підвищення тиску в сліпій кишці збільшує тонус ілеоцекального клапана і гальмує надходження в сліпу кишку вмісту клубової кишки.

ІЛЕОЦЕКАЛЬНИЙ КУТ формується кінцевою частиною клубової і сліпої кишки. На цьому стику всі частини тонкої кишки безперервно переходять в товсту. Особливістю будови ілеоцекального кута є наявність заслінки – клапана, що представляє кінцеву частину клубової кишки, вставлену на глибину 1-2 см в сліпу. Це з'єднання найчастіше здійснюється в медіальній стінці, рідше – в задній або передній стінці сліпої кишки. Від отвори – ostium ileocecale в порожнині сліпої кишки розходяться дві складки (plicae superior et inferior), утворені слизовою оболонкою, підслизовим шаром і м'язової оболонкою.На стику верхньої і нижньої складок відходять латеральна і медіальна вуздечки (frenula mediale et laterale). Між складками формується щелевидное отвір висотою 1-3 см і шириною 3-4 см. Таким чином, дві губи і дві вуздечки і складають двостулковий клапан (valvula ileocecalis) (рис. 247). Вільне розташування складок не заважає проходженню харчової кашки в сліпу кишку і перешкоджає поверненню калових мас з сліпої кишки в клубову. Тільки у випадках непрохідності товстої кишки, коли розвивається значний тиск і розтягнення сліпої кишки, можлива недостатність клапана і виходження калових мас через зіяющее отвір в тонку кишку.

ІММІГРАЦІЯ (лат. *immigratio*, лат. *im* – всередині, *migratio* – переселення; син.: вселення) – переміщення клітин, які вселюються між екті ентодермою і утворюють мзодерму; вселення окремих клітин всередну зародка і розміщення їх під поверхневим шаром. Може бути мультта

уніполярною. Спочатку шар клітин із поверхні первинної ектодерми переміщається до каудального (заднього) кінця зародка і зародковий диск набуває овальної форми. Потім проходить міграція клітин з країв зародкового диска в напрямку до середньої лінії, де утворюється витягнуте скупчення клітин – первинна смужка. На кінці первинної смужки, ближче до краніального кінця зародка, утворюється округле ущільнення клітин – первинний вузлик. Результатом утворення первинної смужки і первинного вузлика є білатеральна симетрія зародка. Міграція клітин з первиної смужки між екті ентодермою по обидва боки від первинної смужки у напрямі до біних сторін зародка призводить до утворення мезодерми зародка.

ІММІГРАЦІЯ МУЛЬТИПОЛЯРНА (лат. *multum* – багато, *polus* – земна та нбесна вісь) – процес активного переміщення окремих клітин або груп клітин у бластоцель із різних ділянок бластодерми, включаючи анімальний і вегетативний полюси. При цьму клітини, що вселяються в бластоцель і осдають на внутрішній поверхні бластодерми, утворюють внутрішній шар клітин – ентдерму, а бластодерма перетворюється на етодерму.

ІММІГРАЦІЯ УНІПОЛЯРНА (лат. *unus*, *uni* – один, *polus* – земна і небесна вісь) – процес активного переміщення клтин (окремих або цілих груп) із бластодерми в бластоцель лише з вегетативного полюса бластули. При цьому клітини, які вселилися в бластоцель на внутрішній поверхні блатодерми, утворюють внутрішній шар клітин (ентодерма), а бластодерма перетворюється на ектодерму.

ІМПЛАНТАЦІЯ ЦЕНТРАЛЬНА (лат. *implantatio*, *im* – в, *planto* – саджати; *centrum* – центр) – вид імплантації в деяких тварин, при якому зародок не занурюється в слизову

оболонку матки, а його трофобласт лише прилягає до поверхні слизової оболоки матки.

ІМПЛАНТАЦІЯ (лат. *implantatio*, *im* – в, *planto* – саджати) – закріплення зародка (бластоцисти) ссавців у слизовій оболонці матки. Початковий етап після прищепленя тканин і органів або ж зумисне уведення в тканини організму сторонніх тіл. Після імлантації відбувається розростання трофбласта і формування з нього хоріона, що дає відростки (ворсини) вглиб функціонального шару ендометрія матки.

ІМПЛАНТАЦІЯ ЕКСЦЕНТРИЧНА (лат. *ex* – поза, *centrum* – центр) – вид імлантації в деяких тварин, при якій зародок не занурюється в слизову оболонку матки, а розташовується на периферії порожнини матки між двома складками ендометрія.

ІМПЛАНТАЦІЯ ІНТЕРГЛАНДУЛЯРНА (лат. *inter* – між, *glandula* – залоза) – процес прикріплення людського зродка (бластоцисти) упродовж 7–8 діб після овуляції або 6–7 діб після запліднення до слзової оболонки матки.

ІМПЛАНТАЦІЯ ІНТЕРСТИЦІЙНА (лат. *interstitium* – відстань, проміжок, інтевал, *im* – в, *planto* – саджати; лат. *intra* – всередині, *mur* – стіна) – процес занурення зародка людини з усіма його екстраембрінальними частинами у слизову оболонку стіки матки через імплантаційний отвір (дефект) з подальшим його закриттям імплантаційним коагулятом.

ІМУНІТЕТ КЛІТИННИЙ (лат. *immunitas celluralis*) – імунітет, зумовлений активністю певних клітин (Т-лімфоцитів, мкрофагів тощо). Цілком розділити клітинний і гуморальний імунітети неможливо: в ініціації утворення антитіл беруть участь клітини, а в деяких реакціях клітинного імунітету важливу сполучну функцію виконують антитіла.

ІМУНІТЕТ ГУМОРАЛЬНИЙ (лат. *immunitas humoralis*) – імунітет, зумовлений наявністю певних речовин (антитіл) у внтрішньому середовищі організму у відповідь на появу антигенів. Гуморальні фактори пртиінфекційного захисту людини являють сбою різні білки, розчинені в крові і рідинах організму. Вони можуть самі мати антимікроні властивості чи здатні активувати гуморалні і клітинні механізми проти інфекційного імунітету. До неспецифічних гуморальних факторів імунітету відносяться: 1) циркулючі в крові інтерферони – вони підвищують стійкість клітин до дії вірусів, перешкоджають їх розмноженню в клітинах; 2) реактивний блок крові утворює комплекси зі збудниками інфекції, викликаючи тим самим активізацію системи комплементу, а також окремих клтин імунної системи (фагоцити та ін.); 3) білки системи комплементу – звичайно неактивні, але здобувають імунологічну активність під впливом інших факторів імунітету; 4) лізцим – фермент, що розчиняє клітинні стінки інфекційних мікроорганізмів; 5) трансфрин – білок, що перешкоджає розмноженню мікроорганізмів. До специфічних факторів І. г. відносяться білки, що виділяються клітинами імунної системи при специфічній її активації (інтерлейкіни, специфічні антитіла різних клсів та ін.).

ІМУНІТЕТ (лат. *immunitas* – звільнення від будь-чого) – прояв захисних реакцій оганізму проти генетично чужорідних речовин (антигенів), спрямованих на збереження стлості внутрішнього середовища. Якщо антгенами є мікроорганізми або токсини, ровивається інфекційний або антитоксичний імунітет; при пересадці чужорідних клітин, тканин і органів – трансплантаційний імнітет; у відповідь на виникнення пухлин – протипухлинний імунітет; розрізняють також гуморальний

та клітинний імунітети. Найчатіше поняття «імунітет» означає несприйняливість до збудників інфекційних хвороб.

ІНВАГІНАЦІЯ КИШЕЧНИКУ (лат. *invaginatio intestinales*) – виділяється в окрму нозоформу непрохідності кишечнику, причиною якого є інвагінація однієї частини кишечнику в просвіт іншого. Цей варіант кикової непрохідності трапляються переважно у дітей грудного віку (85–90 %), особливо чато в період з 4 до 9 міс. У дітей старше 1 року інвагінація спостерігається рідко і в більшості випадків буває пов’язана з органічною прирдою (дивертикул клубової кишки, гіперплазія лімфоїдної тканини, поліп, злоякісне новоуворення тощо).

ІНВАГІНАЦІЯ (лат. *invaginatio*) – вп'ячування, як один із способів утворення зачатків органів ембріона–нервової трубки, наприклад. ІНВАЗІЯ (invasio) – використання, наприклад, – фаза імплантації, що полягає у вростанні бластоцисти в слизову оболонку матки.

ІНВАГІНАЦІЯ (лат. *invaginatio*, *i*в, *vagina* – вагіна, оболонка) – в ембріолгії один із способів гаструляції, що полягає у вростанні шару клітин вегетативної частини бластули в анімальну, у результаті чого утврюється екті ентодерма (див. також *Ямка інвагінаційна*).

ІНВАЗІЯ (лат. *invasio* – напад, вторгнення, захоплення силою, присипання) – процес проникнення, який здійснюється під впливом протеолітичних ферментів, що виділяються бластулою. Ферменти розчиняють функціональний шар ендометрія матки, і зародок знурюється в його товщу, а дефект ендометрія над зародком заростає. Функціональний шар ендометрія товщає, залози наповнюються скретом, у клітинах строми збільшується

вміст глікогену. Утворюються децидуальні клітини вагітності.

ІНВОЛЮЦІЯ (лат. *involutio* – вигин, завитка, згортання) – 1) редукція або втрата в еволюції окремих органів, спрощення їх будови і функцій; 2) зворотний розвиток оргнів, тканин, клітин (наприклад, інволюція маки після пологів); 3) атрофія органів при патлогії та старіння; 4) утворення плейоморфних клітин мікроорганізмів; 5) вивертання клітиного шару при інвагінації або вселення клітин при міграції з поверхні зародка досередини, інколи використовується як синонім інвагінції.

ІНГІБІНИ (лат. *inhibitio* – пригнічення, лат. *inhibere* – стримувати, зупиняти) – білогічно активні речовини, синтез яких зкодований у Y-хромосомі. Визначають дифренціацію статевих зачатків, гіпофіза і епіфіза за чоловічим типом. Інгібіни, що починають продукуватися індиферентною статевою злозою на 6-му тижні ембріогенезу, викликють редукцію парамезонефральної протоки. Інгібіни, які продукуються на 5-му місяці емріогенезу, сповільнюють проліферацію гонцитів і блокують процеси сперматогенезу аж до настання статевої зрілості.

ІНГІБІТОР (лат. *inhibere* – стримувати, зпиняти + *inhibitio* – пригнічення) – природна або синтетична речовина, що пригнічує активність ферментів (або повністю блокує їх діяльність), у результаті чого нормальний омін речовин в організмі порушується. У більш широкому розумінні – це агент, який гальмує біологічний процес (наприклад, інгібітор роту рослин, тварин).

ІНДЕКС ДИВЕРГЕНЦІЇ (лат. *index* – пкажчик, список + *divergere* – розходження) – загальна мінливість даної ознаки. Вираховється математичним шляхом для кількісної

характеристики мінливості ознаки в межах виду і служить для його діагностики.

ІНДИВІД (лат. *individuum* – неподільне; син.: індивідуум) – 1) окремий організм тварини або рослини, який існує самостійно; 2) окрема людина, особа.

ІНДИВІДУАЦІЯ (лат. *individuum* – окрмий) – процес, за допомогою якого організтор впливає на тип диференціації, внаслідок чого виникає організована структура – пвний (цілий) ембріон або його частина (наприклад, окремий орган). Поняття І. охоплює три процеси: регіоналізацію, гістогенез та морфогенез.

ІНДИВІДУАЦІЯ ПОЛЯ (лат. *individum* – окремий) – ембріональне поле (центр організації), пов'язане з утворенням певного органа з характерною індивідуальною фомою.

ІНДИФЕРЕНТНИЙ (лат. *indifferens*, *indifferentis* – байдужий) – стадія розвитку гонад, коли морфологічно статева приналеність гонади не розпізнається (стадія ідентиних зачатків гонад).

ІНДУКЦІЯ ЕМБРІОНАЛЬНА (лат. *inductio embryonic*) – явище, при якому в процесі ембріогенезу один зачаток впливає на інший, визначаючи шлях його розвитку і сам піддається індукуючому впливу з боку першого зачатка. У результаті тканинного дференціювання ембріональних зачатків вникає все різноманіття тканин різних органів тіла. У післязародковому періоді процеси гітогенезу підрозділяють на три основних типи: первинна індукція – у тканинах, клітини яких не розмножуються (наприклад, нервова ткнина); вторинна індукція – у тканинах, ромноження клітин яких зв'язано головним чном із ростом органа (наприклад, паренхіма залоз травлення, нирок); індуктор взаємодії між клітинами – у тканинах

характеризується постійним відновленням клітин (наприклад, кровотворна тканина, багатошаровий покривний епітелій).

ІНДУКЦІЯ (лат. *inductio* – збудження, наведення) – взаємодія між частинами зродка в багатьох безхребетних і усіх хордвих, у процесі якої одна частина – індуктор, контактуючи з іншою частиною – реагучою системою, визначає напрямок розвитку останньої. Структури, що виникли внаслідок індукції, називаються індуктами. Індукт – це модифікація, що вкладається в рамки норми реалізації. Процес синтезу індуктів контролється генами. У широкому розумінні терміни "індукція" та "індуктори" використовують для позначення більш чисельного кола явищ і гворять про І. диференціювання органів і ткнин тварин і рослин гормонами, факторами навколишнього середовища (світло, темпертура тощо), називаючи ці внутрішні і зовнішні фактори індукторами.

ІНЖЕНЕРІЯ КЛІТИННА – метод конструювання клітин нового типу на основі їх культивації, гібридизації та реконструкції. У вузькому значенні – злиття протопластів.

ІНТЕГРАЦІЯ (лат. *integratio* – об'єднання) – доцільне об'єднання і коодинація дій різних частин цілісної системи. І. живих систем відбувається на різних рівнях їх організації – молекулярному, клітинному, організменному. Найбільш відома І. процесів онтогенезу – ембріональна індукція.

ІНТЕГРИНИ (лат. *integrinae* – об'єднуюче)– поверхневі клітинні рецептори, що взаємодіють із позаклітинним матриксом та передають різні міжклітинні сигнали. Від них залежить форма клітини, її рухливість, вони беруть участь у ргулюванні клітинного циклу. Складають велику родину молекул, які опосередковують адгезію між клітинами і клітин до екстрацелюлярнго матриксу в імунній та

запальній реакціях. Містять великий α-ланцюг, який нековалентно зв'язаний із меншим β-ланцюгом.

ІНТЕРКІНЕЗ (лат. *inter* – між, гр. *kinesis* – рух) – період між першим і другим поділами мейозу. На відмінність від інтерфази, у цей період не реплікується ДНК і не подвоюється матеріал хромосом.

ІНТЕРСТИЦІЙНІ КЛІТИНИ (лат. *interstícium* – проміжний) – загальна назва клітин, які займають у організмі проміжне становище (наприклад, інтерстиційні гландлоцити, або клітини Лейдіга в яєчку, які вробляють чоловічі статеві гормони). Клітини здатні переміщатися між диференційованими клітинами екті ентодерми, а також мігрвати з одного шару в інший, утворюючи різні типи диференційованих клітин, у тому числі і статевих.

ІНТЕРФАЗА (лат. *inter* – між, + *phasis* – поява) – частина клітинного циклу між двма послідовними мітозами в клітинах, які діляться. У клітинах, які втратили здатність до поділу (наприклад нейроцитах),– період від останнього мітозу до смерті клітини. До І. також належить тимчасовий вихід клітини з циклу. В І. відбуваються синтетичні процеси, які пов'язані як із підготовкою клітин до подлу, так і процеси, які забезпечують дифереціацію клітин і виконання ними специфічних тканинних функцій. Тривалість І. становить приблизно 90% усього клітинного циклу. Гловною відмінністю ядра в І. є деспіралізовний стан хроматину.

ІНТРАМУРАЛЬНИЙ (лат. *intramuralis*, лат. *intra* – всередині, + *murus* – стінка; син.: інтерстиційний) – термін, що означає той, який міститься в стінці порожнистого органа або порожнини (наприклад, інтрамуральна або інтерстиційна імплантація).

ІНТРАМУРАЛЬНИЙ АПАРАТ. У 1,5-тижневих зародків проявляються зачатки гангліїв м'язового кишкового

сплетення, які представлені окремими клітинами і невеликими групами нейробластів. Останні розташовані однотипно ззовні від зачатка циркулярного шару м'язової оболонки в різних відділах травної трубки. Стінка кишкової трубки на всьому протязі представлена псевдодворядним епітелієм і підлеглою мезенхімою, клітини, якої контактуючи одна з одною, утворюють пухку мережу. Зачаток м'язової оболонки стінок травної системи представлений тонкими волокнами колового шару, ззовні від якого розташовуються клітини інтрамуральних гангліїв.

ІНФІЛЬТРАЦІЯ (лат. *infiltratio* – прникнення, насичення) – процес у тканинах, що має місце при запальних процесах. Рзом із форменими елементами в інфільтрації беруть участь і рідини, головним чином, із судин виходить кров'яна плазма. До просянення тканин рідинами, без домішки клітин, застосовують інші позначення: набряк, імббіція. І., як нормальний фізіологічний процес, має місце при диференціації деяких тканин і органів.

К

КАВІТАЦІЯ (лат. *cavitatio)* – утворення порожнини в центрі зародкового вузлика внаслідок накопичення рідини та переміщення клітин зародкового щитка.

КАВІТАЦІЯ (лат. *cavum* – порожнина) – процес утворення порожнини всередині клтинної маси в зародка людини на 6,5 добу піля запліднення внаслідок переміщення клітин зародкового щитка. Ця порожнина стає амнотичною.

КАНАЛ ВІДХІДНИКОВИЙ (лат. *canalis analis*) – кінцевий відділ кишечнику, розвиток якого пов'язаний із перетвореннми клоаки – сліпого мішка, куди відкривається каудальний відділ задньої кишки, статеві і сечові шляхи. У

клоаці формується фронтальна сечопрямокишкова перетинка, позаду якої розташовується зачаток прямої кишки, а вентрально розташована частина клоаки, яка з'єднується з ковбасоподібним розширенням – сечовим мішком (алонтоїсом), верхівка якого – сечова протока (urachus) тягнеться до пупкового кільця. З цього моменту пертинкою клоака поділяється на дві частини: счостатеву і задньопрохідну. Перетинка, у пдальшому, розсмоктуються і утворються два самостійних отвори: отвір заднього проходу або анус (веде в пряму кишку) та отвір сечстатевої системи.

КАНАЛ КУПФЕРА (лат. *canalis Kupffer*) – виріст протоки первинної нирки (вольфова протока), з якого в процесі ембріогенезу ровивається сечовід.

КАНАЛ МЮЛЛЕРА (лат. *ductus paramesonephricus*; син.: мюллерова протока, парамезонефральна протока) – протока, яка з'єднує лійку і каналець пронефроса з порожниною клоаки в зародків хребетних. У самок перетворюється в яйцепровід і його похідні, у самців – атрофується. Формується на 3-му тижні ембріогенезу: вздовж вольфового кналу утворюється клітинний тяж, який постпово відокремлюється і в ньому з'являється просвіт; це утворення отримує назву пармезонефральної протоки. У самців ссавців рештки К. М. перетворюються на чоловічу маточку – невелику дворогу порожнину, яка відкривається в сечостатевий канал.

КАНАЛ ПЕРЕДСЕРДНО-ШЛУНОЧКОВИЙ (лат. *canalis atrioventricularis*) – проксимальна серцева цибулина дає початок правому шлуночку. Тому кров тече від примтивного передсердя до лівого шлуночка, тоді до правого шлуночка. Немає ніякого прямого сполучення між передсердям і правим шлночком навіть після утворення бульбоветрикулярної петлі, тому канал повинен

перміститися вправо, щоб мати зв'язок із правим шлуночком на додаток до лівого шлуночка. Протягом цього переміщення проксимална цибулина розширюється і бульбовентркулярний край починає відступати. Вздуття мезенхімної тканини і ендокардіального вросту з'являються на межах К. п.-ш. Є чотри вирости: нижній і верхній (вентральний і дорсальний), лівий і правий. Наприкінці 6-го тижня розвитку верхній і нижній вироти зливаються і утворюють правий і лівий К. п.-ш. Ліве передсердя з'єднується з лівим шлуночком, а праве передсердя з'єднується з правим шлуночком.

КАНАЛ ХОРДАЛЬНИЙ (лат. *canalis chordalis*) – рудиментарний канал, залишки якого іноді трапляються в центральній чатині хребців (у ділянці колишньої локалізації хорди зародка).

КАНАТИК ПУПКОВИЙ (лат. *funiculus umbilicalis*; син.: пуповина) – позазародковий орган, який забезпечує зв'язок плода з плцентою. Розвивається в основному з мезехіми амніотичної ніжки і являє собою пружне сполучнотканинне утворення з судинами, а також із залишками жовткового стебельця і алантоїса. К. п. ззовні покритий амніотичним епітелієм. Містить дві пупкові артерії та одну вену, жовткову протоку, протоку алантоїса (урахус).

КАНАТИК СІМ'ЯНИЙ (лат. *funiculus spermaticus*) – комплекс органів і судин, який містить сім'явиносну протоку, підвішувалну зв'язку, судини, нерви, простягується від верхнього кінця яєчка, йде догори і через поверхневе пахвинне кільце потрапляє у павинний канал. Біля глибокого пахвинного кільця елементи К. с. розходяться. Утворюється тільки після опускання яєчка в мошонку з черевної порожнини.

КАПАЦИТАЦІЯ (лат. *capacitas* – зданість; син.: капаситація) – процес активції сперматозоїдів, набуття ними здатності до проникнення крізь яйцеву оболонку для запліднення яйцеклітини. Здійснюється в сттевих шляхах самки під впливом секретів, які виробляються стінками яйцеводів та матки.

КАПАЦИТАЦІЯ (лат. *capacitas* – здатність), придбання сперматозоїдами здатності до проникнення через яєчну оболонку в яйце. Процес активації сперматозоїдів у жіночих статевих шляхах відбувається під впливом слизового секрету залозистих клітин маткових труб, що полягає у видаленні антигенних рецепторів з поверхні сперматозоїдів.

КАПІЛЯРИ СУЦІЛЬНІ (лат. *vasa capillaria somatica*; син.: капіляри соматині) – різновид кровоносних капілярів із діметром просвіту до 10 мкм. Стінка утворена суцільним пластом нефенестрованого ендтелію, базальною мембраною і шаром перцитів; локалізуються в м'язах, шкірі, органах центральної нервової системи, легенях тощо.

КАПІЛЯРИ ФЕНЕСТРОВАНІ (лат. *fenestrated capillaria*; син.: капіляри вісцеральні, капіляри з отвором) – різновид кровононих капілярів, стінка яких побудована з фенстрованого ендотелію (ендотеліоцити містять наскрізні перфорації діаметром 30–50 нм) і суцільної базальної мембрани. Характерні для ендокринних залоз, клубочків нирок, слзової оболонки кишки, підшлункової залози тощо.

КАПІЛЯРИ (лат. *capillaries* – волосний) – найтонші судини (кровоносні, лімфтичні), що сполучають артеріоли з венулами, складаючи у комплексі з ними мікроциркулторне русло; через стінку капілярів, утворену шаром ендотелію, базальною мембраною і перицитами, здійснюється обмін речовин між

кров'ю (або лімфою) і тканинами; розрізнють суцільні (соматичні), фенестровані (вісцральні) та синусоїдні К.

КАПІЛЯРИ КРОВОНОСНІ (лат. *vasa capillaria*; син.: гемокапіляри) – найтонші сдини, кінцеві розгалуження судинної системи. Вони відходять від артеріол (найдрібніших складових артеріальної системи) по 10–20 від кожної артеріоли. Є інтегральною частною будь-яких тканин; вони утворюють шроку мережу взаємопов'язаних судин, тісно контактують із клітинними структурами, пстачають клітини необхідними речовинами і забирають продукти їх життєдіяльності. У так званому капілярному ложі К. з'єднуються один з одним, утворюючи збірні венули – найдрібніші складові венозної системи.

КАПІЛЯРИ СИНУСОЇДНІ (лат. *vasa capillaria sinusoidea*; анат. sinus – пазуха) – різновид кровоносних капілярів, що мають широкий просвіт (діаметр 30 мкм і більше); стінка утворена несуцільним шаром ендтеліоцитів (між останніми є чисельні щілини, у яких залягають макрофаги), несуцільною базальною мембраною і пучками ретикуляних волокон. Характерні для кровотворних органів, печінки тощо; завдяки повільному кровотоку і наявності несуцільної фенестрваної стінки забезпечують оптимальні умови для обміну речовин і клітинних елементів між кров'ю і тканинами.

КАРІОКІНЕЗ (гр. *karyon* – ядро + *kinesis* – рух; син.: мітоз) – поділ клітинного ядра.

КАРІОПІКНОЗ (гр. *karyon* – ядро + *pyknós* – щільний) – процес зморщування клітинного ядра клітин внаслідок розвитку дистрофічних змін; один з етапів некробіозу, що передує каріорексису і каріолізису. Ядро зменшується в об'ємі в результаті втрати води і забарвлюється основними барвниками ітенсивніше, ніж ядро нормально функціонучої

клітини (внаслідок відщеплення від нуклопротеїдів нуклеїнової кислоти, що зумовлює таке забарвлення).

КАРІОПЛАЗМА (гр. *karyo* – ядро + *plasma* – виліплене, оформлене. син.: – кріолімфа, ядерний сік, протоплазма клітиного ядра) – вміст клітинного ядра, в якому знаходяться хроматин, ядерця, а також різні внутрішньоядерні гранули; відмежована від навколишньої цитоплазми ядерною оболонкою – каріомембраною. Після екстракції хроматину хімічними агентами в К. зберігається внутрішньоядерний матрикс, який складється з білкових фібрил товщиною 2–3 нм, що утворюють ядерний каркас.

КАРІОРЕКСИС (гр. *karyo* – ядро + *rhexis* – розрив) – розпад клітинного ядра на частини; один із проміжних (після каріпікнозу і до каріолізису) етапів некробіозу, що передує загибелі клітини. Ядерна оболонка руйнується і нуклеїнові кислоти у вгляді окремих ділянок виявляються в цитплазмі.

КАРІОСОМИ (гр. *karyon* – ядро + *some* – тіло) – структурні компоненти ядра сустентцитів. У К. щільна маса хроматину, виявляється в ядрах клітин; складаються в основному з хромосом, які містять електроннощільні тілця ДНК, що прилягають з двох боків до РНмісткого ядерця.

КАРІОТИП (гр. *karyon* – ядро + *typos* – взірець, форма) – сукупність ознак хромсомного набору (кількість, розмір, форма хрмосом), які властиві даному виду. Каріотип використовується для видової характеристки (існує особливий розділ систематики –кріосистематика). Каріотипічний критерій є оним з найважливіших критеріїв виду, сутність якого полягає в тому, що всі особи даного виду характеризуються певним К. (кількість хромосом, їх розміри, морфологія, особлвості поздовжнього диференціювавння).

КАТАБОЛІЗМ (гр. *katabole* – скидання донизу, руйнування) – сукупність ферметативних реакцій обміну речовин у живому організмі (метаболізм), спрямованих на рощеплення складних органічних речовин – білків, нуклеїнових кислот, жирів, вуглеводів, які надходять із їжею або із запасів самого організму (протилежність – анаболізм). Катболічні процеси – клітинне дихання, гліколіз, бродіння – посідають центральне місце в оміні речовин.

КАТАГЕНЕЗ (гр. *kata* – префікс, що ознчає рух згори донизу + *genesis* – розвиток) – регресивна еволюція, яка пов'язана з переходом організмів до спрощеного екологічного середовища, і яка призводить до загального зниження їх морфофізіологічної організації, дезінтеграції і редукції деяких органів і ситем. Наприклад, регресивні зміни при перході до сидячого способу життя, паразитизму тощо. На відміну від катаморфозу підкреслює екологічні і генетичні аспекти регресивної еволюції, неможливість її трактування тільки морфологічними змінами.

КАУДАЛЬНИЙ (лат. *cauda* – хвіст; син.: задній) – хвостовий, або розміщений (будяка частина тіла) ближче до хвостового (тазового) кінця тіла.

КЕЙЛОН (гр. *chalao* – послаблювати) – фактор, який виробляється клітинами для інгбіції клітинного поділу. Гіпотеза регуляторнго контролю над клітинним поділом виникла при спостереженні за процесами дроблення яйцеклітин. Разом з тим, зменшення кількості бластомерів у клітинній популяції призводить до підвищення мітотичної активності.

КИШЕНІ ЗЯБРОВІ (лат. *sacculi branchiales*; син.: кишені Розенмюллерові, горлові кишені, зяброві мішки) – парні кшенеподібні вирости кишки зародка, що ровиваються з його прехордальної пластинки. У людини і ссавців

розрізняють п’ять пар К. з. З епітелію І зябрової кишені утворюється епителій слизової оболонки барабанної поронини та слухової труби, з ІІ зябрової кишені – епітелій мигдалевої ямки, з ІІ – V зябрових кишень – тимус і прищитоподібної залози, з V – ультимобранхіальне тільце (джерело розвитку кальцитоніноцитів – С-клітин щтоподібної залози). На внутрішніх бічних стінках глоткової кишки з’являються п’ять перших К. з., між якими розташовуються вісцеральні (зяброві) дуги: перша – щелепна, друга – під’язикова вісцеральні дуги; третя, четверта і п’ята – власне зяброві дуги. З щелепної дуги разом із прилеглими тканинами утворюються парні верхньощелепні і нижньощелепні віростки, які обмежують ротову бухту знизу і з боків. Її верхню межу становить лобовий віросток, який відходить від сформованої основи черепа. На 5–6-му тижні на лобному відротку з’являються нюхові ямки, майбутні ніздрі. Надалі лобовий відросток ділиться на сереинний і бічні носові відростки, з яких формються зовнішній ніс, перегородка носа і стінки носової порожнини. У той же час верхньощлепні відростки зближуються, зростаються з бічними носовими відростками, утворюючи верхню губу. На внутрішній поверхні верньощелепних відростків виникають валики, які ростуть назустріч один одному, утворючи піднебіння. З верхньощелепних відростків формуються верхні щелепи, з нижньощелених – нижня губа, нижня щелепа і дно прожнини рота. Ектодерма, що покриває краї верхны нижньощелепних відростків, дає початок зубам.

КИШЕЧНИК (лат. *intestitum*) – частина шлунково-кишкового тракту, яка закладється наприкінці 1-го місяця ембріогенезу нижче зачатка шлунка в середньому віддлі первинної кишки в сагітальній площині внаслідок вигину

кишкової (пупкової) петлі, на вершині якої розташовується жовткова стеблина. Верхня частина кишкової петлі (до стебла) називається верхнім (висхідним) колном, а нижня частина її (після стебла) нижнім (низхідним) коліном. У початковому відділі висхідного коліна формується невелике впинання – зачаток сліпої кишки. Згодом із низхідного коліна і частини висхідного коліна кишкової петлі (до зачатку сліпої кишки) фомується тонка кишка, печінка, жовчовивідні шляхи, підшлункова залоза. З іншої частини висхідного коліна, включаючи сліпокишкове випинання, формується товста кишка. При цьому зачаток сліпої кишки і червоподібнго відростка спочатку розташовується лівруч від серединної площини, потім, у зв'язку з поворотом кишкової петлі за годинниковою стрілкою, а також у результаті її перетворення і росту товстої кишки, відбувається поступове опускання сліпої кишки і червоподібного віростка в праву клубову ямку.

КИШКА ГЛОТКОВА (лат. *intestinum pharyngeal*) – сегмент травної первинної трубки, з якого формується задня частина прожнини рота, язик, слинні залози, піднебінні мигдалики, залози – похідні епітелію глоткових кишень (щитоподібна, прищитоподібні, вилочкова).

КИШКА ДВАНАДЦЯТИПАЛА (лат. duenadomen). Закладка ДПК відбувається протягом 5-го тижня внутрішньо-утробного розвитку. ДК розвивається з різних частин первинної кишки. араніальна її ділянка утворюється з кінцевого відрізка передньої кишки, а каудальна – з середньої або "пупкової петлі", зокрема, з її переднього коліна. Межею між передньою та середньою кишками вважається зачаток печінки. ДПК вже з моменту її закладки фіксована вентральною брижею, а згодом печінкою з допомогою печінково-дванадцятипалої зв'язки і загальною

жовчною протокою та дорсальною брижею і підшлунковою залозою. Оболонки ДПК закладається з мезенхіми на 5-му тижні ембріогенезу. В цей час диференціюються келихоподібні екзокріноцити, а 6-му тижні – ендокриноцити. На 6-8 тижні розвитку з мезенхіми утворюється власна пластинка слизової оболонки і підслизової основи, поява внутрішнього циркулярного шару м'язової оболонки. На 8-9 тижні появляє–ться зовнішній, поздовжній шари м'язової оболонки Уже наприкінці 6-го тижня розвитку точка впадання печінково–панкреатичної протоки у ДПК знаходиться на її дорсо–латеральній поверхні, в середині 7-го тижня – на дорсальній, а наприкінці 7-го тижня – на дорсо-медіальній. На початку 8-го тижня розвитку у ДПК можна розрізнити верхню, низхідну, горизонтальну частини. Наприкінці 8-го тижня – і висхідну частину. Між частинами органа спостерігається 3 випини: перший – спереду від головки підшлункової залози, опуклістю спрямований праворуч і вентрально, другий – позаду неї, опуклістю спрямований праворуч і дорсально, і третій – у місці переходу в порожню кишку. ДПК має дорсальні брижі по всій своїй довжині й вентральну – у верхній своїй частині. Одночасно з поворотом шлунка duodenum ухиляється вправо й прилягає до задньої стінки черевної порожнини. Права поверхня дорсальних брижів кишки зростається з парієтальною очеревиною. При цьому виявляються фіксованими до задньої стінки черевної порожнини як дванадцятипала кишка, так і сполучені в її брижах голівка й частина тіла підшлункової залози. Стінка ДК має особливу гістологічну будову слизової оболонки, що робить її епітелій стійкішим до агресивності як шлункової кислоти і пепсину, так і концентрованої жовчі і панкреатичних ферментів, ніж епітелій дистальніших

відділів тонкої кишки. Будова епітелію ДПК відрізняється також і від будови епітелію шлунку. Циркулярні складки (складки Керкрінга) слизової оболонки ДАК високі і густо розміщені одна біля одної.

КИШКА ЗАДНЯ (лат. *intestinum posterior*) – кінцева частина первинної кикової трубки, яка дає початок частині поперчної ободової кишки, низхідній ободовій, симоподібній та частині прямої кишки. Упродовж 2–3 місяців утробного розвитку задня кишка переміщується із серединної площини вліво і вгору попереду кишкової петлі, а вона сама здійснює поворот за годинниковою стрілкою (вправо) на 180°. У результаті такого обертаня зародок сліпої кишки зміщується в праве верхнє положення, а верхнє коліно кишкової петлі йде вниз позаду задньої кишки. Подалший ріст усіх відділів кишкової петлі призвдить до того, що в другій половині утробного розвитку зачаток сліпої кишки опускається вниз і управо в праву клубову ямку, кишкова петля повертається вправо ще на 90° (всього на 270°). Значне подовження низхідного кліна кишки призводить до формування чсельних петель тонкої кишки, які ще більше зміщують догори поперечну ободову (товсту) кишку. У результаті цього обертання висхідна ободова кишка, що утворюється з висхідного коліна, розташовується справа, прилягаючи до задньої стінки черевної порожнини, а пперечна ободова кишка займає поперечне положення. Між ними утворюється правий (печінковий) вигин ободової кишки. Внаслдок такого розташування висхідної і низхіної частин ободової кишки, очеревина, що вкриває поверхню, яка прилягає до задньої стінки черевної порожнини, резорбується, і вони виявляються вкритими очеревиною з трьох боків (мезоперитонеально). У цей же період верхній відділ

задньої кишки, що премістився вліво, утворює низхідну ободову кишку, що приростає до задньої стінки черевної порожнини і лівої її частини. Між поперчною ободовою кишкою і початковою частною задньої кишки (низхідна ободова кишка) утворюється лівий (селезінковий) вигин обдової кишки. Дорсальна брижа задньої кишки також приростає до задньої стінки черевної порожнини, за винятком тієї її частини, яка належить сигмоподібній кишці.

КИШКА КЛУБОВА. Клубова кишка є нижньою половиною тонкого кишечника. Це ділянка травного каналу із заключними етапами усмоктування деяких ди- і мономерів гидролизиро-ванної харчової маси, продовженням усмоктування солей і води, ділянка кругообігу жовчних кислот, кобаламина й інших речовин. Чіткої межі між порожньою й клубовою кишкою немає, а самі вони дуже схожі за зовнішнім виглядом. Вони лише трохи розрізняються за діаметром і деякими деталями будови стінки. Тому анатоми домовилися, що верхні 2/5 тонкої кишки – це jejunum, а нижні 3/5 – ileum. Порожня й клубова кишки підвішені до задньої черевної стінки зайнятої нею порожнини за допомогою брижі між двома листками якої йдуть до кишки судини й нерви. Ці відділи складаються в численні петлі, які займають серединне положення в черевній порожнині. Таке розміщення забезпечує оптимальний ступінь рухливості кишки, необхідний для просування її вмісту (перистальтики). Приблизно в 2% випадків на клубовій кишці на відстані близько одного метра від її кінця знаходять відросток – diverticulum Meckelii – залишок частини ембріональної жовчної протоки. Закінчується клубова кишка в заглибині крила правої клубової кістки, переходячи в товсту кишку. У клубовій кишці частіше, ніж в інших відділах тонкої кишки

зустрічаються згруповані лімфоїдні вузли – Пейєрові бляшки.. М'язова оболонка брижової частини тонкої кишки, як і ДПК, складена з двох шарів м'язів. Коловий шар розвинений краще, ніж поздовжній. Серозна оболонка вкриває порожню і клубову кишки з усіх сторін, залишаючи вільною лише вузеньку смужку на брижовому краї, де обидва листки брижі, підійшовши до стінки кишки, розходяться на одну і другу її сторони.

КИШКА ПЕРВИННА (лат. *intestinum archenteron*; гр. *arche* – початок + гр. *enteron* – кишка) – внутрішній шар гаструли. Виникає на 3-му тижні ембріонального ровитку, знаходиться під хордою, складається із зовнішнього (ектодермального) та внутрінього (ентодермального) шарів; із зовнішнім середовищем сполучається за допомогою бластопора. У цей же час передній та задній кінці зародка загинаються і починається пділ первинної кишки на передній, середній та задній відділи (кишки). Первинна кишка розвивається із зародкової, або кишкової ентодерми, що представляє на ранніх етапах розвитку «покрівного» жовткового пухирця. Під час формування тіла зародка (після 20-го дня внутрішньоутробного розвитку) і відмеування його від позазародкових елементів, кишкова ентодерма згортається в трубку (первинна кишка), що замкнута в передньому і задньому відділах і сполучається з жовтквим мішком. На 4-му тижні утробного життя первинна кишка, що розвивається з ентодеми, розташовується попереду хорди. Надалі з цієї ентодерми утворюються епітелій травної трубки (за винятком частини порожнини рота і ділянки задньопрохідного отвору), а також дрібні і великі травні залози (шлункові, кикові, печінка, підшлункова залоза). Решта шарів травної трубки (слизова оболонка, післизова основа, м'язова і сполучнотканинна

оболонки) диференціюється із спланхноплери (вісцероплеври) внутрішньої (медіальної) пластинки несегментованої частини мездерми, яка прилягає до первинної кишки. У головному і каудальному відділах ембріона первинна кишка закінчується сліпо. На пчатку 2-го місяця ембріогенезу на передньому та задньому кінцях зародка з'являються дві заглибини, з яких утворюються первинна ротова порожнина і клоака. На подальших етапах розвитку клоака поділяється на відхідникову і сечостатеву частини. На 2-му місяці розвитку зародка з первинної ротової поронини розвивається передня частина ротової порожнини, а з переднього відділу передньої кишки – задня частина ротової порожнни, слинні залози, щитоподібна залоза, язик та глотка. У цей же час виникає стравохід, а на місці майбутнього шлунка утворюється значне розширення передньої кишки. Трохи нижче (і позаду) від цього розширення, із средньої кишки з'являються випини – зачатки підшлункової залози та печінки. З середньої та задньої кишок розвиваються тонка і товста кишки. У ході подальшого розвитку первинна кишкова трубка отримує сполучення із звнішнім середовищем у верхньому і нижньму кінцях. У головному кінці відбувається пефорація глоткової перетинки, а в хвостовому кінці – перфорація перетинки клоаки, після чого шлунково-кишковий тракт отримує нскрізний просвіт.

КИШКА ПЕРЕДНЯ (лат. *intestitum preenteron*; лат. *pr*перед + гр. *enteron* – кишка) – сегмент травної трубки зародка в його головній частині. Вистелена багатшаровим епітелієм, служить зачатком ротвої порожнини, глотки, стравоходу, частини дванадцятипалої кишки, печінки та підшлукової залози.

КИШКА ПОРОЖНЯ (лат. *jejunum)*, яка становить 2/5 довжини брижової частини тонкої кишки, щільна і стовщена. У її слизовій оболонці є велика кількість колових складок. Порожня кишка – гладком'язовий порожнистий орган. У стінці порожньої кишки розташовуються два шари м'язової тканини: зовнішній поздовжній і внутрішній циркулярний. У порожній кишці поперечні складки низькі і розташовані рідше, ніж у дванадцятипалій. По всій довжині кишки дорослої людини їх нараховується 600-650. Вони надають зовнішнім контурам тіні перистого характеру, що являється характерною ознакою. Чим ближче клубова кишка підходить до товстої, тим збільшується кількість поздовжніх складок. Поздовжні складки утворюють жолобки для проходження їжі (а поперечні її затримують). У підслизовій оболонці залози відсутні По всій довжині в слизовій оболонці кишки є поодинокі лімфатичні вузлики.

КИШКА ПРЯМА (лат. *rectum*, гр. *proctos*) – розвивається від спинної частни задньої кишки або клоакальної западини, коли латерально вростаюча мезенхіма утврює уроректальну перегородку по сереинній лінії. Ця перегородка відокремлює К. п. і анальний дорсальний канал від сечового міхура і уретри. Клоакальна протока виникає як канал між двома частинами задньої кики. Уроректальна перегородка росте вниз і закриває цю протоку на 7-му тижні розвитку. Протягом цього часу черевна сечостатева частина відкривається назовні; дорсальна анальна мембранна частина відкривається пізніше. Задній прохід розвивається через злиття анальних горбиків і зовнішньої інвагнації, відомих як *proctodeum*, який заглиблється в напрямі до прямої кишки, але відкремлений від неї анальною мембраною. Ця відокремлююча мембрана повинна розпастися на 8-му тижні ембріогенезу.

КИШКА ПРЯМА. АНУС. На 2-му місяці пряма кишка виділяється з товстої кишки у зв'язку з виникненням у нижніх відділах тулуба зародка поперечної перегородки у клоаки. Зростаюча перегородка розділяє клоаку на сечостатеву (передню) і промежинна (задню) частини. Після прориву клоачної (анальної) мембрани і утворення задньопрохідного отвору пряма кишка відкривається назовні. У перші три тижні внутрішньоутробного розвитку кінцева кишка з'єднується з каналом первинної нирки, відкриваючись в одну загальну порожнину – клоаку. Наприкінці 4-го тижня розвитку клоака ділиться перегородкою з мезобласта на два відділи – передній і задній, цим самим утворюються дві трубки. Передня трубка переходить в аллантоїс, і з нього утворюються надалі сечоводи і сечовий міхур, а з задньої трубки формуються пряма кишка і анус. Пряма кишка межує ззаду з крижовою кісткою, спереду в жінок – з піхвою та надпіхвовою частиною матки, у чоловіків – з дном сечового міхура, сім'яними пухирцями й передміхуровою залозою. З боків у межах позаочеревинної частини пряму кишку оточує велика кількість жирової тканини, де між сім'яними пухирцями й сечовим міхуром проходять сечоводи.

КИШКА СЛІПА (лат. *intestinum caecum*) – перший відділ товстої кишки, який лежить нижче від місця впадіння тонкої кики в товсту, що формується із задньої кишки. З'являється у вигляді невеликого випинання на висхідному коліні кишкової петлі, поряд з її вершиною; формується на 6-му тижні розвтку і має вигляд розширення, розташованого на вільному кінці заднього краю "U-подібної" петлі. З появою розширення майбутньої К. с. на 5–6-му тижні в каудальному кінці ветрального вигину кишкової петлі відбувається поділ травної трубки на передню, середню і задню кишку. Після повороту кишкової петлі К. с. розміщується справа під

печінкою. Стінка кишки росте нерівномірно, її дистальний кнець відстає в рості і на 3-му місяці розвитку формується червоподібний відросток із невеликим просвітом.

КИШКА ТОВСТА. У зародків 6-го тижня розвитку (8,5-13,0 мм ТКД) простежуються подальші зміни топографоанатомічних взаємовідношень закладки кишечника. Краніальне коліно кишкової петлі збільшується у довжину та утворює 2-3 петлі, частина з яких розташовується у «фізіологічній пупковій грижі», а інша – в черевній порожнині. Наприкінці 6-го тижня добре видно закладки не тільки дванадцятипалої кишки, але й порожньої та клубової кишок, де вони межують з жовтковим стебельцем і розміщені переважно в правій половині черевної порожнини. Закладка товстої кишки значно менша, ніж тонкої кишки, розміщується переважно в лівій частині черевної порожнини

КИШКА ТОНКА (лат. *intestinum tenue*) – частина травної трубки, яка розміщена між шлунком і сліпою кишкою. Тонка кишка ровивається на 5-му тижні ембріогенезу людни з середнього відділу травного тракту – із первинної кишкової трубки. У ембріонів на 4–5-му тижні активний розвиток ентодемального епітелію призводить до облітерації просвіту тонкої кишки. Реканалізація просвіту починається у верхньому відділі дванадцтипалої кишки у 7-тижневих ембріонів у рзультаті загибелі клітин, при цьому утворення епітеліальних перемичок характерне лише для дванадцятипалої кишки. Епітелій ворснок, крипт і дуоденальні залози тонкої кишки утворюються з кишкової ентодерми. На пеших етапах диференціювання епітелій однрядний кубічний, потім він стає дворядним призматичним, і, нарешті, на 7–8-му тижнях утворюється одношаровий призматичний епітелій. На 8–10-му тижнях

розвитку винкають ворсинки і крипти. Протягом 20–24- го тижнів формуються циркулярні складки, з’являються дуоденальні залози.

КИШКА ХВОСТОВА (лат. *intestitum urenteron caudales*; син.: постальна кишка, посклоакальна кишка) – частина задньої кишки 6-тижневого зародка, розміщена позаду від його клоакального отвору. Служить джерлом розвитку кінцевої частини прямої кишки (відхідника), сечостатевої пазухи, сечового міхура, частини сечівника та передміхурової залози.

КИШКОВА ТРУБКА. Утворення кишкової трубки відбувається в процесі формування складки туловища. Вона формується шляхом підгибания всіх наявних зародкових листків під тіло зародка. В результаті цього кишкова (зародкова) ентодерма відділяється від жовчного мішка (жовчна ентодерма). Кишкова трубка залишається пов'язана з жовчним мішком тільки в одній невеликій ділянці – жовчній протоці (стеблинці). Частина жовчної протоки може залишитися після народження у вигляді дивертикула клубової кишки. 1. З ротової частини, вистеленої епітелієм ектодермального походження, утворюється ділянка ротової порожнини. 2. З глоткової кишки, вистеленої ентодермальним епітелієм, формуються глибокі відділи порожнини рота і глотки. 3. З передньої кишки формуються стравохід, шлунок і початкова ділянка дванадцятипалої кишки 4. З середньої кишки – тонка, сліпа, висхідна і поперечна ободова кишки, печінка і підшлункова залоза. 5. З задньої кишки – низхідна і сигмоподібна ободова та пряма кишки.Структурні компоненти травної трубки розвиваються в ембріогенезі з різних зачатків. 1. З ектодерми утворюється епітелій слизової оболонки ротової порожнини, слинних залоз і каудальний відділ прямої кишки. 2. З

ентодерми формується епітелій середнього відділу тракту травлення, а також дрібні і великі варітельні залози. 3. З вісцерального листка спланхнотома утворюються мезотеліем серозної оболонки кишки. 4. З мезенхіми закладаються сполучнотканинні елементи, судини, гладка м'язова тканина трубки травлення. Залози ротової порожнини розвиваються з ектодермального епітелію, а черевної порожнини – з ентодерми. У первинній кишці виділяють дві частини: головна і туловище. Головна кишка, у свою чергу, ділиться на ротову частину і глоткову кишку. Ділянка травної трубки туловища ділиться на передню, середню та задню кишки. З боків зародка утворюються складки туловища, які відок-ремлюють зародок від позазародкових органів. Завдяки складкам туловища кишкова ентодерма згортається в первинну кишку. Проміжна частина кожного мезодермального крила також сегментується (за винятком каудального відділу – нефрогенної тканини) на сегментні ніжки (або нефротоми, нефрогонотоми). Вентральна частина кожного мезодермального крила не сегментується. Вона розщеплюється на два листки, між якими розташовується порожнина – целом і носить назву «спланхіотома». Спланхіотома складається з: 1) вісцелярного листка; 2) парієнтального листка; 3) порожнини – целом. Закладка органів травної системи відбувається в вентральній частині тіла зародка, причому в цьому процесі беруть участь всі три зародкових листка: ендодерми, мезодерма і ектодерма. У результаті утворення краніокаудальних і латеральних складок частина порожнини жовткового мішка, вистеленої ендодерми, утворює первинну кишку, замкнуту в передньому і задньому відділах. Надалі з цієї ендодерми утворюється епітелій травного тракту (за винятком частини ротової порожнини і ділянки задньопрохідного отвору), а також

паренхіма дрібних і великих травних залоз (печінка і підшлункова залоза). Інші шари травної трубки (слизова оболонка, підслизова основа, м'язова і зовнішня сполучнотканинних оболонки) розвиваються з мезодерми.

КІМАТОГЕНЕЗ (лат. *kimatohenez*) – віповідає періоду від запліднення до пологів. У ньому розрізняють три стадії: а) **бластгенез** – стадія від запліднення до 15-го дня вагітності, відбувається дроблення яйця, зкінчується утворенням ембріобласта і трофбласта; б) **ембріогенез** – стадіяд з 16-го дня до 75-го дня вагітності, відбувається основний органогенез із утворенням амніона і хоріона; в) **фетогенез** – стадія від 76-го до 280-го днів вагітності, відбувається диференціювання і дозрівання тканин плода, утворення плценти, а також народження плода. Фетогенез у свою чергу ділиться на: ранній фетальний період (76–180-й дні вагітності); пізній фетальний період (181–280-й дні вагітності). До кінця раннього фетального періоду незрілий плід набуває життєздатності. Пізній фетальний пріод завершується дозріванням плода з однчасним старінням плаценти. З періодом кімтогенезу збігається період кіматопатії.

КІМКИШКА СЕРЕДНЯ (лат. *intestinum mesenteron*; гр. *mesos* – середній + гр. *enteron* – кишка) – відділ травної трубки зародка, розміщений між переднім і заднім відділами первинної кишки. Служить джрелом розвитку частини дванадцятипалої, порожньої, клубової, сліпої, висхідної обдової та частини поперечноободової кишок, а також червоподібного відростока. Дифренціюється наприкінці 1-го місяця розвитку (4-й тиждень); нижче від шлунка являє сбою просту трубку з рівномірним діаметром та жовтково-кишковою протокою на ветральній стінці, яка виходить за межі тулуба ембріона та сполучається з жовтковим міком. На 5-му тижні починається інтенсивний

ріст кишки в довжину, внаслідок чого утврюється первинна кишкова (жовткова) петля. На верхівці петлі є досить звужена жовтковкишкова протока, яка веде в жовтковий мшок. Згодом вона зовсім зникає (редукується). У кишковій петлі розрізняють проксимальне (низхідне) коліно, що йде від шлунка до вехівки петлі, і дистальне (висхідне), яке тягнется вгору і переходить в задню кишку. На 6-му тижні на висхідному коліні кишкової петлі пряд з її вершиною утворюється незначне роширення, яке відповідає зачатку сліпої кишки. На цій стадії розвитку можна визначити межу між тонкою і товстою кишками.

КІНЦІВКИ (лат. *mebrum*) – зачатки фомуються на 3-му (верхні) і 4-му тижнях (нижні) утробного розвитку у вигляді складок із боків тіла зародка. Складки розширюються і утврюються пластинки – зачатки кисті і стопи, які складаються зі скупчення мезенхімних клітин, покритих шкірним епітелієм. Спочатку виступають зачатки кисті та стопи, пізніше – передпліччя та гомілки і, згодом,– плеча та стегна. Під час раннього розвитку зачатки рук виступають із тіла паралельно зачаткам ніг, їхні долонні та поверхні підошов обернені вперед, а зачатки великих пальців відхилені у краніальному напрямку. Після утворення суглобів середня та дистальна ланки кінцівок згинаються так, що долоні та підошви обертються до тулуба. Згодом плече повертається назад, а стегно та кисть – вперед на 90°, літьові суглоби стають оберненими в каудалному, а колінні суглоби – у краніальному напрямках. У зачатки К. дуже рано врастають нервові стовбури і кровоносні судини.

КІСТКА ВЕЛИКОГОМІЛКОВА (лат. *tibia*) – розвивається енхондрально, певинні центри скостеніння з’являються напркінці 2-го місяця ембріонального розвитку, а на 9-му місяці ембріогенезу або на першому році життя виникають

вторинні центри скотеніння у верхньому епіфізі, а на 3–5-му рках – у нижньому. Завершується скостеніння на 20–21-му роках життя людини.

КІСТКА ПОТИЛИЧНА (лат. *os occipitale*) – кістка основи черепа, на якій вділяють чотири частини, розміщені навколо великого отвору (*foramen magnum*): основну (*pars basilaris*), дві бічні (*partes laterales*) та набільшу частину – потиличну луску (*squama occipitalis*). Кожна з цих частин розвивається з власних первинних точок енхондрального скостеніння, які з'являються на третьому мсяці утробного розвитку. Зрощення бічних частин із лускою відбувається у 2–3 роки, а з основою – на 5–6-му роках життя. Синостзування кістки закінчується в 14–16 років.

КІСТКА РЕШІТЧАСТА (лат. *os etmoidale*) – кістка черепа, формою нагдує неправильний куб. У кістці виділяють дві пластинки (решітчасту і перпендикулярну) та решітчастий лабіринт, які мають власні первинні точки скостеніння. Скостеніння пчинається на 5-му місяці утробного розвитку, а завершується на 5-му році життя.

КІСТКА (лат. *os*) – частина скелета; орган побудований із кісткової тканини, суглобвого хряща, щільної сполучної тканини окітя, кровотворної тканини кісткового мозку. Складає опору для м'язів, зв'язок і сухожиль, захищає головний та спинний мозок. Кісткова система виконує такі функції: механічні – зхисна (кістки черепа захищають головний мозок, грудна клітка – легені та серце), опрна (кістки утворюють систему важелів, які приводяться в рух м'язами, прикріпленими до них), рухова; біологічні – метаболічна (участь в обміні мінеральних солей), кровтворна (червоний кістковий мозок – орган кровотворення). Джерело розвитку – мзенхіма (ембріональна сполучна тканина), утворюється наприкінці

3-го тижня розвитку з мезодерми (склеротом). К. розвиваються безпосередньо з мезенхіми (перетинчастий остеогенез) або на основі хрящової моделі кістки (хрящовий остеогенез). Більшість К. скелета (основи черепа, осьового і додаткового скелета) проходить три стадії розвитку (хрящовий остеогенез): 1-ша – перетинчаста стадія (5-й тиждень) – утворюється згущення клітин мезенхіми; 2-га – хрящова стадія (6-й тиждень) – більшість сполучнотканинних утворень заміщається хрящовою тканиною і з'являються хрящові моделі майбутніх К.; 3-тя – кісткова стадія (6–8-й тижні) – хрящова мдель заміщається кістковою через ядра скотеніння. Хрящовий остеогенез включає в себе перихондральне і енхондральне скостеніння. Обидва процеси відбуваються одночасно з 8-го тижня утробного розвитку. Периходральне скостеніння відбувається за рахнок внутрішнього шару окістя, що продукує остеобласти, які відкладаються на поверхні хряща шарами і формують зовнішні кісткові пластинки. При енхондральному скостенінні кісткова тканина починає утворюватися всредині хряща. У хрящ вростають кровоносні судини, а з ними і сполучна тканина, яка прдукує молоді кісткові клітини. Хрящ руйнується, утворюється губчаста речовина.

КІСТКА СКРОНЕВА (лат. *os temporale*) – розміщена в бічній частині черепа і є частною його основи. Вона складається з лускподібної, барабанної та кам'янистої частин. Центри скостеніння закладаються послідоно, а саме: на 2-му місяці ембріогенезу – у лускоподібній частині, на 3-му – у барабаній частині і на 5-му місяці – у кам'янистій частині. Всі частини кістки зростаються між собою в перші два-три роки життя, а шилопдібний відросток приростає до кістки в період статевої зрілості.

КІСТКА ВИЛИЧНА (лат. *os zygomticum*) – парна, за формою нагадує чотиркутник, на бічній поверхні якого знаходиться підвищення. Кістка заповнює простір між вличними відростками верхньої щелепи, лбової та скроневої кісток і разом з останньою утворює виличну дугу. Крім бічної поверні розрізняють також заглиблену скроневу та увігнуту очноямкову поверхні. На кожній із поверхонь знаходиться отвір, крізь який проходять судини та нерви. Кістка укріплює лицевий скелет та має велике значення у фомуванні типу обличчя.

КІСТКА ДОВГА ТИПОВА (лат. *os longus*) – розвивається з одного діафізаного і двох епіфізарних центрів скостеніння. Перед народженням вже є первинні центри скостеніння у всіх довгих кістках верхніх і нижніх кінцівок. Дистальний епіфіз стегнової кістки при народженні – єдиний, який має вторинний центр скостеніння.

КІСТКА КЛИНОПОДІБНА (лат. *os sphenoidale*) – займає центральне положеня серед кісток основи черепа. Складається з тіла, малих та великих крил і крилоподібних відростків. Центри скостеніння утворюються на другому місяці ембріогенезу. Малі крила приростають до тіла на 6–7-му місяцях ембронального розвитку, а великі крила костеніють відразу після народження. Клиноподібна пзуха утворюється на 3-му році життя, а формвання всієї кістки завершується у 14–15 років.

КІСТКА КУБОПОДІБНА (лат. *os cuboideum*) – кістка заплесна, розвивається енхондрально з одного центру скостеніння, що закладається на 7–9-му місяцях утробного розвитку, а завершується скостеніння на 20- му році життя.

КІСТКА ЛІКТЬОВА (лат. *ulna*) – розввається з трьох точок: однієї первинної точки скостеніння, яка з'являється на другому місці утробного періоду Починає осифікуватися на

3-му місяці ембріогенезу, коли в хрящвій тканині її майбутнього тіла з'являється центр скостеніння. На 5–6-му роках життя з'являються додаткові центри скостеніння в ліктьовому, вінцевому та шилоподібному відростках. Джерелом формування діафіза кістки є первинна точка і дві (іноді три) втринні точки – однієї для проксимального епіфіза (з'являється у 8–12 років) і іншої для дистального епіфіза (з'являється в 6–9 років). Скостеніння закінчується в 19–21 рік. Зрщення всіх частин з тілом кістки відбувається до 18–22 років.

КІСТКА ЛОБОВА (лат. *os frontale*) – роміщена в передньому відділі черепа, складється з луски, двох очноямкових та носової частин, розвивається з двох основних центрів скостеніння, що виникають на місці майбутніх лобових горбиків на 3-му місяці ембріогенезу, а лобова пазуха формується протягом першго року життя. Процеси скостеніння закінчюються на 5–7-му році життя.

КІСТКА МАЛОГОМІЛКОВА (лат. *fibula*) – перший центр скостеніння з'являється наприкінці 2-го місяця утробного життя на місці майбутнього тіла кістки, а інші центри виникають у верхньому кінці кістки на 3–4-му роках життя та в нижньому – на другому. Звершується скостеніння на 20–21-му роках життя людини.

КІСТКА НАДП'ЯТКОВА (лат. *talus*; син.: таранна кістка) – розвивається енходрально з одної точки скостеніння, що винкає наприкінці 8-го або на початку 9-го місяця ембріонального розвитку. Скостеніння кістки завершується на 9–10-му роках життя.

КІСТКА НОСОВА (лат. *os nasale*) – чтирикутної форми, трохи вигнута наперед пластинка, яка з'єднується з присереднім краєм другої носової кістки і утворює спинку носа. Вгорі вони з'єднані з лобовою кісткою, а з боків – із

лобовими відростками верньої щелепи. Нижні краї кісток беруть участь в утворенні грушоподібного отвору (apertura piriformis). Розвивається з II вісцеральної дуги.

КІСТКА П'ЯТКОВА (лат. *os calcaneus*) – розвивається ендохондрально, але з двох тчок скостеніння. Первинна точка з'являється наприкінці 6-го місяця ембріонального періду, а вторинна – наприкінці 8-го року життя. Завершується скостеніння у 18 років.

КІСТКА ПІД'ЯЗИКОВА (лат. *os hyoideum*) – розміщена між нижньою щелепою та щитоподібним хрящем гортані. Тіло має підковоподібну форму та дві пари ріжків: малі напрямлені вгору, а великі – вниз. До ріків кістки прикріплюються наі під'язикові м'язи.

КІСТКА ПІДНЕБІННА (лат. *os palatinum*)– розміщенаназадвідверхньоїщелпи і разом з нею бере участь в утворенні носвої та ротової порожнин. У кістці розрізняють перпендикулярну та горизонтальну пластики. Горизонтальні пластинки, з'єднуючись між собою, формують задню частину серединного піднебінного шва, а з'єднуючись із піднебіними відростками верхньої щелепи – попречний піднебінний шов. На горизонтальній пластинці розрізняють носову та піднебінну поверхні.

КІСТКА ПЛЕЧОВА (лат. *humerus*) – ровивається з восьми точок скостеніння: однієї основної, первинної, і семи додаткових, втринних. Первинне ядро з'являється на дргому місяці утробного періоду, з нього утврюється все тіло й медіальний вертлюг. Усі вторинні ядра з'являються після народження, формуючи проксимальний та дистальний епфізи. З'являються вторинні ядра скостеніння на першому році життя й значно пізніше (нприклад, ядро латерального надвиростка виникає до 11 років), проксимальні трохи рніше дистальних і в дівчат раніше, ніж

у хлочиків. Закінчується процес скостеніння також у різний час. Зрощення верхнього епіфіза з діафізом відбувається у 20–25 років, нижнього епіфіза з діафізом – до 20 років.

КІСТКА ПРОМЕНЕВА (лат. *radius*) – розвивається з чотирьох точок скостеніння: однієї первинної для тіла, двох вторинних для проксимального й дистального епіфізів, чевертої – додаткової – для горбистості прменевої кістки. Первинне ядро утворюється на 2-му місяці утробного періоду, вторинні: проксимальне – у 5–6 років, дистальне – у 2–3 роки. Зрощення з діафізом дистального епіфіза відбувається на 2-му році, проксмального – у 16–17 років.

КІСТКА СЛІЗНА (лат. *os lacrimale*) – пана, найтонша з усіх кісток черепа, овальної форми, розміщена в передній частині прсередньої стінки орбіти. На передній частині зовнішньої поверхні кістки є слізна борона, яка з однойменною борозною верхньої щелепи утворює носослізний канал (*canalis nasolacrimalis*), що відкривається у нижній нсовий хід. Ендесмальна осифікація закінчується у 5–7 років.

КІСТКА СТЕГНОВА (лат. *os femur*) – утворюється енхондрально з двох центрів скостеніння. Первинний центр скостеніння (діафізарний) з'являється наприкінці 2-го мсяця ембріонального розвитку, а вторинний (епіфізарний) – у нижньому епіфізі, на 8–9- му місяці ембріогенезу. Ще один центр скотеніння виникає в голівці кістки на першому році життя. Скостеніння стегнової кістки звершується на 20–22-му році життя людини.

КІСТКА ТАЗОВА (лат. *os coxae*) – скотеніння починається на 2–4-му місяці емріонального розвитку, коли виникає пеший центр скостеніння в хрящовій тканині майбутньої клубової кістки. На 3–4-му місяці з'являється кісткова тканина в хрящі сідниної кістки, а на 5-му місяці – у лобковій

кістці. Завершується скостеніння та синстозування у 20–25 років.

КІСТКА ТІМ'ЯНА (лат. *os parietale*) – парна, чотирикутної форми, утворює верхню та бічну частини черепного склепіння. Вона має чотири краї (потиличний, лускоподібний, стріловий та лобовий), які відокремлюються один від одного кутами. Ендесмальне скотеніння з двох первинних точок закінчується в 5–7 років.

КІСТКА ЧОВНОПОДІБНА (лат. *os naviculare*) – кістка заплесна, розвивається енхондрально з одного центру скостеніння, що виникає на 4-му році життя, а завершується скостеніння у 18–22 роки.

КІСТКИ КЛИНОПОДІБНІ (лат. *os cuneiforme*) – кістки заплесна, розвиваються з одного центру скостеніння, що з'являється на 9-му місяці ембріогенезу, а завершується розвиток кісток у 20–21 рік.

КІСТКИ ТРУБЧАСТІ (лат. *ossa tubulatus*) – побудовані з губчастої і компатної речовини, що утворює трубку з кістковою порожниною; виконують всі три механічні функції скелета (опора, захист і рух). Довгі К. т. є стійками і довгими важелями руху (плече і кістки передпліччя, стегно й кістки гомілки) і, крім діафіза, мають енхондральні осереки скостеніння в обох епіфізах (біепіфізарні кістки); короткі К. т. (кістки п'ястка, плесна, фаланги) представляють короткі важелі руху; з епіфізів енхондральне вогнище скостніння є тільки в одному (істинному) епіфізі (моноепіфізарні кістки). Упродовж 6–7-го тинів ембріонального життя з'являються перші точки скостеніння у перетинчастій частині ключиці (тіло та акроміальний кінець) та в діфізах дистальних фаланг пальців. На 8-му тині утробного розвитку з'являються первинні точки скостеніння в середині діафіза, скостніння поширюється в бік епіфізів. У цей період розвитку

з’являється перше ядро скостеніння у шийці лопатки, на 9-му тижні – у діафізах п’ясткових кісток, на 10-му тижні – у діафізах плесневих кісток. На 4-му місяці утробного життя у плода з’являється ядро скостеніння в тілі сідничної кістки, на 5-му місяці – у тілі лобкової кістки, а на 6-му місяці – у тілі клубвої кістки. На 6-му місяці розвитку з’являється перша точка скостеніння у кістках заплесна (у п’ятковій кістці). Вторинні точки скостеніння з’являються в епіфізах наприкінці утробного розвитку або після народження. Між епіфізом і діафізом з’являється хрящовий прошарок – епіфізарний (наростковий) хрящ, завдяки якому кістка росте в довжину. Поступово епфізарний хрящ заміщається кістковою тканною і епіфіз зростається з діафізом (синостзування).

КІСТКИ ГУБЧАСТІ (лат. *ossa cancellous*) – кістки, що побудовані перважно з губчастої речовини, вкритої токим шаром компактної речовини. Серед них розрізняють довгі губчасті кістки (ребра і груднина) і короткі (хребці, кістки зап’ястка, передплесно). До губчастих кісток відносятся також сесамоподібні кістки (надколінок, горохоподібна кістка, сесамоподібні кістки пальців руки і ноги). Мають кілька точок скотеніння: первинні (тіла) і вторинні (апофізи), які з’являються в період з 6–9-го місяців емріогенезу до першого року життя.

КІСТКИ ЗАП’ЯСТКА (лат. *ossa carpi*) – розвиваються енхондрально; центри скотеніння з’являються на першому році життя в головчастій та гачкуватій кістки, а на 2–8-му році – в інших К. з. за винятком горохоподіної кістки, яка костеніє у 12–13 років.

КІСТКИ ЗМІШАНІ (лат. *ossa insertus*) – відносяться до кісток, що зливаються з дкількох частин, мають різні функцію, будову і розвиток (кістки основи черепа). До них

можна віднести також ключицю, що розввається частково ендесмально, частково енхондрально.

КІСТКИ КІНЦІВОК (лат. *ossa membrorum*). Закладки кінцівок з'являються на 3-й (верхня кінцівка) і 4-й (нижня кінцівка) тижні внутрішньоутробного розвитку у вигляді складок з боків тіла зародка, що нагадують плавці риб. Складки розширюються, і утворюються пластинки (зачатки кисті та стопи). Спочатку вони складаються зі скупчення мезенхімних клітин, покритих шкірним епітелієм. Нижня кінцівка закладається лише на рівні поперекових хребців. У міру подальшого розвитку вона знижується до рівня таза. На 2-му місяці ембріогенезу відзначається подальший розвиток елементів майбутніх кінцівок в порядку від дистальної ланки до проксимального: спочатку як би виростають кисть і стопа, потім передпліччя і гомілка, останніми – плече і стегно. У закладки кінцівок дуже рано врастають нервові стовбури та кровоносні судини. На 6-му тижні в закладках кінцівок виникають згущення мезенхімних клітин, які являють собою закладки майбутніх кісток кінцівок – (сполучнотканинна або передхрящова стадія розвитку), яка швидко змінюється хрящовою. У 7-8- тижневих зародків є хрящові закладки великих кісток скелета, вільних частин кінцівок і пов'язаних з ними кісток плечового та тазового пояса. Диференціювання мезенхімних клітин у хрящові та їх подальше окостеніння (з 8-го тижня) найперше починається в проксимальних відділах кінцівок і поширюється в дистальному напрямку, поступово охоплюючи зачатки дрібних кісток кисті та стопи. Точки окостеніння, що виникають в ембріональному періоді розвитку, називаються первинними, а після народження – вторинними. Первинні точки окостеніння в діафізах трубчастих кісток закладаються на 2-му місяці внутрішньоутробного розвитку та розростаються у напрямку

епіфізів. Обидва епіфізи трубчастих кісток кінцівок протягом ембріонального життя зберігають свій хрящовий характер. Розвиток коротких трубчастих кісток кисті та стопи відбувається таким же чином, процеси остеогенезу тут починаються дещо пізніше, ніж у довгих трубчастих кістках: на 3-му місяці ембріогенезу. Первинні центри осифікації насамперед з'являються у діафізах п'ясткових і плюсневих кісток, а також у проксимальних фалангах пальців кистей та стоп. Окостеніння хрящів, у тому числі розвиваються кістки зап'ястя, відбувається після народження. У передплюсні три первинні точки окостеніння до народження з'являються в кістці п'яти – 6-й місяць, в таранній – 7-8-й і в кубоподібній – 9-й місяць ембріогенезу. Хрящова закладка тазової кістки окостеніває із трьох первинних точок окостеніння. Перш за все, на 4-му місяці внутрішньоутробного життя з'являється точка окостеніння в тілі сідничної кістки, на 5-му місяці – в тілі лобкової і на 6-му місяці – в тілі клубової кістки.

КІСТКИ П'ЯСТКА (лат. *ossa manus*) – розвиваються енхондрально. На початку 3-го місяця ембріонального розвитку в кожній з кісток п'ястка виникає центр скостеніння. У середині і наприкінці третього місяця емріогенезу виникають також центри скостеніня у фалангах пальців. Завершується процес скостеніння у 18–21 рік.

КІСТКИ ПЕРВИННІ (лат. *ossa primus*; син.: покривні кістки) – кістки, що проходять лише дві стадії розвитку (перетинчасту, або сполучнотканинну, та кісткову): лобова, тім'яна, вилична, піднебінна, сльозова, носова кістки, луска та барабанна частини скроневої кістки, склепінна частина потиличної луски, верхня та нижня щелепи. Ті з них, що входять до складу вісцерального черепа, походять з першої щелепної (вісцеральної) дуги. Ті, що відносяться до склепіння черепа, побудовані з двох тонких пластинок

компактної речовини, між якими знаходиться диплое, *diploe*,– губчаста речовина, що містить канали для вен. Ці кістки розвиваються на основі сплучної тканини (покривні кістки). У кістковій стадії з'являються точки скостеніння в місцях, відповідних у майбутньому горбкам: лобові, тім`яні, потиличний.

КІСТКИ ПЛЕСНОВІ (лат. *ossa metatarsus*) – розвиваються енхондрально з двох центрів скостеніння. Первинні центри виникають на 3-му місяці ембріогенезу, а втринні – на 5–7-му роках життя. Завершується скостеніння у 20–22 роки. Так само розвивються й фаланги пальців.

КІСТКИ СКЕЛЕТА КІНЦІВОК (лат. *ossa membrium sceletus*) – проходять три стдії розвитку: мезенхімну (сполучнотканинну або передхрящову), хрящову і кісткову. Вняток становить тіло й акроміальний кінець ключиці, у розвитку яких відзначається дві стадії: сполучнотканинна і кісткова. На 6-му тижні в зачатку кінцівок виникають скупчення мезенхімних клітин, які представляють собою зачатки майбутніх кісток кінцівок – сполунотканинна або передхрящова стадія розвтку, яка швидко змінюється хрящовою.

КІСТКИ ТУЛУБА (лат. *ossa trunce*) – ровиваються з первинних сомітів – похідних дорсального відділу мезодерми. Мезенхіма, яка витісняється з медіовентральної частини (склеротом) кожного соміта, оточує хорду і нрвову трубку, у результаті чого утворюються первинні (перетинчасті) хребці. На 5-му тижні розвитку ембріона в дорсальних і вентралних дугах хребців формуються окремі гнізда хрящової тканини, які в подальшому зливються один з одним. Дорсальні дуги хреців, розростаючись, утворюють при злитті непарні остисті, парні суглобові і поперечні відростки. Вентральні

дуги ростуть у виглді бічних смужок і проникають у вентральні відділи міотомів, формуючи ребра. Передні кінці дев'яти верхніх хрящових ребер розшрюються і на кожному боці зливаються в хрщові (грудні) смужки. У зародків 6-го тижня можна досить чітко розрізнити 21 первинний сегмент-соміт, кожний із яких розмежований на міотом і склеротом. Завдяки різноманітнму ступеню щільності розташування клітин, чітко розрізняються зачатки дуг і тіл хреців, а також ребер. Найбільш чітко виражені дуги хребців, тіла ж диференційовані досить слабко. До кінця 2-го місяця зародка верхні кінці правої і лівої смужок груднини зливються, утворюючи рукоятку груднини. Трхи пізніше з'єднуються один з одним і нижні відділи грудних смужок – утворюються тіло груднини і мечоподібний відросток. Іноді ці смужки зливаються не на всьому протязі, тоді мечоподібний відросток внизу залишається роздвоєним. У груднині закладається до 13 точок скостеніння, причому в рукоятці одна або дві вже на 4–6-му місяці утробного житя. На 7–8-му місяці з'являються точки скостніння у верхньому відділі тіла (частіше парні), у середньому відділі – перед народженням, а в нижньому – на першому році життя.

КЛАПАНИ ПЕРЕДСЕРДНО-ШЛУНОЧКОВІ (лат. *valva atrioventriculare*) – формуються після злиття передсердншлуночкових ендокардіальних зачатків; кожен із передсердно-шлуночкових отворів виявляється оточеним локальними розротаннями мезенхіми. Коли тканина, розташовна на оберненій у просвіт шлуночків поверхні цих розростань, спорожнюється і витоншється кровотоком, формуються клапани, що залишаються прикріпленими до шлуночкової стінки м'язовими тяжами. М'язова тканина тяжа піддається зворотному розвитку і замшується щільною

сполучною тканиною. Тепер клапани складаються зі сполучної тканини, вкритої ендокардом, і з'єднані з потовщеними трабекулами шлуночкових стінок папіляними м'язами за допомогою сухожилкових волокон. У такий спосіб формуються дві клпанні стулки в лівому атріовентрикулярнму каналі (бікуспідальний, або мітральний, клапан) і три – у правому (трикуспідальний клапан).

КЛАСТЕР (гр. *clastos* – зламаний, потрщений) – група клітин, яка оточує одну або декілька первинних статевих жіночих клтин при утворенні яєчників у процесі емброгенезу. У самок статеві клітини розміщені на зовнішній поверхні гонади. На відміну від чоловічих статевих тяжів, які зберігають прліферативну активність, первинні статеві тяжі гонад дегенерують. Епітелій продукує нвий набір статевих тяжів, які не проникають у мезенхіму, а залишаються на зовнішній поверхні (кортексі) гонади. Вони називаються кортикальними статевими тяжами. Ці тяжі розпадаються на К. Первинна статева клтина диференціюється в яйце, а оточуючі її епітеліальні статеві тяжі – у клітини зернитого шару (гранульози) фолікула. Мезенхімні клітини формують оболонку (теку) фолікула. Фолікули яєчника – це комплекс клітин теки з К. Клітини К. характерні також для опорнрухового апарату (хондрокластоцити, остекластоцити).

КЛІТИНА (лат. *cellula*, гр. *kytos*) – це елментарна жива система, що складається з оболонки, цитоплазми та ядра і є основою будови, функції, відтворення, розвитку, прстосування та відновлення еукаріотичних організмів. На рівні клітин зберігається сукуність усіх проявів життєдіяльності: структурна впорядкованість, компактність

будови, енегетична економічність, ріст, розвиток, рух, адаптація, функціонування та відтворення.

КЛІТИНА СТАТЕВА (лат. *cellula coitus*, *gamete*; син.: гамета) – клітина з гаплоїдним набором хромосом, носій видової інформції. Утробний статевий розвиток проходить згідно з генетичною (хромосомною) статтю ембріона. К. с. людини (чоловіча або жінча) має 23 хромосоми. Причому одна полвина сперматозоїдів має 22 автосоми і одну статеву Х-хромосому, друга половина – 22 автосоми і одну статеву Y-хромосому. Усі яйцеклітини мають 22 автосоми і одну сттеву Х-хромосому. Генетична (хромосона) стать визначається під час запліднення. Якщо яйцеклітина утримала сперматозоїд з У-хромосомою, первинні статеві залози ембріона будуть закладатися за чоловічим типом (яєчка); якщо з Х-хромосомою – за жночим типом (яєчники).

КЛІТИНИ ВАГІТНОСТІ (лат. *cellulae praegnatio*) – гіпертрофовані під час вагіності мамотропні ендокроноцити аденогпофіза, які в цитоплазмі містять ацидофільні гранули діаметром 400–700 нм. Продукують лактотропний гормон (пролактин), що стмулює секрецію прогестерону жовтим тілом, вироблення і секрецію молока після пологів.

КЛІТИНИ ДЕЦИДУАЛЬНІ (лат. *cellulae deciduocyti*) – великі полігональні клітини з оксифільною цитоплазмою в склді функціонального шару слизової оболонки матки. Розміщені навколо судин компактної зони, схожі з фібробластами. У міру дифренціювання їх розміри збільшуються, вони набувають округлої форми, ядра стають світлими, клітини тісніше прилягають одна до одної. До 4–6-го тижня вагітності перважають великі К. д. Частина їх має кістковмозкове походження; можливо, вони беруть участь в імунній відповіді. Продукують прлактин і простагландини.

КЛІТИНИ ДОГЕЛЯ (лат. *Dogel cellulae*) – вегетативні нервові клітини, бувають: I типу – постгангліонарні еферентні нейрони; II типу – чутливі нейрони місцевих рефлеторних дуг, формуючих синапси з клітинами I типу; III типу – асоціативні нейрони, зв'язуючі сусідні ганглії. Інтрамуральні нервові вузли внутрішніх органів і пов'язані з ними провідні шляхи через їх високу автономію, складність організації та особливості медіаторного обмну виділяються в самостійний метасимпатиний відділ вегетативної нервової системи.

КЛІТИНИ КУПФЕРА (лат. *Kupffer cellulae*) – фагоцитарні клітини, що вистлають, поряд з ендотеліальними, синусоїдні капіляри печінки, беручи участь у фагоцитозі і захищаючи печінкові клітини від багатьох токсичних впливів; являються похідними мзодерми первинної кишки.

КЛІТИНИ ЛЕЙДІГА (лат. *endocrynocytus interstitiales testis*; син.: ендокриноцити яєчка, інтерстиційні клітини яєчка) – великі однабо двоядерні клітини округлої або полігнальної форми строми яєчка; у цитоплазмі містять кристалоїд, розвинену гладеньку едоплазматичну сітку, формують характерні багатоклітинні скупчення, продукують тестотерон.

КЛІТИНИ МЕЗЕНХІМНІ (лат. *mesenchymocyti*) – загальна назва клітин, що фомують мезенхіму – зародкову сполучну тканину; мають зірчасту форму, контактють своїми відростками, формуючи сіточки. Клітини-попередники можуть надалі дференціюватися в жирову тканину, зв'язки, сухожилля, кістки і скелетні м'язи. Передбчається, що їх можна використовувати для регенеративної клітинної терапії при вирощванні кісток, м'язів, зв'язок і сухожиль.

КЛІТИНИ МІОЕПІТЕЛІАЛЬНІ (лат. *myoepitheliocytus*; син.: міоепітеліоціти) – складають другий шар клітин у

кінцевих скреторних відділах. За походженням – це епітеліальні клітини, за функцією – скоротливі елементи, що нагадують м'язові. Їх називають також зірчастими епітеліоцитами, оскільки вони мають зірчасту форму і своїми відротками охоплюють кінцеві секреторні відділи. Завжди розташовуються між базальної мемраною і основою епітеліальних клітин. Своїми скороченнями вони сприяють виділенню скрету з кінцевих відділів.

КЛІТИНИ ПАНЕТА (лат. *celluae Paneth*) – екзокриноцити з ацидофільними гранулами, які постійно перебувають у критах (по 6–8 клітин) порожньої і клубової кшок. Загальна кількість їх приблизно 200 млн. В апікальній частині цих клітин визначаються ацидофільні секреторні гранули. У цитопламі виявляються також цинк, добре розвинута ендоплазматична мережа. Клітини виділяють секрет, багатий ферментом пептидазою, лізцимом та ін. Вважають, що секрет клітин нетралізує соляну кислоту вмісту кишечнику, бере участь у розщепленні дипептиду до амнокислот, володіє антибактеріальними влативостями (див. також *Екзокриноцити*).

КЛІТИНИ СОМАТИЧНІ (лат. *cellulae somatichnicus*) – всі клітини організму, крім статевих (чоловічих і жіночих). Серед клітин тканин органів будь-якого організму видляються дві групи – соматичні (вегетатині) і статеві (генеративні), які відрізняються не тільки топографією і своєю морфологією, але мають принципові якісні і кількісні вімінності життєвого циклу, складу генетичного матеріалу. Способи обміну між соматичними клітинами: 1) трансформація – генотипічна зміна бактеріального штаму в результаті пглинання ДНК бактерій іншого типу; 2) трасдукція – генетичні зміни бактеріальних клітин при передачі їм інфікованих бактеріфагами окремих частин

хромосом інших штмів бактерій; 3) гібридизація – перенесення ядерних генів від однієї клітини до іншої, а ткож поєднання геномів двох клітин в одній з відтворенням їх у наступних клітинних поколіннях.

КЛІТИНИ СТАТЕВІ ПЕРВИННІ (лат. *cellulae germinales primordiales*; син.: гоноцти) – клітини, що служать джерелом розвтку статевих клітин в онтогенезі. У зародка людини вперше виявляються в краніальній частині зародкового щитка під первинним вузликом, звідки мігрують у зачатки гонад; відзначаються великими розмірами, кулятою формою, високим вмістом у цитоплазмі глікогену та лужної фосфатази.

КЛІТИНИ СТОВБУРОВІ ЕМБРІОНАЛЬНІ (лат. *cellulae caulisis embryonicis*) – найпримітивніші стовбурові клітини, що виникають при розвитку ембріона, здатні розвинутися у всі клітини дорослого оргнізму. Класифікують на: 1) тотипотентні – необмежена здатність диференціювання у всі типи клітин, тканин і органів, ембріон, ембріональні оболонки (найважливіша влативість ембріональних стовбурових клітин); 2) плюри (мульти) потентні – здатність стовбурових клітин до диференціації в кілка типів клітин різних органів; 3) регіоналні (зрілі) стовбурові клітини – дорослі сматичні плюрипотентні стовбурові клітини різних органів, здатні до диференційовання в клітини «свого» органа та трансдифернцювання.

КЛІТИНИ СТОВБУРОВІ МУЛЬТИПОТЕНТНІ (лат. *cellulae caulisis multipotentes*) – клітини, що знаходяться всредині бластоциста, можуть утворювати лише близькі типи клітин (наприклад, гематопотичні стовбурові клітини утворюють червоні кров’яні тільця, білі кров’яні тільця, тромбцити тощо).

КЛІТИНИ СТОВБУРОВІ ПЛЮРИПОТЕНТНІ (лат. *cellulae caulisis pluripotentes*) – походять від тотипотентних клітин і можуть утворити клітини трьох зродкових шарів. Мають здатність диференцюватися в кілька типів клітин різних тканин і органів (нервові клітини, червоні кров'яні тільця, клітини печінки, клітини підшлункової залози, кардіоміоцити, клітини епідермісу, м'язові клітини та ін.).

КЛІТИНИ СТОВБУРОВІ ТОТИПОТЕНТНІ (лат. *cellulae caulisis totypotentes*) – наслідок злиття сперматозоїда з яйцеклтиною, утворюються внаслідок декількох перших поділів запліднені яйцеклітини; мжуть перетворитися на ембріональні та ектраембріональні (позаембріональні) типи клітин.

КЛІТИНИ СТОВБУРОВІ УНІПОТЕНТНІ (лат. *cellulae caulisis unipotentes*) – похідні мультипотентних клітин, можуть пертворитися лише на один тип клітин, але мають здатність до самовідтворення, що відрізняє їх від «нестовбурових» клітин.

КЛІТИНИ СУСТЕНТОЦИТИ (лат. *epitheliocyti sustentans*; син.: підтримуючі ептеліоцити) – клітини, які розміщені у зввистих сім'яних канальцях яєчка, виконують опорну і трофічну функції відносно клітин сперматогенного епітелію.

КЛІТИННИЙ ЦИКЛ (лат. *cyclos* – коло) – час життя клітини від поділу до наступного поділу або від поділу до її смерті. Складається з двох послідовних стадій: мітоз та інтерфаза. Друга частина циклу –інтерфаза – включає три періоди: постмітотичний G1, протягом якого дочірні клітини підростають та оформляються до розмірів материнської клітини; синтетичний S, під час якого подвоюються (до тетраплоідного набору) кількості ДНК та центріолі; премітотичний G2, коли клітина готується до нового мітозу.

КЛІТКА ГРУДНА (лат. *thorax*) – ровивається починаючи з 3-го тижня ембрінального періоду, який відомий під назвою сомітного, або періоду сегментації, протягом якого відбувається сегментація і подальше утворення мезодерми. Ділянки мезодерми розпадаються на метамерно розташовані сегменти або соміти, починаючи з голови в каудальному напрямі. Бічні ділянки мзодерми залишаються несегментованими і дають початок спланхнотомам або бічним пластинкам. У спланхнотомах з'являється порожнина, яка має два листки: парієталний, що прилягає до шкірної ектодерми, і вісцеральний, що прилягає до ентодерми. Порожнина, розташована між ними, утворює вторинну порожнину тіла, або целом. Надалі вона розділяється на плевральну, перикадіальну і черевну порожнини. Стінка тіла в цьому періоді дуже тонка і складається з ектодермального шару, який покривається зсередини мезодермальним шаром; останій вистилає грудну і черевну порожнину, формуючи парієнтальну очеревину, плевру і перикард. Одночасно з диференціюванням мезодерми на 3–4-му тижні розвитку відбвається органогенез, у тому числі й К. г. Зчатки ребер утворюються на всій довжині хребта у вигляді так званих реброви відростків, що відходять від мезенхімних зачатків тіл хребців. Реброві відростки повного фомування досягають тільки в грудній ділянці, а в решті відділів хребта зникають, зливачись з поперечними відростками хребців. Зачатки ребер у своєму розвитку проходять мезенхімну, хрящову й кісткову стадії розвтку. Розвиток хряща в зачатках проходить із дорсальних відділів у вентральному напрямі. Формування К. г. відбувається ззаду наперед. Вільні кінці ребер по вентральній поверхні ще в мезенхімному періоді зростаються із зачатками груднини. Наприкінці 6-го тижня

розвитку виникає груднина з двох мезенхіних стрічок, не пов'язаних спочатку з ребрми, розташованих по вентральній поверхні ембріона.

КЛОАКА (лат. *cloaca*) – розширений кіцевий відділ задньої кишки (ентодермальнго походження); служить для видалення калу, сечі і статевих клітин у більшості хребетних тварин, окрім плацентарних ссавців. У зродків ссавців сюди відкриваються обидві мезонефральні протоки (вольфові протоки) і спільна парамезонефральна протока (мюлерова протока). У зародка людини К. у прцесі розвитку також розділена поперечною сечопрямокишковою перегородкою, що прходить у фронтальній площині, на передній і задній відділи. З переднього відділу, що називається сечостатевою пазухою, надалі розввається тіло і верхівка сечового міхура (часково з алантоїса). Трикутник сечового міхура і його дно розвиваються з кінцевих відділів (вічок) мезонефральних проток на другому місяці ембріогенезу. В ембріонів К. формує счопрямокишкову перегородку, якою ділиться на вентральний відділ – сечостатевий синус і дорсальний відділ – пряму кишку. У свою чергу сечопрямокишкова перегородка подляється на передню ділянку – сечостатеву пластинку і задню ділянку – відхідникову пластинку. У кожній пластинці утворюються відхідник та сечостатевий отвір. Навколо цих отворів м'язові волокна формують сфінктери і м'язи, складають основу сечостатевої діфрагми.

КЛОН (гр. *clon* – гілка, пагін, нащадок) – сукупність клітин (або одноклітинних організмів), які походять від однієї вихідної клітини в результаті вегетативного розмноження; мють ідентичний набір генів.

КЛЮЧИЦЯ (лат. *clavicula*) – на 7-му тині ембріонального розвитку в тілі з'являється перший центр скостеніння, а

другий – на 16– 18-му році життя в грудному кінці. Повністю хрящова тканина цієї кістки заміщується кісковою на 22–25-му році.

КОАГУЛЯТ ІМПЛАНТАЦІЙНИЙ (лат. *coagulatio* – згортання, згущення; син.: оперкулюм – лат. *operculum* – покришка) – решткизруйнованої слизової оболонки маки, кров, фібрин, які утворюються внаслідок літичної діяльності плазмодіотрофобласта зародка при його інвазії у слизову оболонку матки для закриття імплантаційного отвору та імплантаційної ямки (див. також *Отвір імлантаційний*, *Ямка імплантаційна*).

КОЛОНИ ЦИТОТРОФОБЛАСТИЧНІ (лат. *columnae cytotrophoblacticae*, лат. *columna* – колона, стовп + цитотрофбласт) – дистальні кінці плазмодіальних ворсинок хоріона, які, проходячи через зону набряку ендометрія при імплантації, знову стикаються з щільним матеріалом слизвої оболонки матки. Зливаючись між собою по периферії, утворюють трофобластичну оболонку з її лакунами. При цьому ділянка лкун швидко збільшується завдяки утворенню відростків трофобласта. Останні є основою зачатків плацентарних ворсинок. Наявність К. ц. є діагностичною ознакою завершення стадії імплантації і початку стадії плацентації (у лдини – кінець 2-го тижня).

КОМПЛЕКС СИНАПТОНЕМНИЙ (лат. *complexus synapionematicus*; гр. *synapsi*– з‘єднання + гр. *nema* – нитка; з’єднання) – парний стрічкоподібний утвір, який можна розрізнити під електронним мікроскопом у місцях контакту гомологічних хромосом на стадії пахітени профази першого поділу мейозу; у людини виникає 23 синаптонемні комплекси.

КОМПЛЕКС ЮКСТАГЛОМЕРУЛЯРНИЙ (лат. *compleus juxtaglomerularis*) – сукупність ендокриноцитів нирок, що

містяться в складі частини кіркових нефронів; складається з епітеліоцитів щільної плями, міоїдних ендокриноцитів (юкставакулярного острівця; клітини Гурмагтіга); є продуцентом реніну. Бере участь у регуляції водно-сольового обміну та підтримці постіного рівня артеріального тиску. Антидіуретиний гормон виробляється нейрогіпофізом, активується К. ю., забезпечує функціонування ренін-ангіотензин-альдостеронової системи. Ці гормони перешкоджають зниженню атеріального тиску та сприяють збільшенню об'єму позаклітинної рідини, який залежить від загального вмісту в ній солей натрію. Скреція реніну знаходиться у зворотній заленості від кількості крові, яка протікає по прносній артеріолі, та від кількості іонів натрію в первинній сечі. При зменшенні току крові до нирок і зниженні в ній вмісту солей натрію, виділення та активність реніну зростають.

КОРА ГОЛОВНОГО МОЗКУ (лат. *cortex cerebri*; син.: великі півкулі) – скупченя тіл нейронів (сіра речовина) поверхневго шару півкуль головного мозку, забезпечує вищу нервову діяльність. Ембріональний гістогенез починається на 2-му місяці емріонального розвитку. З вентрикулярного шару стінки кінцевого мозку нейробласти мігрують вертикально вгору вздовж рдіально розташованих волокон гліоцитів і формують внутрішній 6-й шар кори. Птім проходять хвилі міграції нейробластів, причому мігруючі нейробласти при цьому проходять крізь раніше утворені шари, що сприяє встановленню між клітинами великої кількості синаптичних контактів. У раньому ембріональному періоді в корі уже можна розрізняти шість шарів: 1. Молекулярний шар (лат. *stratum molecular corticis cerebralis*) (поверхневий) – перший поверхневий шар, збіднілий клітинами, містить горизонтальні нейроцити,

складається в основному з тагенціальних нервових волокон, є невелика кількість веретеноподібних асоціативних нейроцитів. 2. Зовнішній зернистий шар (лат. *stratum granulare externorum corticis cerebralis*) – другий клітинний шар з дрібних зірчастих і пірамідних клітин, лежить між млекулярним і зовнішнім пірамідним шарами, утворений дрібними нейроцитами зірчастої та пірамідної форм. Їх дендрити знаходяться в молекулярному шарі, частина аксонів нправляється в білу речовину, інша частина аксонів підіймається в молекулярний шар. 3. Зовнішній пірамідний шар (лат. *stratum neurium pyramidalium externum*) – третій клтинний шар, має найбільшу товщину, побудваний із пірамідних нейронів (малих, середніх і великих). Аксони йдуть у білу речовину і у вигляді асоціативних пучків направляються в інші звивини даної півкулі або у вигляді кмісуральних пучків у протилежну півкулю. 4. Внутрішній зернистий шар (лат. *stratum granulare internum corticis cerebralis*) – чевертий клітинний шар, який лежить між зовнішнім та внутрішнім пірамідними шрами, побудований із сенсорних зірчастих нейроцитів, що мають асоціативні зв'язки з нейроцитами, що розміщені вище і нижче прилеглих шарів. 5. Гангліонарний шар Беца (лат. *stratum neurium piriformium* син.: внутрішній пірамідний шар кори головного мозку) – п'ятий шар, утворений великими і гігантськими пірамідними нейронами. Аксни цих клітин направляються в білу речовну і утворюють низхідні проекційні пірамідні шляхи, а також комісуральні пучки в протлежну півкулю. 6. Поліморфноклітинний шар (лат. *stratum neurium fusiformium corticis cerebralis*) – утворений нейроцитами різної форми. Аксони нейроцитів беруть участь у формуванні низхідних проекційних шляхів. Дендрити

пронизують всю товщу кори і дсягають молекулярного шару.

КОРІНЦІ СПИННОГО МОЗКУ (лат. *radices nervus spinalis*) – формуються ще в перші місяці ембріонального розвитку, коли спинний мозок відповідає довжині хребтового стовпа, тому корінці відходять від спинного мозку під прямим кутом, прямуючи до віповідних міжхребцевих отворів. Внаслідок «сходження» спинного мозку корінці нижніх поперекових, крижових і куприкового сементів змінюють своє положення на косе і навіть вертикальне (вздовж спинного мозку) і перш ніж досягти відповідних міжхребцевих отворів, проходять деяку відстань всередині хребтового каналу. Таким чином, передні і здні корінці десяти нижніх сегментів спинного мозку (чотирьох нижніх поперекових, п'яти крижових і куприкового) утворюють кінський хвіст (cauda eguina), до якого входить і кінцва нитка (filum terminale).

КОРТИКАЛЬНА РЕАКЦІЯ (лат. *reactio corticalis*) – викид матеріалу кортикальних гранул за межі овоциту після запліднення, внаслідок чого відбувається затвердіння блискучої зони та виникнення з неї оболонки запліднення, яка перешкоджає проникненню в яйцеклітину інших сперматозоїдів.

КОРТИКАЛЬНІ ГРАНУЛИ (лат. *granula corticalea*) – комплекс глікозаміногліканів, розташованих по периферії яйцеклітини, які забезпечують утворення непроникної оболонки запліднення з блискучої зони.

КОТИЛЕДОН (лат. *cotyledon obstetrica*, *lobus chorionicus*; гр. *cotyledon* – чаша; син.: частка плаценти) – функціональна одиниця плодової частини плаценти, яка обмежена сполучнотканинними перегородками (сетами) і відповідає ділянці розгалуження онієї стовбурової ворсини хоріона

(налічують біля 200). Утворений стволовою ворсинкою і її розгалуженнями, що містять судини плода. До 140-го дня вагітності в плаценті сформвано 10–12 великих, 40–50 дрібних і до 150 рудиментарних К.До 4-го місяця вагітності формування основних структур плаценти зкінчується.

КРАНІАЛЬНИЙ (гр. *kranion* – череп; син.: передній, капітальний, головний) – чрепний або розташований (будь-яка частина тіла) ближче до голови.

КРИТИЧНІ ПЕРІОДИ РОЗВИТКУ (лат. *periodi criticae*) – періоди підвищеної чутливості статевих клітин, зародка та ембріона до дії факторів зовнішнього середовища, що пошкоджують. Таким чином, в онтогенезі людини виділяють кілька критичних періодів розвитку: у прогенезі, ембріогенезі та постнатальному житті.

КРИШТАЛИК (лат. *lens*) – утворюється на початку 5-го тижня внаслідок того, що етодерма, яка прилягає до очного келиха, стає товстішою. Під час розвитку утворюється мхурець К., він відшаровується від ектодерми і занурюється в очний келих. У подальшому порожнина в К. зникає, а його клітини пертворюються в прозорі волокна К.

КРОВООБІГ АЛАНТОЇДНИЙ (син.: пупкове коло кровообігу) – формується за рахунок парних пупкових артерій, що йдуть від дорсальних аорт зародка і продовжуються по пупковому канатику до ворсинок хоріона, де відбувається газообмін між кров'ю зародка і матері. У подальшому тут формується плцента. Пупкова вена, яка несе кров до серця зародка, має зв'язок із судинною системою печінки. Внаслідок відсутності в ембріонів лдини запасів жовтка, алантоїдне коло кровобігу розвивається досить рано і функціонує протягом всього утробного періоду розвитку, забезпечуючи газообмін і доставку поживних речовин.

КРОВООБІГ ЕМБРІОНА – на ранніх стадіях розвитку зародка його кровоносна система може бути поділена на три кола крвообігу: внутрішньозародкове коло забезпчує циркуляцію крові по судинах, які розвиваються; жовткове коло розвивається всередині жовткового мішка; алантоїдне (пупкове) коло служить для зв'язку судин зародка з капілярми хоріона, звідки зародок отримує поживні речовини і кисень.

КРОВООБІГ ЖОВТКОВИЙ – представлений жовтково-брижовими артеріями, що відходять від дорсальної аорти зародка, і жовтково-брижовими венами, які несуть кров з капілярів жовткового мішка у венозну пазуху. Жовтковий кровообіг розвивається як рекапітуляція ознак нащадків ссавців, котрі мали великий жовтковий мішок із запасами поживних речовин. З розвитком жовтковий мішок швидко зникає, а його судини перетврюються в брижові артерії і ворітну вену.

КРОВООБІГ ПЛАЦЕНТАРНИЙ – встановлюється наприкінці 2-го місяці розвитку. Мезодерма в ділянці алантоїса утворює пупкові кровоносні судини, які розростаються далеко за межі ембріона і вступають у зв'язок з ворсинками хоріона, розгалужуючись у них на капіляри. Пізніше, наприкінці 2-го місяця розвитку, утворюється плацента, яка зв'язується із судинами тіла зародка за допомогою пупкових вен. З фомуванням К. п. вся кров плода проходить чрез плаценту, хоріальні ворсинки якої омиваються кров'ю матері у міжворсинчастих просторах. Тут через ендотелій кровононих капілярів і відбувається обмін речовин між кров'ю матері і плода. Під час вагітності не відбувається безпосереднє зіткнення і змішування крові матері плода, оскільки коло кровообігу плода відокремлено від крові матері ендотеліальним

шаром капілрів. Особливості утробного К. п.: здійснення газообміну в плаценті, наявність сполучень між великим і малим колами кровообігу (овальний отвір між передсердями, вікрита артеріальна протока), вищий рівень тиску в малому колі кровообігу порівняно з великим у зв'язку з посиленим опором кровотоку в судинах легень, які не функцонують, наявність зародкових кровоносних шляхів (аранцієвої протоки, пупкової вени, пупкових артерій та ін.).

КРОВООБІГ ПОЗАУТРОБННЙ – починається з моменту народження дитини. При розправленні легень знижується опір сдин і тиск у малому колі кровообігу (протягом перших 2–3 днів життя відбувається функцінальне, а через кілька місяців і анатомічне зкриття овального отвору і артеріальної пртоки). Зародкові кровоносні шляхи поступово облітеруються.

Л

ЛАКТОЦИТИ (лат. *lactocyti*; лат. *lac*, *lactis* – молоко + гіст. *cytus* – клітина) – злозисті клітини альвеол молочної залози; розвиваються під час вагітності з епітеліцитів молочних ходів під впливом естрогнів, прогестерону і лактотропного гормону. Секреторну активність починають проявлти у другій половині вагітності, продукуючи молозиво; активація секреції і вироблення справжнього молока здійснюються після нродження дитини під впливом лактотропного гормону і окситоцину.

ЛАКУНИ (лат. *lacuna* – поглиблення, зпадина) – проміжки між елементами тканин і між органами, які не мають власної стінки. У тварин із замкнутою кровоносною системою Л. зазвичай заповнені лімфою, з незмкненою – гемолімфою. Л., що досягають великих розмірів, називаються синусами. У більшості тварин, що мають серце

і володють незамкненою кровоносною системою, Л. розташовані на венозному шляху кровообігу. У людини – поглиблення на поверхні оргна, наприклад Л., або крипти, у мигдаликах; Л. на передній поверхні стегна – судинна (для стегнової артерії і вени) і м'язова (для клубово-поперекових м'язів і стегнового нрва) та ін.

ЛАКУНИ ПЛАЦЕНТАРНІ (лат. *lacunae placentral*) – структури материнської частини плаценти, заповнені материнською кров'ю порожнини у складі децидуальної оболонки, в які вільно звисають ворсинки хоріона.

ЛАНУГО (лат. *lanugo*; лат. *lana* – шерсть, пух) – пушкове волосся на тілі новонародженої дитини. Зачаток лануго здійснюється на 3-му місяці ембріогенезу; перед народженям або протягом короткого часу після нардження дитини лануго зникає.

ЛАТЕРАЛЬНИЙ (лат. *lateralis* – бічний, боковий, від *latus* – бік) – боковий, бічний, який належить до бокової поверхні тіла, оргна, розташований далі від серединної площни тіла.

ЛЕГЕНІ (лат. *pulmones*, гр. *pneumo*) – фомуються шляхом утворення двох асиметриних бронхолегеневих бруньок. Права брунка незабаром поділяється на три зачатки (пневмомери), ліва – на два; зачатки являють собою зачатки часток Л. Інтенсивний ріст етодермальних зачатків призводить до утврення все нових і нових пневмомерів, які заглиблюються в мезенхіму і формують нступні генерації. До 5-го місяця ембріонального розвитку утворюється бронхіальне дерево. Особливістю росту пневмомерів, що формють бронхіальне дерево, є переважно дихтомічний поділ кожної нової генерації. Почнаючи з 5-го місяця розвитку, спостерігається інтенсивне утворення альвеолярного дерева. При цьому формуються дихальні бронхіоли, альвеолярні ходи і альвеолярні мішечки

(алвеоли). Особливістю альвеологенезу є рогалуження кожної дихальної бронхіоли не на два, а на багато пухирців, які врешті-решт утворюють ацинуси. У Л. вростають кровносні судини, а капіляри, що розвиваються, вступають у тісні взаємозв'язки з епітелієм альвеол. Епітелій поступово стає плоским і безпосередньо прилягає до капілярів. Ріст альвеол відбувається до кінця утробного періоду і продовжується після народження дитини аж до 10–12 років її життя. Відразу ж після народження при першому крикові нвонародженого легені заповнюються повтрям. По кровоносних судинах малого кола кровообігу починає циркулювати кров. Алвеоли розпрямляються і легені набувають губчастої консистенції.

ЛЕМІШ (лат. *vomer*) – непарна, чотирикуна пластинка, яка утворює задній відділ носвої перегородки. Нижній край кістки тонший, нерівний, з'єднується з носовим гребенем верхньої щелепи. Передній край іде косо згри вниз і ззаду вперед та вниз і з'єднується з хрящовою частиною носової перегородки. Задній край гладенький, вільний і відокрелює один від одного задні носові отвори (*choanae*). Розвивається з другої вісцеральної дуги; має один – три центри скостеніння, що виникають наприкінці 2-го на початку 3-го мсяця утробного життя.

ЛИСТКИ ЗАРОДКОВІ (лат. *foliales germinativus*) – шари тіла зародка багатклітинних тварин, які утворюються в прцесі гаструляції й дають початок розвитку різним органам і тканинам. У більшості організмів утворюється три Л. з.: зовніній – ектодерма, внутрішній – ентодерма і середній – мезодерма. Похідні ектодерми виконують в основному покривну й чутлву функції, похідні ентодерми – живлення і дихання, похідні мезодерми – зв'язки між частинами зародка, рухову, опорну і трфічну. При цьому кожен листок

диферецію ється в певному напрямку. З первинної ектодерми утворюється нервова трубка, гангліозні пластинки, плакоди, шкірна етодерма, прехордальна пластинка і позазродкова ектодерма. Первинна ентодерма є джерелом зародкової кишкової ентодерми. При диференціюванні мезодерми винкають три частини: з дорсального відділу формуються соміти, за ними йдуть сегменні ніжки (нефротоми), з яких утворюється епітелій нирок і гонад. Вентральна мездерма не сегментується і, формуючи сплахнотом, розщеплюється на два листки: прієтальний, що супроводжує ектодерму, і вісцеральний, прилеглий до ентодерми. Між листками виникає целомічна поронина; з листків спланхнотома утворюється епітелій серозних оболонок – очеревина, плевра, перикард. У тілі соміта диференціється із зовнішньої його частини дерматом (джерело дерми шкіри), із центральної – міотом (зачаток скелетної м'язової тканини) і з внутрішньої – склеротом (зачаток скелених сполучних тканин – кісток і хрящів). У процесі диференціювання мезодерми в зародка з'являється мезенхіма.

ЛИСТОК МЕЗОДЕРМИ ПАРІЄТАЛЬНИЙ (син.: парієтальна соматомезодерма) – поверхневий, звернений до ектдерми, листок спланхнотома.

ЛІЗИС (гр. *lysis* – розпад, розчинення) – руйнування і розчинення клітин, у т.ч. мікрорганізмів, під впливом ферментів лізосом, або інших агентів, які мають розчиняючу (лтичну) дію.

ЛІЗОСОМИ (гр. *lysis* – розпад, розклдання і *soma* – тіло) – структури в клітинах тварин і рослинних організмів, що містять ферменти (близько 40), здатні розщеплвати білки, нуклеїнові кислоти, полісахриди, ліпіди (звідси назва). Відкриті в 1955 році бельгійським біохіміком К. де Дювом.

Розміри 0,2-0,5 мкм. Основні особливості Л. – наявність у них ферментів групи килих гідролаз і одношарової ліпопротеїдної мембрани. Розрізняють два основних види Л.: первинні служать вмістищем ферментів, які не беруть участі у процесі внутрішнього переварювання, вторинні – пов'язані з літичними процесами, утворюються при злитті первинних Л. з вакуолями, що містять матеріал для перетравлення (до них віносять і цитолізосоми, в яких відбувається перетравлення компонентів власної клітни – автофагія).

ЛІМФАТИЧНА СИСТЕМА. Закладки лімфатичних судин вперше виявляється в кінці 6–го тижня ембріонального розвитку. У цей період розрізняють яремні лімфатичні мішки, що не мають зв'язку з венами. Лише на 7–му тижні вони знову відкриваються у вени і посилено розвиваються на периферії тіла у вигляді численних виростів. В цей же час в пахвових і пахових областях вздовж дорсальної стінки тіла і кореня дорсальній брижі лімфатичні мішки перетворюються в крупні лімфатичні стовбури. Екстраорганні та інтраорганні лімфатичні судини формуються з ниркоподібних виростів з боку головних проток і лімфатичних мішків. Після формування лімфатичних стовбурів здійснюється відокремлення лімфатичної тканини у вигляді вузлів.

ЛІМФАТИЧНІ ВУЗЛИ розвиваються з мезенхіми біля сплетен кровоносних і лімфатичних судин, що формуються. Закладки лімфатичних вузлів з'являються на 5–6 тижні життя ембріона і утворюються в різних сферах тіла людини аж до народження і навіть після народження. Перші лімфатичні вузли виникають як скупчення сполучнотканинних клітин, що складаються в тяжі і безформні вузлики навколо лімфатичних судин. Пізніше в цю тканину проникають

лимфобласты, які, розмножуючись, формують тяжі лімфатичної тканини. У вузол також вростають кровоносні судини. Під впливом потоку лімфи в кожному лімфатичному вузлі формуються крайові, трабекулярные і виносить синуси. Первинні лімфатичні колектори походять з вен, але лімфатичний ендотелій має або венозну природу (одна думка), або мезенхімну (інша думка). Відповідно до першої точки зору, поділ первинних вен на вторинні вени та первинні лімфатичні колектори відбувається у тісному зв'язку з органогенезом. Під тиском органів артерії, що інтенсивно ростуть, із зовнішньою оболонкою занурюються в просвіт екстраорганних первинних вен разом з ділянками їх ендотеліальної стінки. В результаті цього первинні вени поділяються на центральний канал з магістральним кровотоком та бічні кишені. Бічні кишені таких вен розширюються зі звуженням їх з'єднань із центральним каналом вен і відокремлюються у вигляді лімфатичних щілин з ендотеліальною вистилкою. Разом з ними з кровотоку вимикається частина приток первинних вен. Потім лімфатичні щілини зливаються з утворенням лімфатичних мішків та брижових лімфатичних колекторів. Притоки лімфатичних щілин, а потім лімфатичних мішків стають грудними протоками, поперековими та іншими лімфатичними стовбурами. Центральний канал деформованої первинної вени набуває зовнішньої оболонки і стає вторинною веною. Пізніше подібним чином первинні лімфатичні колектори з тонкими ендотеліальними стінками інвагінують кровоносні судини з більш товстими стінками. В результаті відбувається закладання лімфатичних вузлів. Основні формоутворювальні процеси в лімфатичних вузлах закінчуються до 10–12 років.

ЛОПАТКА (лат. *scapula*) – розвивається енхондрально на рівні 4, 5, 6-го шийних хреців на 5-му тижні вагітності. Ця зародкова структура в нормі спускається до грудної кліки наприкінці 3-го місяця утробного розвитку. Перший центр скостеніння з'являється в хрщовій тканині шийки на 3-му місяці ембрінального розвитку. Протягом першого року життя центр скостеніння з'являється також у дзьобоподібному відростку, а в подальші роки – у плечовому відростку, суглобовій знадині та в інших місцях. Скостеніння завешується в 16–25 років.

М

М'ЯЗИ АВТОХТОННІ (лат. *musculi autochtonis*) – м'язи, які в процесі ембрінального розвитку м'язової системи залшаються на місці свого початкового зачатку і не переміщуються в інші ділянки. Такі м'язи становлять власні або автохтонні м'язи даної ділянки. До них належать глибокі м'язи спини, міжреберні м'язи, м'язи живота, а також білша частина м'язів кінцівок, голови і шиї.

М'ЯЗИ ГЕТЕРОХТОННІ (лат. *musculi heterochtonis*) – м'язи, які переходять із місця свого ембріонального зачатку в інші ділянки. Серед них розрізняють дві групи: трункоптальні м'язи, що в процесі росту переходять на тулуб з початкових зачатків верхньої і нижньої кінцівок. До них належать великий і малий грудні, найширший м'яз спини, який перейшов з верхньої кінцівки, і великий пперековий м'яз, який перейшов на тулуб із нижньої кінцівки. Трункофугальні м'язи, зчаток яких відбувається з міотомів тулуба або зябрових дуг, у процесі розвитку перходять на кінцівки. Такими м'язами є: ромбподібні, передній зубчастий, підключичний, лопатково-

під’язиковий, а також трапецієпдібний, груднино-ключично-соскоподібний м’язи.

М’ЯЗИ ГОЛОВИ ТА ШИЇ (лат. *musculi capitis et cervices*) – утворюються з мезенхіних клітин, що мігрували сюди із ділянки збрових дуг та мезенхіми головної ділянки; із мезенхіми, що оточує І зяброву дугу, розвивються жувальні м’язи, щелепно-під’язиковий м’яз, переднє черевце двочеревцевого м’яза, м’яз-натягувач м’якого піднебіння та м’янатягувач барабанної перетинки. Усі вони інервуються нижньощелепним нервом (гілка V пари черепних нервів). Мезенхіма навколо ІІ зябрової дуги дає початок лицевим мімічним м’язам, шилопід’язиковому м’язу та задньому черевцю двочеревцевого м’яза, які іннервються лицевим нервом (VII пара черепних нервів). Похідними ІІІ, IV та V зябрових дуг є м’язи глотки та гортані. Дериватами вентралних частин потиличних та шийних міотомів є трапецієподібний та груднино-ключичнсоскоподібний м’язи, діафрагма та більшість м’язів шиї, що пов’язані з язикоглотковим і блукаючим нервами.

М’ЯЗИ ГРУДНОЇ КЛІТКИ І ЖИВОТА (лат. *musculi thoracis et abdominalis*) – розвиваються із вентральних міотомів. У ділянці грудної клітки, де утворюються ребра, м’язи зберігають метамерну будову. У черевній стіці ребра не розвиваються, тому міотоми зротаються, утворюючи широкі м’язові шари. Слди злиття міотомів помітні на прямому м’язі живота у вигляді сухожилкових перетинок.

М’ЯЗИ КІНЦІВОК (лат. *musculi membri*) – утворюються з мезодерми, яка виникає з мезенхіми в бічній стінці тіла емріона. Скелетні м’язи виникають шляхом злиття одноядерних міобластів, які потім перетворюються на багатоядерні міофібрли. У ході диференціювання м’язових волкон кількість міофібрил збільшується, вони стають

тоншими, заповнюють центральну частину цитоплазми. Наприкінці утробного розвитку волокна скелетних м'язів мають всі гістологічні ознаки даної тканини дорослої людини. Ріст зародка відбувається в межах цього утворення. Диференціювання тканин зародка кінцівки є, ймовірно, стимулюючи вростання нервів, які відходять від спиннго мозку і вростають у мезодерму зародка кінцівки, де формують нервові сплетення для кожної кінцівки (плечове, поперековкрижове сплетення). Рухові нейрони нрвів досягають майбутнього розшарування м'язів вже в періоді формування міофібрил; відгалуження рухових нейронів іннервують м'язові волокна.

М'ЯЗИ МІМІЧНІ – група м'язів голови, що прикріплюються до шкіри та відповідють за міміку; розвиток м'язів пов'язаний із перетворенням мезенхіми II зябрової дуги, яка іннервується VII парою черепно-мозкових нервів. На 4–5-му тижні розвитку мезенхіма починає поширюватися на ділянку обличчя і шиї, утворюючи підшкірний м'яз. На 7-му тижні розвитку підшкірний м'яз диференціється на підшкірний м'яз шиї і підшкірні м'язи обличчя, які групуються навколо природних отворів голови.

М'ЯЗИ СКЕЛЕТНІ (лат. *musculi skeletalae*) – органи, що здатні скорочуватся, забезпечуючи цим рухливість того або ішого елемента органа; походять із сомітів. Сміти у вигляді парних мішкоподібних випинів мезодерми починають утворюватись з кінця 3-го тижня ембріогенезу. На 6-му тижні утроного розвитку сомітів стає близько 39 пар: 4 потиличних, 8 шийних, 12 грудних, 5 поперкових, 5 крижових та 5 хвостових. Після вімежування склеротома, з якого утворюється хребетний стовп, залишкова спинноприсереня частина соміта формує міотом. Міоблати

міотома видовжуються, зливаються один з одним та утворюють симпласти м'язових волокон. Із дорсальних частин міотомів ровиваються глибокі м'язи спини, із вентралних – глибокі м'язи грудної клітки, передньої та бічних стінок живота. Окремі довгі м'язи тулуба утворюються внаслідок зрощення декількох міотомів (наприклад, прямий м'яз живота). В ембріонів шести тижнів розвитку на тулубі починається тангенційне розщплення міотомів, що призводить до утвореня поверхневого та глибокого м'язових шарів із волокнами, які йдуть у різних напрямках. У кожний міотом вростають нерви, які в пдальшому супроводять м'язи, що виникли з того чи іншого міотома.

М'ЯЗИ, ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ (лат. *musculus*, *differentiatio*) – із розвитком кіцівок відбуваються значні зміщення та пергрупування міотомів (частини цілого, групи). Сегментна будова мускулатури дещо стирється: міотоми частково зливаються (напрклад, прямий м'яз живота) або об'єднуються в суцільний м'язовий шар (м'яз-випрямляч хребта, косі та поперечні м'язи живота тощо). Міграція багатьох м'язів: м'язи лиця, що ровинулися з мезенхіми другої глоткової (збрової) дуги, змістилися на обличчі; трукопетальні м'язи, що виникли на кінцівках, перемістилися на тулуб (найширший м'яз спни, великий грудний і великий поперековий м'язи тощо); трункофугальні м'язи – з тулуба на кінцівки (трапецієподібний, передній зучастий та ін.). М'яз, що розвинувся у вигляді одного шару, у подальшому може розщептися поздовжньо на два самостійних м'язи (трапецієподібний, груднино-ключичнсоскоподібний) або тангенціально на шари з різним напрямком м'язових волокон (косі й поперечний м'язи живота).

МАКРОГАМЕТА (макро– + гамета) – більша з двох копулятивних статевих клітин найпростіших (аналогічна яйцеклітині).

МАКРОГАМЕТОЦИТ (макрогамета + гіст. *cytus* клітина) – клітина-попередник мкрогамети.

МАКРОГЛІЯ (лат. *macroglia*; гр. *macros* великий + нейроглія) – сукупність гліоцитів нервової системи, які, на відміну від мікроглії, походять із нервової трубки. Представлена астроцитами, олігодендроцитами і епендимцитами.

МАКРОМЕРИ (гр. *macro* – великий; *meros* – частина, частка) – великі клітини, що утворюються при повному нерівномірнму дробленні яйця. Відрізняються від мікрмерів того ж зародка великими розмірами і високим вмістом жовтка в цитоплазмі, роташовуються в ділянці дна бластули, на місці колишнього вегетативного полюса зиготи (зплідненої яйцеклітини).

МАКРОТРОМБОЦИТ (лат. *macrthrombocytus*; макр+ тромбоцит) – клтина крові, яка в 2–3 рази перевищує за розмірами нормальний тромбоцит, прдукується кістковим мозком при хворобах системи згортання крові.

МАТКА (лат. *uterus*, гр. *metra*) – непаний гладеньком'язовий порожнистий оган, в якому розвивається ембріон, виншується плід. Стінка М. побудована з трьох оболонок: слизової (ендометрій), м'язової (міометрій) та серозної (периметрій). Ровивається з дистальних парамезонефралних (мюллерових) проток наприкінці 3-го місяця. Верхні відділи парамезонефральних каналів формують маточні труби. М. і піхва утворюються із нижніх частин обох пармезонефральних проток, які зливаються в одну протоку. Під час розвитку жіночої

статевої системи мезонефральна (вольфва) протока редукується.

МАТОЧКА ПЕРЕДМІХУРОВА (лат. *utriculus prostaticus*) – сліпа кишеня у переміхуровій залозі, яка відкривається у сечінник щілиноподібним отвором на верхівці сім'яного горбка; є рудиментарним залишком нижніх кінців парамезонефральних проток.

МАТРИКС (лат. *matrix* – першопричина, основа, джерело, стовбур, від якого ростуть гілки) – сукупне поняття, під яким розуміють дрібнозернисту в'язку міжклітинну або внтрішньоклітинну речовину (М. кістки, М. мітхондрії), або сукупність клітинних елементів, які забезпечують ріст і фізіологічну регенрацію морфологічних структур (М. волоса, М. нігтя тощо).

МЕГАКАРІОБЛАСТИ (лат. *megakaryoblastis*; гр. *megas* – великий + гр. *karyon* – ядро + гр. *blastos* – зародок) – перші морфологічно розпізнавані клітини тромбоцитопоезу. Мають округлу форму, діметр 25–40 мкм; ядро інтенсивно базофільне з рівномірним розподілом хроматину, з 1–3 ядерцями; цитоплазма базофільна, її перифрійна зона пронизана вгинаннями цитолеми, що утворюють складні демаркаційні трубоки. Диференціюються у промегакаріоцити.

МЕГАКАРІОЦИТИ (лат. *megacaryocytis*; гр. *megas* – великий + гр. *karyon* – ядро + гіст. *cytus* – клітина) – клітини тромбоцтопоетичного диферону, які утворюються із промегакаріоцитів і дають початок тромбцитам; є найбільшими клітинними елементми червоного кісткового мозку з діаметром 50–100 мкм, мають поліморфні фрагментовні ядра з сітчастою структурою, цитоплазму з еозинофільною зернистістю. Остання роділяється на оточені біомембраною фраменти, що відокремлюються від

клітини у вигляді тромбоцитів (3–4 тисячі з одного мегакаріоцита).

МЕЗЕНТЕРІЙ (лат. *mesenterium*) – брижа, яка є подвійним мезодермічним прошарком, що утворюється при сходженні правої і лвої порожнин тіла та їх зрощення зі стінками вище і нижче кишечнику. Внаслідок цього кшечнику виявляється підвішаним до спинної та черевної серединних ліній. Черевний М. зберігається у хребетних у ділянці серця, пчінки і в задній частині тіла, але видозмінюється у зв'язки, що підтримують органи.

МЕЗЕНХІМА (лат. *mesenchyma*; гр. *mesos* – середній, проміжний, *enchymo* – наливати, наповнювати) – пухка волокниста неоформлена ембріональна сполучна тканна багатоклітинних тварин і людини, яка виникає на ранніх стадіях їх розвитку, головним чином з мезодерми, у меншій мірі – з ектдерми. У зв'язку з цим, розрізняють ентомзенхіму, яка розвивається з енті мезодерми, та ектомезенхіму. Похідними ентомезенхіми є тканини внутрішнього середовища – усі види сполучних тканин, кров, гладкі міоцити. Утворюється як мінімум з трьох джерел – всцерального листка спланхнотома, дерматма, склеротома. Із мезенхіми розвивається вся сполучна тканина.

МЕЗЕНХІМА ЗАРОДКОВА (лат. *mesenchyma embryonis*) – сполучна тканина у більшості багатоклітинних тварин і людини. На ранніх стадіях зародкового розвитку склдається з рухливих клітин-відростків, більша частина яких потім втрачає рухливість, при цьому клітини з'єднуються відростками в мрежу (синцитій) або утворюють місцеві скучення. Виникає за рахунок клітин, виселених з різних зародкових листків.

МЕЗЕНХІМА СКЛЕРОТОМІВ (лат. *mesenchyma sklerotomii*) – оточує пухирці головного мозку і органів чуття, що розвваються, утворює хрящову капсулу, *cranium primordiale* (первинний), яка, на відміну від хребетного стовпа, залишається несегметованою. Хорда проникає в череп до гіпофза, *hypophysis*, внаслідок чого череп ділять по відношенню до хорди на хордальну і прхордальну частини. У прехордальній частині попереду гіпофіза закладається ще пара хрщів, або черепних щаблин, *trabeculae cranii*, які зв'язані з хрящовою носовою капсулою, що лежить попереду та формує орган нюху. З боків від хорди розташовуються хрящові пластинки parachordalia. Згодом *trabeculae cranii* зростаються з *parachordalia* в одну хрщову пластинку, а *parachordalia* – з хрящвими слуховими капсулами, що закривають зачатки органа слуху. Між носовою і слуховою капсулами з кожного боку черепа формується поглиблення для органа зору.

МЕЗОГАСТРІЙ ВЕНТРАЛЬНИЙ (лат. *mesogastrium ventralis*) – частина ветральної брижі зародка, що з'єднує шлунок з вентральною стінкою черевної порожнини. У 4-тижневого зародка шлунок має вигляд вретеноподібного розширення первинної передньої кишки, розташованого по серединній площині. Права половина целома в ділянці шлунка та його бриж (вентральної і дорсалної) виявляється досить відокремленою від решти очеревинної порожнини, за винятком невеликого чепцевого отвору. Вентральна брижа, що вкриває розвинуту печінку, пертворюється на зв'язки печінки (вінцеву, серпподібну, печінково-дванадцятипалокишкову, печінково-шлункову); вентральна брижа кшок каудальніше круглої зв'язки печінки пртягом ембріогенезу повністю зникає.

МЕЗОГАСТРІЙ ДОРСАЛЬНИЙ (лат. *mesogastrium dorsalis*) – частина дорсалної брижі зародка, що з'єднує шлунок із дрсальною стінкою черевної порожнини. Фомування передньої стінки заочеревинного простору тісно пов'язане з розвитком окрмих структур черевної порожнини ембріона. Серед них важливими є підшлункова залоза з дорсальним мезогастрієм і дванадцятипала кишка зі своєю брижею. Передня стінка заочеревинного простору – утворення втринне, яке пов'язане не з самостійним її ровитком, а з процесами ембріотопографічних перетворень органів черевної порожнини в цілому, а також підшлункової залози і двнадцятипалої кишки з відповідними частнами загальної дорсальної брижі зокрема. Наприкінці 4-го тижня розвитку М.д. являє собою товстий шар мезенхімної тканини, що проходить у сагітальній площині між кишкою і задньою стінкою тулуба. Частина дорсалної брижі, яка підтримує шлунок, називається брижою шлунка або М. д.. Між правим і лівим листками первинної дорсальної брижі на ріні дванадцятипалої кишки починає свій ровиток підшлункова залоза. Надалі залоза прмує у М. д. Уже протягом 6-го тижня розвитку задня стінка майбутньої очеревинної поронини подовжується та зміщується від М. д. влво і каудально, який згодом перетворюється в чотиришаровий фартух – великий чепець. Лівобічне зміщення М. д. по відношенню сгітальної площини і його краніокаудальний ріст зумовлені поворотом шлунка та ростом хвостатої частки печінки. У процесі наступнго розвитку проксимальна частина М. д. з пішлунковою залозою зміщується в бік задньої черевної стінки і зрощується з пристінковою очеревиною. Наприкінці 3-го місяця емброгенезу голівка і тіло залози по відношенню до очеревини розташовані ретроперитонально, а впродовж 4-

го місяця процес злитя дорсального мезогастрія та пристінкової очеревини охоплює практично всю довжину підшлункової залози. Вона врешті-решт щільно стикається з дорсальною стінкою тулуба, будучи покритою спереду очеревиною, що являє собою праву поверхню первинної згальної дорсальної брижі. Ліва ж поверхня первинної брижі та первинна пристінкова очеревина задньої черевної стінки, що зрщуються між собою, перетворюються у запішлункову фасцію. Названа фасція відмежовує підшлункову залозу, яка з часу зачатку з усіх боків була оточена листками дорсальної бржі, від органів та структур, зачаток яких відбвається у презумптивному заочеревинному просторі.

МЕЗОДЕРМА СОМАТИЧНА (лат. *mesoderma somatica*) – зовнішній шар среднього зародкового листка, сегментована на ряд сомітов, складається з дорсального листка, з якого формуються серозні оболоки, і вентрального листка, або спланхнічної мезодерми з якої утворюється серце, кора надниркових залоз, строма гонад, сполучна і гладеньком'язова тканини внутрішніх органів і кровоносних судин.

МЕЗОДЕРМА (лат. mesoderma; син.: мзобласт) – середній зародковий листок, що виникає під час другої фази гаструляції і роташовується між екті ентодермою. М. бічної пластинки в подальшому розпадається на два шари: зовнішній – **соматичну** (парієтальну) М. (соматоплевру) і внутрішній – М. внутріних органів, або **вісцеральну** (спланхноплеру) – спланхнічну М. Перший шар, з якого розвивається парієтальний листок серозної оболонки, тісно зростається з ектодермою і елементами дерматомів, що проникають у неї. Другий – об'єднується з ентодермою і є початком вісцерального листка серозної оболонки та його похідних.

Між соматичною і вісцеральною М. розташована порожнина – **целом**.

МЕЗОДЕРМА ВНУТРІШНІХ ОРГАНІВ (лат. *splanchnomesoderma*; син.: планхномезодерма, спланхноплевра) – частина латеральної мезодерми, з якої розвиваються вісцеральні листки плеври, очеревини і бржі, серце, ендотелій судин, сполучна і глденька м'язова тканина внутрішніх органів.

МЕЗОДЕРМА, ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ (лат. *mesoderma*, *differentiation*) – поділяється в кожній мезодермальній пластинці на три частини: 1) дорсальну (соміти); 2) проміжну (сегментні ніжки або нефротоми); 3) вентральну (спланхнотома). Дорсальна частина товщає і підрозділяється на окремі ділянки (сегмети) – соміти. У свою чергу, в кожному соміті виділяють три зони: 1) периферичну (дермтом); 2) центральну (міотом); 3) медіальну чатину (склеротом).

МЕЗОДЕРМИ ПАРІЄТАЛЬНИЙ ЛИСТОК (лат. *mesoderma parietale*) – один із двох листків спланхнотома, прилеглий до шкірної ектодерма.

МЕЗОДУОДЕНУМ (лат. *mesoduodenum*; *meso* – між; *duodenum* – дванадцятипала кишка) – починає розвиватися з каудалної частини передньої кишки, з краніальної частини середньої кишки і спланхнічної мзодерми. У результаті швидкого росту обох частин дванадцятипалої кишки відбувається обертання шлунка, зміщення його кардальної частини вліво, а воротарної частини – вправо, відбувається згинання дванацятипалої кишки до задньої стінки тулуба, а також ріст печінки переважно вправо і дрсально. Все це призводить до вкорочення брижі дванадцятипалої кишки та формуваня С-подібної форми петлі. Починаючи з 8-го тижня ембріогенезу, брижа дванадцятиплої кишки починає

розсмоктуватися і кишка поступово наближається до задньої стінки тулуба. Упродовж 3-го місяця дванадцятипала кишка уже щільно стикається із задньою стінкою в межах каудальної ділянки низхідної частини, нижнього вигину та горизонтальної частини. Проксимальна частина брижі попречної ободової кишки і набуває вторинного покриття, дванадцятипала кишка, за виняком привоpотарної частини, опиняється в зочеревинному просторі. Внаслідок такого складного ембріонального перетворення формується дванадцятипала фасція.

МЕЗОНЕФРОС (гр. *mesos* – середній, *nephros* – нирка; син.: первинна, або тулбова, нирка, вольфове тіло) – парний орган виділення в хребетних. Виникає ще до того, як повністю зникає пронефрос. Розвивається з мезобластичної проміжної клітинної ткнини. Складається з канальців, що закінчюються у пронефротичній вольфовій протоці. З'являється спочатку на рівні верхніх груних сегментів, а потім каудальний відділ його опускається до рівня III поперекового сегмета. У цей період починають функціонувати клубочки та збиральні канальці. На 12–14-му тижнях розвитку настає дегенерація М., злишаються лише його залишки з невеликою частиною збірних канальців.

МЕЗОТЕЛІЙ (лат. *mesothelium*; гр. *mesos* – середній + *epitelium* – епітелій) – одношаровий плоский епітелій, що утворює внутрішній шар листків очеревини, плеври, перикарда – утворюється з мезодерми. Склдається з одного шару плоских багатокутних клітин, щільно зімкнутих краями. У ссавців і людини зовнішня поверхня клітин М. покрита мікроворсинками, що сприяють поглинанню та виділенню цими клітинами порожнинної рідини. М. дуже чутливий до зовнішніх вплвів. При подразненні серозних оболонок і зпальній реакції порушується безперервність шару М., його

клітини руйнуються і оголюються, прилегла сполучна тканина, клітини якої проникають у подразнену ділянку і фагоцитють відмерлі ділянки тканини (у разі септиного запалення – також бактерій). Потім сплучна тканина розростається, відмежовуючи вогнище подразнення і утворюючи спайки. М. наростає на спайках, перешкоджаючи їх подальшому розвитку і зрощенню внутрішніх органів.

МЕЗОТЕЛІОЦИТИ (лат. *mesotheliocyti*; *mesotelium* – мезотелій + гіст. *cytus* клітна) – загальна назва плоских полігональних клітин, які утворюють мезотелій.

МЕЙОЗ (гр. *mejosis* – зменшення, син.: редукційний поділ) – форма клітинного пділу (редукційний і екваційний); одна з форм непрямого клітинного поділу, в результаті якого виникають клітини з гаплоїдним набром хромосом (статеві клітини). Цей процес займає два клітинних цикли за відсутності синтезу ДНК у другому мейотичному подлі. Відновлення диплоїдного числа хромсом відбувається в результаті запліднення. Є обов'язковою ланкою статевого процесу і умовою формування статевих клітин. При М. відбувається не тільки редукція числа хромсом до гаплоїдного їх числа, але й здійснюється надзвичайно важливий генетичний прцес – обмін ділянками між гомологічними хромосомами, процес, який отримав назву кросинговеру. Біологічне значення полягає в підтримці постійності каріотипу в ряді пколінь організмів даного виду і забезпечення можливості рекомбінації хромосом і генів при статевому процесі. М. – один із ключових мханізмів спадковості та спадкової мінливості. Поведінка хромосом при М. забезпечує викнання основних законів спадковості. Залено від місця М. у життєвому циклі організмів розрізняють два типи М.: гаметний, або темінальний, відбувається в статевих органах і призводить до утворення

гамет; зиготний, або початковий, відбувається в зиготі відразу після запліднення і призводить до утворення гаплоїдного міцелію (див. також *Фази мейоза*).

МЕКОНІЙ (лат. *meconium*) – першородні калові маси, нормальні випорожнення новнародженої дитини. Утворюється в кишечнку плода, виділяється під час пологів і на 1–2- й добі після них. Є темно-зеленою однорідною масою без запаху; складається із секретів ріних відділів травного тракту, злущеного епітлію і навколоплідних вод. Упродовж 4–5 днів меконій поступово заміщується нормальним калом грудної дитини.

МЕЛАНОСОМА (лат. *melanosoma*; гр. *melanos* – чорний + гр. *soma* – тіло) – отчений біомембраною овальний пухирець у цитоплазмі меланоцита, включає 3–15 мелнінових гранул.

МЕЛАНОФОРОЦИТИ (лат. *melanophrocytis*; гр. *melanos* чорний + гр. *phoros* носій + гіст. cytus клітина) – клітини, що містять у цтоплазмі меланін, але самі його не синтезють, а фагоцитують із мікрооточення (епідемальні епітеліоцити та макрофаги, пігментні клітини дерми тощо).

МЕЛАНОЦИТИ (лат. *melanocyti*; гр. *melanos* – чорний + *cytus* – клітина; син.: меланобластоцити, пігментні клітини) – спціалізовані клітини шкіри, що виробляють пігмент меланін. М. – клітини з відростками,

МЕМБРАНА КЛІТИННА (лат. *cytolemma*, *plasmalemma*; син.: цитопламатична мембрана, плазматична мембрана, плазмолема) – мембрана, яка відокрелює цитоплазму клітини від навколишнього середовища або від оболонки клітини (у рослинних клітинах). Товщина – 7–10 нм. Компоненти М. к. формуються в гранулярній ендоплазматичній сітці, потім модифікуються в комплексі Гольджі. Відіграє важливу роль в обміні речовин між клітиною і навколишнім середовищем, у переміщенні

клітин і утвренні міжклітинних контактів. Є напівпрникною, має заряд (позитивний заряд зовні, різниця потенціалів 20–100 мВ). На зовнішній поверхні тваринних клітин розташовується глікокалікс. Рецептори клітини знаходяться безпосередньо на зовнішній поверхні М. к. або в глікокаліксі. Бере участь у фагоцитозі, піноцитозі.

МЕМБРАНА БАЗАЛЬНА (*лат. membrana basalis*) – тонкий міжклітинний шар епітелію, окремі м'язові волокна і шванівські клітини, що відокремлюють їх від прилеглої сполучної тканини; похідна діяльності клітин епітелію і сполучної тканини; утворена колгеном, протеогліканами і глікопротеїнами. Має товщину близько 1,0 мкм і складається з двох пластинок: світлої (lamina lucida) і теної (lamina densa). Світла пластинка включає аморфну речовину, збіднену білками, але багата іонами кальцію. Темна пластинка має багатий білками аморфний матрикс, в який вкраплені фібрилярні структури (колаген IV типу), що забезпечують механічну міцність мембрани. Глікопротеїни М. б. – фібронетин і ламінін – виконують роль адгезивного субстрату, до якого прикріплюються епітелоцити. Глікопротеїни М. б. індукують проліфрацію і диференціювання епітеліоцитів при регенерації епітелію. Найбільш міцно клітни епітелію пов'язані з М. б. у ділянці напідесмосом. Тут від плазмолеми епітеліоцитів через світлу пластинку до темної пластинки базальної М. б. проходять «якірні» філамети. У цій же ділянці, але з боку прилеглої сполучної тканини, у темну пластинку М. б. вплітаються пучки фібрил колагену VII типу, що забезпечують міцне прикріплення епітліального шару до прилеглої тканини. Функції М. б.: механічна (закріплення епітеліоцитів), трофічна і бар'єрна (вибірковий транспорт речовин), морфогенетична (забезпечення процесів

регенерації і обмеження можливотей інвазивного росту епітелію).

МЕМБРАНА БІОЛОГІЧНА ЕЛЕМЕНТАРНА (лат. *membrana* – перепонка) – є основним компонентом плазмолеми, побудована з біліпідного шару, в якому розташовуються інтегральні та напівінтегральні білки (рідинно-мозаїчна модель будови).

МЕТАБОЛІЗМ (гр. *metabole* – зміна) – обмін речовин, сукупність процесів катаблізму і анаболізму в рослинах, тваринах, мкроорганізмах.

МЕТАБОЛІЗМ КЛІТИНИ (лат. *metabole* – перетворення, зміна) - внутрішньоклітинний обмін речовин, найбільш виражений в інтерфазний період. Складається з процесів синтезу (анаболізм) та розпаду (катаболізм) органічних сполук.

МЕТАНЕФРОС (лат. *metanephros*; гр. *meta* – між, після, через, *nephros* – нирка; син.: вторинна нирка, кінцева нирка, тазова нирка) – парний орган виділення зародків вищих хребетних у людини; закладається на другому місяці утробного розвитку у хвотовій частині ембріона на рівні II і III крижових хребців і надалі замінює мезонефрос. Сечові канальці утворюються з несегментованої длянки заднього відділу нефротома. Починються мальпігієвими тільцями, а іншим кінцем відкриваються в сечовід (виріст вольфового тіла). Сечовідний зачаток (метанефротичний дивертикул) росте краніально. Оточений мтанефрогенною бластемою, сечовід шляхом ділення верхнього свого кінця дає початок мисці, великим і малим чашечкам, а при пдальшому поділі – збірним канальцям ники. З 3-го місяця М. лежить вище первинної нирки, яка підлягає редукції в другій половині ембріогенезу. Починає функціонувати з другої половини

ембріогенезу, забезпечує сечовидлення на протязі всього життя організму.

МЕТАФАЗА (лат. *metaphases*; гр. *meta* – між, після, + гр. *phasis* – поява) – одна зі стдій мітотичного поділу клітини. Виділяють два періоди М.: метакінез – хромосоми зосережуються в екваторіальній ділянці веретена поділу клітини, утворюючи так звану екватріальну пластинку, і власне М.– встановлється зв'язок між хромосомальними ниткми веретена та центромерами і відбувається роз'єднання хромосом на хроматиди. У ріних клітинах метафаза триває від 0,3 до 175 хв (див. також *Мітоз*, *Фази мітозу*).

МЕТОРИЗИС (лат. *methorízo* – визнчає межу) – процес фронтального зміщення меж між сусідніми ембріональними листками в ході філі ембріогенезу, у результаті чого матеріал одного зачатка може бути розташваним у місці, де раніше знаходився інший ембріональний зачаток (наприклад, зсув межі між екті ентодермою і, відповідно, епітелєм шкірного і кишкового типів травної трубки, між екті мезодермою в жіночих статевих шляхах).

МІЄЛОБЛАСТИ (лат. *myeloblastis*; гр. *myelos* – мозок + гр. *blastos* – паросток) – перші морфологічно розпізнавані клітини гранулоцитопоезу діаметром біля 20 мкм; в ядрах містять ніжну сіточку хроматину, кілка ядерець, азурофільну зернистість, цитплазма базофільна. Морфологічно ідентичні М., комітовані по шляху диференціації, тобто серед них є базофільні, еозинофільні та нетрофільні; є попередниками промієлоцитів.

МІЄЛОПОЕЗ (лат. *myelopoesis*; гр. *myelos* – мозок + гр. *poesis* – утворення) – процес утворення гранулоцитів, моноцитів, тромбоцитів та еритроцитів у червоному кісковому мозку.

МІЄЛОЦИТИ (лат. *myelocytis*; гр. *myelos* – мозок + *cytus* – клітина) – клітини гранулцитарного ряду гемопоезу, утворюються з промієлоцитів, диференціюються в метамілоцити; розрізняють ацидофільні, базофільні та нейтрофільні М.

МІКРОМЕРИ (лат. *micromeri*; гр. *mikros* – малий + гр. *meros* – частинка) – малі блатомери, які утворюються поряд із великими (макромерами) при повному нерівномірному дробленні (наприклад, в амфібій); розташовуються в ділянці склепіння бластули на місці колишнього анімального полюса зиготи.

МІКРОТРУБОЧКИ (лат. *micros* – малий та *tubulus* – трубочка) – субмікроскопічні немембранні органели, побудовані з білків тубулінів. Утворюють веретено поділу, забезпечують рухливість клітин та беруть участь у формуванні цитоскелету.

МІКРОТРУБОЧКИ (лат. *microtubuli*; гр. *mikros* – малий + лат. *tubulus* трубочка) – субмікроскопічні немембранні органели цтоплазми, побудовані з глобулярного білка тубуліну, молекули якого полімеризуються з утворенням порожнистих циліндрів; виконють функції цитоскелета, а також транспорту клітинних органел. Представляють собою прожнисті циліндри близько 25 нм у діаметрі, стінки яких складені з 13 протофіламентів, кожен з яких у свою чергу представляє лініний полімер із димерів білка тубуліну. Димер складається з двох субодиниць – альфі бетформи тубуліну. М.– украй динамічні структури, що споживають ГТФ у процесі плімеризації. Основні функції: внутрішньоклтинний транспорт (вони слугують «рейками», вздовж яких переміщуються молекулярні мотори – кінезин і динеїн); складають оснву аксонеми – структури, що

підтримує війки і джгутики; утворюють веретено поділу; беруть участь в утворенні стінок рослинних клітин.

МІКРОФІЛАМЕНТИ (лат. *micros* – малий, лат. *filum* – нитка) – субмікроскопічні немембранні структури – волоконця, що складаються з білків (наприклад: актин, міозин, тропоміозин, альфа-актинін). Формують скорочувальний апарат клітини і беруть участь в утворенні цитоскелету.

МІКРОЦИРКУЛЯТОРНЕ РУСЛО – функціональний комплекс дрібних кровносних судин (артеріол, гемокапілярів, венул, артеріоло-венулярних анастомозів), оточний лімфатичними капілярами та судинами разом із навколишньою сполучною тканною. Виконує функції регуляції кровопостчання органів, транскапілярного обміну, дрнажу, депонування крові.

МІНЛИВІСТЬ ЯКІСНИХ ОЗНАК (син.: якісна, переривчаста, або альтернатина мінливість) – характеризується наявністю стрибків. Спадкування якісних ознак зазвичай контролюється генами одного або декількох локусів, алелі яких володіють вираженим ідивідуальним проявом і розподіляються віповідно до законів Менделя. Для багатьох ознак людини характерне типове спадкуваня. Якщо загальна кількість структурних генів у людини дорівнює 100000, то кожен індивід може бути гетерозиготним у середньому по 30000 генах, чим і зумовлений надзвичайно високий генетичний поліморфізм осіб у ппуляціях.

МІНЛИВІСТЬ (англ. *variability*) – властвість організмів змінювати свою морфофізілогічну організацію, що зумовлює різноманіність індивідів, популяцій, рас і т.д. Факторами, які знижують ступінь М., є в основному прродний відбір і випадкові впливи. В основних

положеннях генетики є теза про те, що фнотип (зовнішні ознаки) – це результат взємодії між генотипом і середовищем. Генотип визначає кількість фенотипів, здатних утвортися в різних умовах навколишнього сереовища. В основі М. лежать або зміна реакції генотипу на фактори навколишнього сереовища, або зміна самого генотипу в результаті мутацій генів або хромосом, або їх комбінації. Діапазон проявів генотипу залежно від умов навколишнього середовища називають спаковою нормою реакції. До М. схильні будь-які особливості організму, будь-то морфологічні, фізіологічні або біохімічні ознаки, може охоплювати як кількісні (метричні) ознаки (нприклад, число пальців, хребців, маса і роміри тіла), так і якісні (наприклад, колір очей, забарвлення шкірних покривів).

МІНЛИВІСТЬ МЕТРИЧНИХ ОЗНАК – характеризується відсутністю стрибків, тому її називають поступовою (беперервною). Етапи кількісної мінливості в грпах осіб, як носіїв ознак, не можна чітко ромежувати, оскільки такі особи пов’язані одна з одною безліччю проміжних форм. Кількісні ознаки контролюються великим числом генів, які функціонують як єдина система (так звані полігени) і сильно змінюються під впливом факторів навколишнього середовища.

МІНЛИВІСТЬ МОДИФІКАЦІЙНА – це еволюційно закріплені реакції організму на зміни умов зовнішнього середовища при незмінному генотипі. Такий тип мінливості має дві головні особливості: 1) зміни зачіпають більшість або всі особини в популяції і у всіх них проявляються однаково; 2) зміни зазвчай мають пристосувальний характер. Спакові структури статевих клітин не змінюються; спостерігається лише зміна прояви генів у сматичних клітин, що виражається у фенотипі організму. Якщо ж вплив

факторів навколинього середовища значно перевищує межі, в яких можливе існування організму, або ж на організм впливає агент, не властивий тому середовищу, до якого йшла пристосувальна еволюція виду, то в таких випадках відбувється порушення розвитку, з'являються урджені вади розвитку або організм гине.

МІНЛИВІСТЬ НЕСПАДКОВА – мінливість, не пов'язана зі зміною генотпу, зумовлена впливом внутрішньої пзаклітинних факторів на прояв генотипу. Фактори навколишнього середовища впливють на прояв багатьох генів. Зміна тої чи іншої ознаки під впливом умов навколишнього средовища часто коливається в межах спадквої норми реакції даного виду і носить харатер адаптації, або пристосувань. Цю форму М. н. називають також модифікаційною.

МІНЛИВІСТЬ СПАДКОВА (ГЕНОТИПНА) – визначається генотипом і зберігається в ряді поколінь. Спадкову мінлвість поділяють на мутаційну і комбінативну. Складає частину загальної (фенотипової) мінливості, яка визначається генетичними відмінностями між особами або групами осіб. Провідну роль у процесах фенотпічної мінливості відіграє зміна генотипу в результаті мутацій структурних елементів ядра (ДНК хромосом). Генотипи є не чим ішим, як комбінаціями генів. Тому біологічне значення статевого розмноження полягає саме в тому, що формування різноманітних генотипів при такому розмноженні значно прискорюється. Поряд із мутаціями, джрелом фенотипічної мінливості є рекобінація генів. На ступінь генотипічної міливісті в популяції впливає також приплив генів з інших популяцій. Зміна генотипу призводить до зміни характеру розвитку тої чи іншої ознаки в даних умовах навколинього середовища, зміни спадкової норми реакції і появи різних

відхилень (спадкові аномалії розвитку). Схожість уроджених вад розвитку, що виникають у результаті дії пошкоджувальних факторів навколишнього середовища та спадкових аномалій, поянюється тим, що при мутації і під впливом тератогенів у клітинах тканин і органів прушуються одні і ті ж ланки біохімічних прцесів.

МІОБЛАСТИ (лат. *mioblastis*; гр. *mys*, *myos* – м'яз + гр. *blastos* – зародок) – млодиференційовані клітини, похідні міотомів, з яких шляхом злиття утворюються симплати – м'язові трубочки, які є попередниками скелетних м'язових волокон.

МІОСИМПЛАСТ (лат. *myosymplastis*; гр. *mys*, *myos* – м'яз + гр. *sym* – разом + гр. *plastos* – утворений) – неклітинна струтура, що утворюється в результаті злиття багатьох клітин-міобластів і є структурнфункціональною одиницею скелетної м'язової тканини. Має будову волокна діамтром 10–60 мкм і довжиною 1–40 мм; обмжений сарколемою, містить саркоплазму (цтоплазму) і велику кількість ядер, що лежать на периферії.

МІОТОМ (гр. *mys*, *myos* – м'яз, *tomos* – частина, шар) – зачаток скелетної мусклатури, середня частина сомітів у зародка хордових, клітини якої вступили в стадію гітогенетичної диференціації здатністю утврювати поперечносмугасту м'язову тканину скелетного типу. Закладається близько срока парних (справа і зліва від нотохорди) М. ділять на передвушні (три), які є джерлом розвитку м'язів ока, потиличні (чотири), шийні (вісім), грудні (дванадцять), поперекові (п'ять), крижові (п'ять) і куприкові (чотири). На ранніх стадіях ембріогенезу встановлюється зв'язок між М. і певною частиною нервових клітин відповідних невротомів. У подальшму розростаються у вентральному напрямку за сегментарним типом. Кожен з

них ділится на дорсальну і вентральну частини. З дрсальної частини розвивається автохтонна мускулатура спини, що іннервується задніми гілками спинномозкових нервів. Із вентралної частини виникають місцеві (автохтонні) м'язи передніх відділів тулуба і обох кінцівок, іннервація яких здійснюється передніми гіками спинномозкових нервів. На ранніх етпах розвитку зародка, у процесі формування М., у них вростають нервові волокна, які йдуть із відповідного сегмента нервової трубки. Кжен спинномозковий нерв ділиться на дві гіки – дорсальну і вентральну, що пов'язані з відповідними частинами М.

МІОФІБРИЛИ (лат. *myos* – м'яз, *fibrilla* – волоконце) – не мембранні спеціалізовані органели м'язових клітин, які виконують скорочувальну функцію та формуються з актинових та міози нових білків.

МІОЦИТИ ГЛАДЕНЬКІ (лат. *m. nonstruiati*; гр. *mys, myos* – м'яз + гіст. *cytus* – клітина; син.: гладкі м'язові клітини) – клітни видовженої (переважно веретеноподібної) форми, що є структурно-функціональними елементами гладенької м'язової тканини; звдяки наявності товстих (міозинових) та токих (актинових) міофіламентів здатні до скрочення.

МІОЦИТИ ЕПІТЕЛІОЇДНІ (лат. *m. epithelioidei*; гр. *mys*, *myos* – м'яз + гіст. *cytus* – клітина) – овальні світлі клітини, підбні до епітеліальних, які містяться в артріальному сегменті клубочкових артеріолвенулярних анастомозів, де вони замінюють гладкі міоцити і утворюють так звану подушку внутрішньої оболонки судини.

МІОЦИТИ (лат. *myocyti*; гр. *mys*, *myos* – м'яз + гіст. *cytus* – клітина; син.: м'язові клтини) – одноядерні м'язові клітини, що є структурно-функціональними елементами гладенької та серцевої м'язової тканини.

МІОЦИТИ СЕРЦЕВІ (лат. *m*. *cardiaci*; гр. *mys*, *myos* – м'яз + гіст. *cytus* – клітина; син.: кардіоміоцити) – м'язові клітини, що входять до складу міокарда; розрізняють типові (**скротливі**) та атипові (**провідні**).

МІОЦИТИ СЕРЦЕВІ ПРОВІДНІ (лат. *m*. *conducenti cardiaci*; гр. *mys*, *myos* – м'яз + гіст. *cytus* – клітина; син.: провідні кардіоміцити, атипові кардіоміоцити) – м'язові клітни середньої оболонки серця, що утворюють його провідну систему; мають світлу, збіднілу міофібрилами саркоплазму; розрізняють три морфофункціональних типи цих клітин – пейсмейкерні, перехідні і клітини пучка Гіса, його ніжок та волокон Пуркіньє.

МІОЦИТИ СЕРЦЕВІ СКОРОТЛИВІ (лат. *m*. *cardiaca*; гр. *mys*, *myos* – м'яз + гіст. *cytus* – клітина; син.: типові кардіоміоцити, скоротливі кардіоміоцити) – циліндричні клітини діаметром 15 мкм і довжиною близко 100 мкм, які, контактуючи «кінець у кінець», формують м'язові волокна міокарда; цитплазма багата міофібрилами, мітохондріями (саркосомами); спеціалізовані ділянки котактів між сусідніми клітинами мають назву вставних дисків; сусідні клітини зв'язані між собою чисельними щілинними контактами, які забезпечують метаболічну кооперацію структур міокарда.

МІТОЗ БАГАТОПОЛЮСНИЙ (лат. *mitosis multipolaris*; син.: мітоз мультиполяний, мітоз поліцентричний) – патологічний мітоз, що характеризується утворенням дкількох полюсів і веретен ділення і нерівнмірним розподілом хромосом між дочірніми клітинами; зумовлений аномалією репродуції центріолей.

МІТОЗ ОДНОПОЛЮСНИЙ (лат. *mitosis monopolaris*; син.: мітоз моноцентриний, мітоз уніполярний) – патологічний мітоз, зумовлений порушенням поділу

цетріолей з утворенням тільки одного полюса, у результаті чого хромосоми не розходяться, а формують одне поліплоїдне ядро.

МІТОЗ (лат. *mitosis*; від гр. *mitos* – ника) – механізм поділу клітин, коли материська клітина ділиться на дві дочірні. Забезпчує рівномірний розподіл структур клітини, її ядерної речовини хроматину, між двома дочірніми клітинами. Наявні в клітині хромсоми подвоюються, шикуються в клітини на екваторі, утворюючи мітотичну пластинку; до них прикріплені нитки веретена поділу, які розтягуються до полюсів клітини і клітини діляться, утворюючи дві копії початкового набору. Є одним із фундаментальних процсів онтогенезу. Зумовлює зростання багатклітинних еукаріот за рахунок збільшення популяції тканинних клітин. Дроблення зплідненого яйця і більшості тканин у тварин також відбувається шляхом М. На підставі морфологічних особливостей М. умовно пділяється на стадії: профазу, прометафазу, метафазу, анафазу, телофазу. Тривалість М. в середньому становить 1–2 години. У клітнах тварин М., як правило, триває 30–60 хв, а в рослинних – 2–3 години. Клітини людини за 70 років сумарно зазнають порядку 1014 клітинних поділів. Термін увів наприкінці 1870-х – початку 1880-х років німецький гітолог Вальтер Флеммінг для позначення прцесу непрямого ділення клітин.

МІТОЗ АБОРТИВНИЙ (лат. *mitosis abortiva*) – патологічний мітоз, у ході якого хромосоми передчасно деспіралізуються або піддаються пікнозу.

МІТОЗ АСИНХРОННИЙ (лат. *mitosis asynchronica*) – патологічний мітоз, при якму різні ядра в багатоядерній клітині починють ділитися неодночасно.

МІТОЗ КОЛХІЦИНОВИЙ (лат. *mitosis colchicinica*; син. домітоз) – патологічний мітоз, що характеризується зупинкою в прметафазі внаслідок часткової або повної дзорганізації мітотичного апарату; виникає при різних патологічних процесах (особливо у злоякісних пухлинах) або в результаті дії дяких речовин (наприклад, колхіцину).

МІТОЗ ПАТОЛОГІЧНИЙ (лат. *mitosis pathologica*; син.: мітоз аномальний, мітоз атиповий) – загальна назва форм мітозів, при яких спостерігаються відхилення від нормального процесу розподілу ядра; при малігнізації пухлини в ній значно зростає частота М. п.

МІХУРИ МОЗКОВІ (лат. *vesiculae cerebrales*) – потовщення (похідні) переднього кінця нервової трубки зародка, які є зчатками відділів головного мозку. Незабаром після її формування на головному кінці трубки виникають три спеціалізованих здуття – так звані первинні М. м. З кожного міхура розввається один із трьох основних «материків» мозку: передній, середній або задній мозок. Інша частина нервової трубки стає спиним мозком. Стадію трьох мозкових міхурів на 6–7-му тижні ембріогенезу змінює стадія п’яти мозкових пухирців: з першого мозковго міхура розвиваються півкулі великого моку, з другого – проміжний мозок, з третьго – середній мозок, з четвертого – задній мозок, з п’ятого – довгастий мозок.

МІХУРИ МОЗКОВІ ВТОРИННІ (лат. *vesiculae cerebrales secundus*) – числом п’ять; утворюється наприкінці 4-го тижня, завдяки формуванню додаткових звужень, які є джрелом утворення п’яти відповідних відділів головного мозку. Поділ на вторинні мозкові міхури стосується лише переднього і ромбподібного міхурів, оскільки середній міхур не ділиться. Таким чином, на початку другого місяця ембріонального розвитку головний мозок склдається з

таких послідовно роташованих М. м.в.: 1) *telencephalon*, кінцевий мозок; 2) *diencephalon*, проміжний мозок; як кінцевий, так і проміжний мозок є похіними переднього мозку, prosencephalon; 3) *mesencephalon*, середній мозок, утворється з первинного середнього мозкового міхура; 4) *metencephalon*, задній мозок; 5) *myelencephalon*, довгастий мозок; як задній, так і довгастий мозок утворюються внаслідок поділу ромбоподібного мозку (первинного заднього міхура).

МІХУРИ МОЗКОВІ ПЕРВИННІ (лат. *vesiculae cerebralesprimus*) – числом три; преднє здуття нервової трубки, що заходить у лобову ділянку зародка і є найбільшим – передній мозок, *prosencephalon*. Середній мозковий міхур, *mesencephalon*, невеликий, він відокремлений від інших невеликими звженнями. Задній мозковий міхур називається ромбоподібним мозком, *rhombencephalon*, каудально від нього розташовується спинний мозок.

МІШКИ ЛІМФАТИЧНІ (лат. *lymphatic velitae*) – ембріологічні джерела розвитку лімфатичної системи; утворюються у зародків 6-го тижня. Це відбувається за рахунок судин первинного судинного сплетення, що відкремлюються і сліпо замикаються на шийних рівнях передніх кардинальних вен. Ці мішки до кінця 7-го тижня знову вступають у зв’язок з венозною системою, відкриваючись у предні кардинальні вени. З’єднуючись із подбними ж М. л., що виникають в інших ділянках тіла (підключичні в пахвовій ділянці, цистерна в поперековій ділянці, зачатки грудної пртоки і т.д.), яремні М. л. беруть участь в утвренні первинної, ще слабко розгалуженої ліфатичної системи зародка. Дрібні лімфатичні судини виникають шляхом поступового росту на периферію

ендотеліальних нащадків цієї системи, спочатку суцільних, а потім поронистих.

МІШОК ЖОВТКОВИЙ (лат. *saccus vitellinus*) – орган живлення, дихання і кровтворення в зародків. Під ентодермою накопчується рідина, яка відсуває позазародкову мезенхіму, формуючи пухирець з рідиною (жовчний пухирець). Виникає на ранніх стадях зародкового розвитку шляхом обростання жовтка ентодермою і вісцеральним листком бокових пластинок і являє собою виріст среднього відділу первинної кишки. У стінці М. ж. утворюються клітини крові і кровононі судини, які забезпечують перенесення пживних речовин до зародка та його дихання. З розвитком зародка розміри М. ж. скорочуються, його порожнина зменшується. Він або поступово втягується в порожнину тіла і резорбується, або відокремлюється від тіла. Стінка М. ж. складається з позазародкової ентодерми і позазародкової мезенхіми, яка називається позазародковою, оскільки вона вийшла за межі зародкового диска.

МОЗОК РОМБОПОДІБНИЙ (лат. *rhombencephalon*) – частина головного моку; ділиться на задній (*metencephalon*) і двгастий (*myelencephalon*). Із заднього мозку формується мозочок (спочатку черв'як мзочка, потім півкулі), а також міст. Довгастий мозок перетворюється на *medulla oblongata*. Стінки М. р. товщають як із боків, так і на дні, тільки склепіння залишається у вигляді токої пластинки. Порожнина перетворюється на IV шлуночок, який сполучається із сільвієвим водопроводом і з центральним каналом спинного мозку.

МОЗОК ГОЛОВНИЙ (лат. *encephalon*, гр. *cerebrum cranialis*) – розвивається в пердній (ростральній) частині мозкової трубки з двох первинних мозкових міхурів, що

виникають у результаті нерівномірного росту стінок нервової трубки (архенцефалон і дейтеренцфалон). Дейтеренцефалон, як і задня частина мозкової трубки (згодом спинний мозок), роташовується над хордою. Архенцефалон має зачаток попереду неї. На початку 4-го тижня утробного розвитку дейтеренцефалон ділится на середній (*mesencephalon*) і ромбоподіний (*rhombencephalon*) міхури. Архенцефалон перетворюється на цій (триміхурній) стадії в передній мозковий міхур (*prosencephalon*). У нижній частині переднього мозку випинються нюхові вип'ячування (з них розвивються нюховий епітелій носової порожнини, нюхові цибулини і тракти). З дорсолатеральних стінок переднього мозкового міхура вступають два очні пухирці. Надалі з них розвваються сітківка очей, зорові нерви і тракти. На 6-му тижні ембріонального розвитку пердній і ромбоподібний міхури діляться кожен на два, і наступає п'ятиміхурова стадія. Предній міхур диференціюється з утворенням кінцевого мозку (*telencephalon*), який роздляється подовжньою щілиною на дві півкулі. У ділянці кінцевого мозку, починаючи з 6-го тижня, виявляються зачатки двох півкуль. Вони ростуть найінтенсивніше і поступово розростаються так, що прикривають зверху і з боків майже всі інші відділи мозку. На ветральній поверхні кожної півкулі утворюється невелике випинання, що є зачатком нюхового мозку. У середині півкуль шляхом випинання в порожнину бічних шлуночків розростаются ядра смугастого тіла. На поверхні півкуль утворюється кора головного мозку. Починючи з другої половини утробного розвитку, спостерігається утворення борозен і звивин. Першою утворюється найбільша латеральна (сільвієва) борозна, а потім – центральна (роландова), шпорна та інші борозни. Протгом

останніх місяців розвитку поверхня пікуль набирає складчастої форми. Порожнини кінцевого мозку перетворюються в бічні шлночки. У проміжному мозку з латерального боку найсильніше розростаються чутливі ядра таламуса. Тут же формується надталмічна ділянка з епіфізом. Вентральна частна проміжного мозку утворює підталамічну ділянку і задню частку гіпофіза. Порожнина проміжного мозку формує непарний III шлночок. З проміжного мозку шляхом випинаня утворюються очні пухирці, з яких розвваються сітківка, зорові нерви і зорові тракти. Середній мозок диференціюється в чотиргорбкове тіло і ніжки мозку, а його поронина утворює водопровід середнього мозку (сільвіїв водопровід). У межах заднього мозку з дорсального боку інтенсивно розвивається мозочок, а з вентрального – формується міст. П'ятий мозковий міхур перетворюється в двгастий мозок. Задній та довгастий мозок збрігають спільну порожнину ромбоподібного мозку, з якої утворюється IV шлуночок. Його дном є ромбоподібна ямка, що має відповідну форму.

МОЗОК КІНЦЕВИЙ (лат. *telecephalon*) – похідне першого мозкового міхура; представлений двома півкулями, *hemispheria cerebri*. До складу кожної півкулі входять: плащ, або мантія, *pallium*, нюховий мозок, *rhinencephalon*, і базальні ядра. Заликом первинних порожнин обох міхурів М. к. є бічні шлуночки, *ventriculi laterales*. Таким чином, закладаються дві півкулі головного мозку і два бічних шлуночки, кожен з яких з'єднується з порожниною третього шлночка за допомогою міжшлункового отвору (Монроі).

МОЗОК КІСТКОВИЙ (лат. *medulla ossium*) – центральний орган кровотвореня, розташований у губчастій речовині кісток і кістково-мозкових порожнинах. Виконує також функції біологічного захисту організму і кісткоутворення. За

структурними й функцональними особливостями його можна роздлити на червоний (*medulla ossium rubra*), що є джерелом кровотворення, і жовтий (*medulla ossium flava*), який є неактивним. З'являється вперше на 2-му місяці утробного розвитку в ключиці ембріона. На 3-му місяці він утврюється у плоских кістках: лопатках, тазових кістках, потиличній кістці, ребрах, груднині, кістках основи черепа і хребцях, а на початку 4-го місяця розвивається також у трубчастих кістках кінцівок. На 5-му місяці ембріогенезу К. м. функціонує як основний кровотворний орган, забезпечуючи диференційоване кіскомозкове кровотворення з елементами грнулоцитарного, еритроцитарного та мегакациоцитарного рядів.

МОЗОК КІСТКОВИЙ ЖЕЛАТИНОЗНИЙ (лат. *medulla ossium gelatinosa*) – видозмінений у старечому віці жовтий кістквий мозок, адипоцити якого втрачають жир; має червонуватий відтінок і драглисту косистенцію.

МОЗОК КІСТКОВИЙ ЖОВТИЙ (лат. *medulla ossium flava*; син.: жировий кістковий мозок) – нефункціонуючий кістковий мозок діафізів трубчастих кісток; має жовтий колір, зумовлений наявністю адипоцитів, що містять ліпохромний пігмент. З'являється у діафізах кісток дітей після досягнення трирічного віку; при значних крововтратах і деяких інших функціональних станах у кісткового мозку вникають вогнища гемопоезу. Різкої межі між жовтим і червоним кістковим мозком не інує. Невелика кількість адипоцитів постійно трапляється і в червоному кістковому мозку. Співвідношення жовтого і червоного кісткового мозку може мінятися залежно від віку, умов харчування, нервових, ендокринних і інших чинників.

МОЗОК КІСТКОВИЙ ЧЕРВОНИЙ (лат. *medulla ossium rubra*) – функціонально активний кістковий мозок,

розміщений у дрослих переважно в кістках хребта та плоских кістках скелета; має темно-червоний колір, напіврідку консистенцію. Строма утворена ретикулярною сполучною тканиною, у петлях якої містяться кровотворні елементи. Тканна має густу сітку кровоносних судин із спцифічними капілярами – синусоїдами. Має велику кількість нервових закінчень. Містить основну частину стовбурових кровотвоних клітин, тут відбувається розвиток клітин лімфоїдного і мієлоїдного рядів; здійснюється універсальне кровотворення, тобто всі види мієлоїдного кровотворення, початкові етапи лімфоїдного кровотворення і, моливо, антигеннозалежне диференціювання В-лімфоцитів. М. к. ч. розвивається з мезенхми, причому ретикулярна строма червоного кісткового мозку розвивається з мезенхіми тіла зародка, а стовбурові кровотворні клітни розвиваються з позазародкової мезенхіми жовткового мішка і вже потім заселяють реткулярну строму. Функцію гемопоезу регулює нервова система та різні гуморальні чинники (гормони гіпофіза, кори надниркових залоз тощо).

МОЗОК ПРОМІЖНИЙ (лат. *diencphalon*) – задня частина переднього міхура (на 4-му тижні розвитку зародка передній моковий міхур ділиться на два: кінцевий, з якого розвиваються півкулі великого мозку, та прміжний, з якого утворюється проміжний мзок). Розміщений вище від середнього мозку під мозолистим тілом. Зверху і з боків прикртий і зростається з півкулями кінцевого моку. До складу М. п. входять таламічна ділянка, яка включає в себе зоровий горб (таламус), надгорбову, загорбову та підгорбову ділянки (гіпоталамус). Порожниною М. п. є третій шлночок (*ventriculus tertius*). Це щілиноподібний простір, розміщений у серединній площині між зоровими горбами. Внизу третій шлунчок переходить у сільвіїв

водопровід, а звеху через парні отвори сполучається з бічними шлуночками великих півкуль. Функціонально і морфологічно він пов'язаний із підкірковим центром чуття (зору, слуху). Найбільшої тощини досягають бічні стінки М. п., які перетврюються у зорові горби, або таламус (підкіковий центр чутливості).

МОЗОК СЕРЕДНІЙ (лат. *mesencephlon*) – відділ головного мозку, включений у стовбур головного мозку. Розташований між мостом та проміжним мозком, забезпечує морфологічний і функціональний зв'язок цих відділів мозку. Утворюється із третього мокового міхура. Стінки його гладшають рівнмірно, а порожнина перетворюється на вузкий канал (сільвіїв водопровід), що сполучає III і IV шлуночки. З дорсальної стінки розвваєтся покривна пластинка (чотигорбкове тіло), а з вентральної – ніжки М. с. Клітини основної пластинки диференціюються в рхові ядра трьох та чотирьох пар черепних нрвів. З крилової пластинки клітини мігрують у дорсальному напрямку, диференціюються в ядра верхніх і нижніх горбків, а вентрально розвиваються в червоне ядро, ретикулярну формацію.

МОЗОК СПИННИЙ (лат. *medulla spinalis*) – орган центральної нервової ситеми, який починається під великим потличним отвором черепа і закінчується між першим і другим поперековими хребцями. Складається із центрально розміщеної сірої речовини (тіл нейронів, що формують пердні, бічні і задні роги) і розміщеної по перферії білої речовини (провідні шляхи, утворють передні, бічні та задні канатики). Під час росту нервової трубки, яка утворює спинний мозок, її стінки стають товщими, а поронина перетворюється в центральний канал. На внутрішній поверхні трубки, з боку цетрального каналу, на

кожному боці утворється поздовжня борозна, яка ділить зачаток на вентральну та дорсальну частини. У пдальшому з ширшого вентрального зачатка утворюються вентральні стовпи сірої речвини спинного мозку. Тут нейробласти утврюють великі рухові нейрони, аксони яких, розростаючись, виходять із спинного мозку і утворюють вентральні (передні) корінці. Внслідок міграції частини клітин із вентральних стовпів у латеральному напрямку, утворються бічні стовпи сірої речовини, де дифренціюються вегетативні ядра. З дорсального зачатка починають розвиватися дорсальні стовпи сірої речовини, де утворюються чуливі ядра. Із зачатків спинномозкових вузлів у напрямку до дорсальних стовпів ростуть центральні відростки псевдоуніполярних клтин, які утворюють дорсальні (задні) корінці спинномозкових нервів. Наприкінці 3-го місця, коли в спинному мозку вже диференційвана сіра речовина, біла речовина розвинута ще слабко. У подальшому відбувається послений ріст відростків нейронів та їх мієлінізція, що веде до формування білої речовини, яка розташовується ззовні від сірої. Мієлінзація волокон починається з другої половини утробного розвитку і продовжується після народження в перші роки життя дитини. Нвколо зачатків нервової трубки відбувається формування мезодермальних елементів (із середнього зародкового листка): міотома і склеротома, кожен з яких простягається на всю довжину “тулуба”. Поблизу нервової трубки і хорди мезодерма своєрідно пролфірує, утворюючи поздовжній ряд кубічних структур – сомітів. До 6–8-го тижня утробнго розвитку виникає досить чітко виражене анатомічне утворення – хребетний стовп, що складається з окремих елементів – хреців і

міжхребцевих дисків, хребетного каналу і розташованого в ньому М. с.

МОЗОЧОК (лат. *cerebellum*; син.: малий мозок) – відділ головного мозку, розміщний у задній черепній ямці під потиличними частками півкуль головного мозку, похідне зднього ромбоподібного мозку. Вперше можна ідентифікувати на 5–6-му тижні розвитку як ромбоподібні виступи на краю ромбоподіної ямки. Ці виступи розвиваються з дорсолтеральної ділянки крилоподібної пластинки, формуючи зачаток М. Розростаючись, ці два ромбоподібних виступи зливаються по цетральній лінії, формуючи церебелярну платинку, яка нависає над IV шлуночком. Складється з двох півкуль, вкритих корою (утворена тілами нейронів сіра речовина, у якій розріняють три шари); під корою розміщені првідні шляхи (біла речовина) та окремі скучення нейронів (підкіркові ядра); забезпечує підтримання тонусу м'язів, є вищим центром рівноваги і координації рухів тіла. До кінця четвертого місяця ембріонального розвитку на поверхні М. з'являються борозни і щілини. Першою з'являється fissura posterolateralis, що відокремлює жмутиково-вузликову (флкулнодулярну) частку від тіла мозочка. Тіло росте значно швидше, ніж флокулнодулярна частка і додатково поділяється глибокою певинною борозною (*fissura prima*) на дві частки. Поверхня розділена дрібними борозенками на звивини, які називають листками М. Отогенетично мозочок поділяють на давній (*archeocerenellum*) – вузлик, канатик; старий (*paleocerebellum*) – черв'як із розташованими поряд структурами; новий (*neocerebellum*) – півкулі мозочка.

МОРУЛА (лат. *morula* – зменшено від morum – тутова ягода, морва, смоковнця) – стадія розвитку зародка

багатоклітиних тварин у період дроблення, яка складється зі скупчення клітин, що нагадує ягоди тутового дерева, або малини, без чіткого ромежування між клітинами. У людини за стадією М. настає утворення бластули. Раніше М. вважали стадією розвитку, яка передує блатулі; тепер інколи її розглядають як один із тпів бластули. У ссавців М. переходить у стадію бластоцисти.

МОРФОГЕНЕЗ (лат. *morphegenesis*; гр. *morphe* – форма, *genesis* – утворення; син.: формоутворення, морфоутворення) – вникнення нових форм та структур як в онтгенезі, так і у філогенезі організму. У класичній ембріології – зазвичай виникнення багатклітинних структур. Вони утворюються звдяки розмноженню, змінам форми і перемщенню клітин в організмі, який розвивається. М. визначений генетично, але здійснюється завдяки епігенетичним взаємозв'язкам клтин та їх комплексів. Формоутворення шлхом клітинного розмноження є характерним для постембріонального розвитку тварин. Для ембріогенезу клітин більш властивий М. шляхом змін форми і рухів клітин. Майже звжди супроводжується диференціацією ткнин і появою чітких відмінностей залежно від їх просторового положення (регіоналізація). Наприклад: утворення трубчастих зачатків – кишки, нервової трубки, їх поділ (розвиток мозкових міхурів), утворення клітинних скучень у вигляді сомітів тощо. У М. вирішальне значення мають контактні, у меншій мірі – дистанційні взаємодії клітин, які зумовлюють морфогенетичні кореляції і впливи з боку більш широкого клітинного оточення (цілого зачатка або зародка).

МУСКУЛАТУРА ГОЛОВИ (лат. *musculi capitis*) – у процесі ембріогенезу нижні кіці міотомів утворюють вирости у вентралному напрямку, що охоплюють порожнину тіла

ззовні і зростаються по центральній лінії на черевному боці. Зачатки соматичної мукулатури стають сегментарними не тільки на дорсальному боці у зв'язку з сегментацією сомітів, а й на вентральній. У міотомів і в їх ветральних відростках йде утворення поздвжніх м'язових волокон. Міотоми, що лежать на головному кінці тіла, розпадаються на мзенхіму і утворюють зачатки окремих м'язів. З першого міотома голови формуються верхня внутрішня і нижня прямі і нижній косий м'язи ока, які іннервуються окоруховим нервом, *n. oculomotorius* (III пара). З другого міотома – верхній косий м'яз, іннервується блоковим нервом, *n. trochlearis* (IV пара); а з третього – зовнішній прямий м'яз, який отримує іннервцію від відвідного нерва, *n. abducens* (VI пара). Задні міотоми голови утворюють вентральні відростки, що поширюються навколо вісцральної мускулатури глоткової ділянки, утврюють під'язикову мускулатуру, мускулатуру язика – *m. genioglossus* і *m. hyoglossus*. (інневується під'язиковим нервом *n. hypoglossus*).

МУСКУЛАТУРА ОСЬОВА (лат. *musculi axiales*) – джерелом розвитку є мезодерма; початок знаходиться в мезодермальному соміті – сегментальній структурі, що на зрзі має вигляд трикутника, розташованого в дорсолатеральній ділянці тіла ембріона, праворуч і ліворуч від нервової трубки. Мдіальна стінка трикутника перетворюється на міотом, від якого розвивається осьова мускулатура. Дорсолатеральна стінка семента стає дерматомом, який дає початок покривним структурам (шкірі й підшкірній тканині). Вентральна маса сегмента – склротом дає походження осьовому скелету. Як тільки клітини в черевній ділянці стають мезенхімними, вони мігрують до хребтової дуги, оточують її, з'єднуються з

контралатральною масою, де склеротом дає початок хребцям і міжхребцевим дискам. Клітини міотома подовжуються в напрямі, паралелному до нервової трубки, і диференціюються в міобласти. Після 32-го дня в міотом вростють спинні нерви. На 35-й день міотом роздляється на дві частини: епаксіальну (спинну) і гіпомеричну (вентролатеральну), а вростючі в них спинні нерви діляться на первинні спинні і черевні гілки.

МУСКУЛАТУРА СОМАТИЧНА (лат. *musculi somatis*) – розвивається з дорсомедіальних відділів сомітів, так званих міотомів. У кожен міотом вростають спинномозкові нерви і артерії того ж рівня. Кожен міотом ділиться на дорсальну і вентральну частини. З дорсальної частини міотомів розвиваються підпотилична група м'язів і глибокі м'язи спини. З вентральних частин міотомів у результаті диференціювання утворюються м'язи, що прикріпляються до під'язикової кістки, глибокі м'язи шиї, поверхневі м'язи спини, м'язи переднього і бічних відділів грудей і живота, діафрагма, м'язи верхніх і нижніх кінцівок. Джерелами розвитку м'язів є міотоми: м'язи шиї і діафрагма – перший-п'ятий шийні (C_1 -C_5) соміти; м'язи грудей – перший-дванадцятий грудні (Th_1 -Th_{12}) соміти; м'язи живота – одинадцятий, дванадцятий грудні, перший, другий поперекові (Th_{11}-Th_{12}, L_1 -L_2) соміти; м'язи верхньої кінцівки – п'ятий восьмий шийні, перший грудний (C_5 -C_8 , Th_1) соміти; м'язи нижньої кінцівки – перший-п'ятий поперековий, перший-четвертий крижові (L_1 -L_5 , S_1 -S_4) соміти.

МУТАГЕНЕЗ (лат. *mutagenesis*) – процес виникнення спадкових змін – мутацій, що з'являються природньо (спонтанно) або викликаються (індуковано) різними фізиними або хімічними чинниками – мутагнами. В основі

М. лежать зміни в молекулах нуклеїнових кислот, що зберігають і пердають спадкову інформацію. Ці зміни виржаються у вигляді генних мутацій або хрмосомних перебудов. Крім того, можливі порушення мітотичного апарату клітинного поділу, що веде до геномних мутацій типу поліплоїдії або анеуплоїдії. Пошкодження нуклеїнових кислот (ДНК, РНК) полягають у порушеннях вуглеводно-фосфатного остову молекули (її розрив, вставка або випдання нуклеотидів), або в хімічних змінах азотистих основ, які безпосередньо преставляють генні мутації чи призводять до їх появи в ході подальшої реплікації пошкдженої молекули. Розрізняють такі види М.: природний (спонтанний), що відбувається внаслідок дії зовнішніх чинників середовща або фізіолого-біохімічних змін у живому організмі; штучний (індукований), зумовлний спрямованою дією різних фізичних або хімічних чинників для одержання мутацій. Найважливішими характеристиками М. є частота виникнення мутацій та їхня спцифічність, тобто можливість повторного одержання однакових мутацій внаслідок дії одного і того самого чинника. Як правило, хімічні і фізичні мутагенні чинники навіть за високої частоти характеризуються низкою специфічністю. Штучний М. залежить від дози і концентрації чинника (мутагену), тривалості його дії, наявності систем репрації пошкоджень у генетичному матеріалі (ДНК), а також відповідності мутацій кокретним умовам середовища (адаптивні мутації). Може проявлятися відразу після дії чинника або із затримкою у часі, яка може тривати навіть кілька поколінь.

МУТАГЕНИ (лат. *mutagens*) – фізині та хімічні фактори, що викликають стійкі спадкові зміни – мутації. 1. Фізичні мутагени: електромагнітні випромінювання (промені

Рентгена і гамма-промені); корпускулярні впромінювання (протони, нейтрони); дія низкої температури; дія високої температури; дія зміненого гравітаційного поля; ультразвук. 2. Хімічні мутагени: фармакологічні – різні лкарські препарати (розчин йодистого калію, аміак); промислові – речовини, що використовуються в промисловості (формальдегід, натрій-бісульфіт на ін.). 3. Біологічні: віруси; найпростіші (різні паразити).

МУТАНТ (лат. *mutans*, *mutantis* – мінячий, у пасивного стану змінюється) – оргнізм, в якому сталася мутація, особливо якщо її прояви відразу ж стають помітними. У рзультаті мутації змінений хоча б один локус, відбулася хромосомна аберація або змінился число хромосом.

МУТАЦІЇ (лат. *mutatio* – зміна) – зміни гнетичного матеріалу (звичайно ДНК або РНК), що можуть бути викликані помилками копівання генетичного матеріалу протягом поділу клітини, опроміненням жорсткою радіацією, хімічними речовинами (мутагенами), вірусми або можуть відбуватися свідомо під клтинним контролем протягом таких процесів, як мейоз або гіпермутація. У багатоклітинних організмах М. можуть бути розділені на генративні, які можуть бути передані нащадкам, і соматичні, які не можуть передаватися нщадкам. М. розглядаються як рушійна сила еволюції, де менш сприятливі (або шкідливі) М. видаляються з генофонду природним вібором, тоді як сприятливі (вигідні) прагнуть накопичуватися. Нейтральні М. визначаються як мутації, чиї ефекти не впливають на вижвання видів або індивідуумів. Вони також мжуть накопичуватися. Переважна більшість М. не мають ніякого ефекту, тому що механізми репарації ДНК можуть виправити більшість змін перед тим, як вони стануть

постійними М., і багато організмів мають механізми для усунення видозмінених соматичних клітин.

М'ЯЗИ (лат. *musculus*). Скелетна мускулатура розвивається з дорсальної частини середнього зародкового листка – мезодерми, яка на 3-4-му тижні ембріогенезу ділиться на 40-42 пари первинних сегментів (сомітів): 3 подушних, 4 потиличних, 8 шийних, 15 грудних, 12 грудних, 12 грудних, 12 грудних. Смугастий мускулатура розвивається з дорсомедіальних відділів сомітів, званих міотомами. У кожен міотом вростають спинномозкові нерви та артерії того ж рівня. Кожен міотом ділиться на дорсальну та вентральну частини. З дорсальної частини міотомів розвиваються потилична група м'язів та глибокі м'язи спини. З вентральних частин міотомів у результаті диференціювання утворюються м'язи, що прикріплюються до під'язикової кістки, глибокі м'язи шиї, поверхневі м'язи спини, м'язи переднього та бічних відділів грудей та живота, діафрагма, м'язи верхньої та нижньої кінцівок. Джерелами розвитку зазначених м'язів є міотоми наступних рівнів: м'язи шиї та діафрагма – перший-п'ятий шийні (C_1-C_5), сегменти; м'язи грудей – перший-дванадцятий грудні (Th_1-Th_{12}), сегменти; м'язи живота – одинадцятий, дванадцятий грудні, перший, другий поперекові (Th_{11}-Th_{12}, L_1-L_2), сегменти; м'язи верхньої кінцівки – п'ятий-восьмий шийні, перший грудний (C_5-C_8, Th_1), сегменти; м'язи нижньої кінцівки – перший-п'ятий поперековий, перший-четвертий крижові (L_1-L_5, S_1-S_4), сегменти. Зовнішні м'язи ока розвиваються з 3-х міотомів. М'язи мови утворюються з 4-х потиличних міотомів. Жувальні м'язи розвиваються з мезодерми 2-ї вісцеральної дуги.

Н

НАД'ЯЄЧНИК (лат. *epoophoron*; син.: пряєчник, придаток яєчка) – формується як рдиментарна структура із залишків канальців первинної нирки, а із мезонефричної протки – поздовжня протока над'яєчника.

НАКОЛІНОК (лат. *patella*) – розвивається енхондрально в товщі сухожилка чотирголового м'яза стегна. На 3-му місяці емріонального розвитку серед сухожильнихклітин з'являються хондроцити. На 4–5-му році в центрі майбутнього наколінка виникає центр скостеніння, яке остаточно завершується на 23–25-му році життя.

НЕЙРОБЛАСТИ (від гр. *neuron* – нерв і гр. *blastos* – росток, зародок) – зародкові нервові клітини, які в процесі розвитку претворюються в зрілі нервові клітини – нйроцити. На відміну від останніх, Н. частково зберігають здатність до поділу. Дозрівання завершується у ссавців незабаром після нродження, тому протягом подальшого життя організму нові нейрони не утворюються.

НЕЙРОГЛІЯ (лат. *neuroglia*) – сукупність елементів нервової тканини, що відіграють опорну, трофічну, розмежувальну і захину функції. Клітини Н., або гліальні клітини чи просто глія, відрізняються від нейронів. Найбільша різниця полягає в тому, що глія напряму не бере участі в генерації та прведенні нервових імпульсів, хоча її функцією є взаємоізоляція нервових контактів та пітримка функціонування нейронів. Загальна кількість глії в нервовій системі помітно більша, ніж кількість нейронів; їхнє співвіношення за масою дорівнює приблизно 3:1, а за кількістю – 50:1 на користь глії. Класфікують на макрта мікроглію. **Макроглія** (лат. *macroglia*) – складова частина нейроглії. Виконує опорну та живильну функції. **Мікрглія** (лат. *microglia*) – складається з великих рухливих клітин, які мають два-три коротких відростки. У цитоплазмі

знаходяться ядро нправильної чи трикутної форми та внутріньоклітинний сітчастий апарат. Вважають, що основною функцією клітин мікроглії є пглинання (фагоцитоз) загиблих нейроцитів та сторонніх часточок.

НЕЙРОГЛІЯ АСТРОЦИТАРНА (лат. *neuroglia*. *astrocytica*; син.: макроглія, ектглія) – частина нейроглії, яка представлна астроцитами. Виконує опорну і трофічну функції.

НЕЙРОЕКТОДЕРМА (лат. *neuroectoderma*, гр. *neuron* – нерв, *derma* – шар) – потовщення ектодерми на дорсалній поверхні зародка, з якого в процесі нейрляції розвиваються нервова трубка і нервові гребені.

НЕЙРОЕПІТЕЛІЙ (лат. *neuroepitheium*) – епітеліальна тканина, яка утворює зовнішні покриви тіла і вистилає собою порожнини різних органів. Крім того, з неї побудовані ріні придатки шкіри – волосся, нігті. Входить до складу багатьох органів, відомих під нзвою «залоз», як, наприклад слинні залози, пчінка, нирки і т.п. Трапляється в органах чуття, наприклад в органі смаку та ін. Характерніособливості: а) складається майже виключно з клітин, пов’язаних між собою лише вельми незначною кількістю міжклітинної речовини; б) відсутні кровоносні судини; г) завжди мітиться на сполучнотканинній основі. Клітини мають найрізноманітнішу форму, яка до пеної міри залежить від функції цього органа.

НЕЙРОН (гр. *neuron* – нерв; син.: нрвова клітина, нейроцит) – це структурнфункціональна одиниця нервової системи; високоспеціалізована клітина, за структурою містить ядро, тіло клітини і відростки. Морфлогічна будова різноманітна, у зв’язку з чим при класифікації Н. застосовують декілька принципів: враховують розміри і форму тіла Н.; кількість і характер розгалуження відротків;

довжину Н. і наявність спеціалізованих оболонок. Розмір тіла варіює від 5 мкм у млих зернистих клітин до 120–150 мкм у гіганських пірамідних Н. За кількістю відростків вділяють такі морфологічні типи: уніполярні (з одним відростком), наявні, наприклад, у сесорному ядрі трійчастого нерва в середньому мозку; псевдо уніполярні (мають один відроток, який Т-подібно галузиться), які локалізвані у чутливих спинномозкових вузлах; бполярні (мають один аксон і один дендрит), розташовані в спеціалізованих сенсорних органах – сітківці ока, нюховому епітелії і цбулині, слуховому і пристінковому та мультполярні (мають один аксон і багато дендритів) ядер головного мозку. За формою можуть бути сферичними: зернистими, зірчастими, прамідними, грушоподібними, веретеноподіними, неправильними і т.д. За розміщенням у рефлекторній дузі розрізняють аферентні Н. (чутливі), еферентні (частина з них називається руховими), інтернейрони (вставні).

НЕЙРОФІБРИЛИ (лат. *neurofibrilt*) – оганели спеціального призначення нейронів, їх можна виявити в цитоплазмі при імпрегнції сріблом. Мають вигляд тонких ниток діамтром 0,2–0,5 мкм, які утворюють щільну сітку в перикаріоні і мають паралельну орієнтацію у складі дендритів, включаючи їх найтонші кінцеві розгалуження. Методом електронної мікроскопії виявлено, що Н. відповідають пуки нейрофіламентів (мікрофіламентів) діамтром 6–10 нм і нейротубули (мікротрубочки) діаметром 20–30 нм. Мікрофіламенти і мікртрубочки належать до системи цитоскелета нейронів.

НЕЙРУЛА (гр. *neuron* – нерв) – стадія розвитку зародка хордових тварин і людини, яка настає за гаструлою, коли з ектодерми виділяється нервова пластинка – вихідний

матеріал для розвитку нервової системи. Рорізняють стадії ранньої, середньої і пізньої Н.

НЕЙРУЛЯЦІЯ (гр. *neurolatio*) – процес перетворення гаструли в нейрулу, внаслідок якого з ектодерми утворюється нервова (мдулярна) пластинка – зачаток ЦНС – із пдальшим її перетворенням на нервову трубку. Один із ключових етапів онтогенезу. Зародок на стадії Н. називається нейрула. Розвиток нервової трубки в передньо-задньому нпрямку контролюється спеціальними речовнами – морфогенами, які визначають розвток головного мозку, а генетична інформація про цей розвиток закладена в гомеотичних або гомеозисних генах. Рання нейрула, яка утворюється в результаті гаструляції, преставляє собою тришаровий зародок, з якого починають утворюватися внутрішні органи. Ектодерма утворює нервову пластинку і пкривний епітелій. Мезодерма утворює зачток хорди. Ентодерма доростає до спинного боку зародка і, оточуючи гастроцель, утворює кишечник. Середня нейрула утворюється під час Н. при змиканні нервових валиків. У кінцвій стадії Н. (пізня нейрула) у зародка можна розрізнити передній і задній відділи тіла.

НЕРВ ТРІЙЧАСТИЙ (лат. *n. trigeminus*) – V пара черепних нервів, розввається у зв'язку з першою зябровою дугою (мандибулярною). Чутливі ядра розміщені в середньому мозку (середньомозкове ядро, *nucleus mesencephalicus n. trigemini*), в покриву мосту (мостове ядро, *nucleus ponticus*) в двгастому та спинному мозку (спинномозкове ядро, *nucleus spinalis*). У середньомозковому ядрі розміщений центр пропріоцептивної чутливості трійчастого нерва, у головному – тактильної чутливості, у спинномозковому – температурної, больової та інтероцептивної чутливості. Рухоме ядро, nucleus motorius, розміщене в мосту. Н. т. складається з трьох гілок. З

них перші дві чутливі, третя містить одночасно чутливі і рухомі волокна. Верхня гілка – очноямковий нерв (*n. ophthalmicus*). Середня гілка – верхньощелепний нерв (*n. maxillaris*). Нижня гілка – нижньощелепний нерв (*n. mandibularis*). Головний чутливий нерв ротової порожнини, але в його складі є також рухомі волокна, що іннервують жувалні м'язи, м'язи дна порожнини рота, а також забезпечує чутливу іннервацію шкіри голови.

НЕРВ БЛОКОВИЙ (лат. *n. trochlearis*) – IV пара черепних нервів, за розвитком – рховий корінець другого передвушного міотма. Ядра розташовані на рівні нижніх горбків покрівлі середнього мозку наперед від цетральної сірої речовини, нижче ядер окорхового нерва. Внутрішні корінці огинають звнішню частину центральної сірої речовини і перехрещуються у верхньому мозковому парусі. Іннервує верхній косий м'яз, забезпчує рух очного яблука, а саме його відведення назовні і вниз.

НЕРВ БЛУКАЮЧИЙ (лат. *n. vagus*) – X пара черепних нервів, розвивається з 4–5 зябрових дуг. Нерв містить у своєму складі парасимпатичні, чутливі та рухові волокна. Ядра блукаючого нерва лежать у довгастому мозку: парасимпатичне заднє ядро блукаючго нерва (*nucleus dorsalis n. vagi*), чутливе ядро солітарного тракту (*nucleus tractus solitarius*), рухове подвійне ядро (*nucleus ambiguus*). Нерв з'являється на поверхні довгастого мозку у задньобічній борозні 10–15 коріцями. Забезпечує рухову іннервацію м'язів м'якого піднебіння, глотки, гортані, а також поперечно-смугастих м'язів стравоходу; прасимпатичну іннервацію гладеньких м'язів легенів, стравоходу, шлунка і кишечнику (до лівого вигину ободової кишки), а також м'язи серця; впливає на секрецію залоз шлунка і підшлункової залози; чутливу іннервацію слизової

оболонки нижньої частини глотки і гортані, ділянки шкіри за вухом і частини звнішнього слухового каналу, барабанної претинки і твердої мозкової оболони задньої черепної ямки.

НЕРВ ВІДВІДНИЙ (лат. *n. abducens*) – VI пара черепномозкових нервів, руховий корінець третього передвушного міотома. Ядро розташоване в задній частині мосту. З боку ромбоподібної ямки (*fossa rhomboidea*) nucleus n. abducentis проектується в ділянці задніх відділів медіального підвищення – в лицевому горбку (*colliculus facialis*), дещо досередини і дорсальніше ядра лицевого нерва. Іннервує латеральний прямий м'яз очного яблука, відповідає за відведення очного яблука.

НЕРВ ДОДАТКОВИЙ (лат. *n. accessrius*) – XI пара черепних нервів, розвивається з останніх зябрових дуг. Має два ядра: ядро додаткового нерва, (*nucleus n. accessorii*), яке розміщене у верхніх шести сегментах спиннго мозку, та подвійне ядро (*nucleus ambiguus*), яке розміщене в довгастому мозку і є спільним для IX, X та XI пар черепних нервів. Аксони клітини власного ядра формують спинномоковий корінець, *radix spinalis* (спинномозкова частина, *pars spinalis*), який з'являється на пверхні спинного мозку між чутливими та рховими корінцями – I шийних спинномокових нервів. У ньому проходять волокна від кількох ядер. З ядер, в яких починаються волокна блукаючого нерва, також беруть пчаток волокна язикоглоткового і додаткового нервів. Є змішаним, оскільки містить у своєму складі рухові, чутливі і парасимпатичні волона, іннервує груднино-ключично-сосковий та трапецієподібний м'язи.

НЕРВ ЗОРОВИЙ (лат. *n. opticus*) – II пара черепних нервів, що бере початок із диска зорового нерва, розташованого на задньому полюсі ока. Похідне головного мозку, без ядер та

вузлів; пов'язаний з ядрами проміжного мозку, а через них і з корою великих півкуль. Нервові волокна ізольовані один від одного шаром мієліну. Н. з. проходить у порожнину черепа через зоровий канал, утворений млим крилом клиноподібної кістки. У порожнні черепа зорові нерви обох очей утворюють перехрест, причому перехрещується тільки медіальна частина волокон. Проводить спцифічну чутливість від сітківки ока.

НЕРВ ЛИЦЕВИЙ (лат. *n. facialis*) – VII пара черепних нервів, змішаний, як нерв другої зябрової дуги, виходить із мозку між варолієвим мостом і довгастим мозком. Має такі ядра: рухове ядро лицевого нерва (*nucleus n. facialis*), чутливе ядро одинокого шляху (*nucleus tractus solitarius*), парасимптичне верхнє слиновидільне ядро (*nucleus salivatorius superior*). Нерв входить крізь внтрішній слуховий прохід у канал лицевого нерва, виходить із нього крізь шилососковий отвір і потрапляє в товщу привушної залози. Тут нерв утворює привушне сплетення – влику гусячу лапку (*pes anserinus major*), після виходу з товщі розпадається на ряд гілок. Іннервує мімічні м'язи обличчя та голосові м'язи діафрагми рота; у складі Н. л. проходить проміжний нерв (*n. intermedius*), відповідалний за іннервацію сльозової залози, смакової чутливості двох передніх третин язика.

НЕРВ НЮХОВИЙ (лат. *n. olfactorius*) – I пара черепних нервів, зібрані в нюхові ники (*filla olfactoria*) відростки нюхових клітин слизової оболонки порожнини носа, починається від нюхових нейросенсорних клтин, утворюючи перший нейрон нюхового шляху. Н. н. розвиваються з випинань переднього мозкового міхура і складаються з асонів нейронів, які розташовуються у слизвій оболонці порожнини носа (орган нюху). Нюхові нитки через отвори продирявленої пластинки решітчастої кістки досягають нхової цибулини.

НЕРВ ОКОРУХОВИЙ (лат. *n. oculomotorius*) – III пара черепних нервів, за розвитком – руховий корінець першго передвушкового міотома, є м'язовим нрвом. Більша частина волокон починається від рухового ядра – ядра окорухового нерва (*nucleus nervi oculomotorii*), яке розміщене під вентральною стінкою водопроводу мозку (*aqueductus cerebri*), на рівні верхніх горбків покрівлі середнього мозку. Біля цього ядра лежить додаткове ядро окорухового нерва (*nucleus accessory n. oculomotorii*), від якого віходять парасимпатичні прегангліонарні нрви. Ще до виходу з порожнини черепа, нерв поділяється на дві гілки: верхню (іннервує прямий м'яз очного яблука та м'яз-підіймач верхньої повіки) і нижню (іннервує нижній прямий, присередній прямий та нижній косий м'язи очного яблука). Парасимпатична гілка іннервує гладеньку мускулатуру зіниці.

НЕРВ ПІД'ЯЗИКОВИЙ (лат. *n. hypoglossus*) – результат злиття 3–4 спинномокових (потиличних) сегментарних нервів, які іннервують під'язикову мускулатуру. Ядро під'язикового нерва (*nucleus n. hypoglossi*) лежить у заднній частині довгастого мозку, на поверхні якого з'являється 10–15 коріців між пірамідою та оливою в передньобіній борозні, утворюючи перехідну групу від спинномозкових нервів до черепних. Цим пяснюються положення ядра нерва не тільки в головному мозку, але і в спинному, а також зв'язок з передніми гілками I і II шийних сементів у вигляді *ansa cervicalis*. Н. п. рухливий, іннервує всі м'язи язика та м'язи, які розташвані під під'язиковою кісткою.

НЕРВ ПРИСІНКОВО-ЗАВИТКОВИЙ (лат. *n. vestibulocochlearis*) – VIII пара черепних нервів, аферентний нерв, що віокремився від лицевого нерва, містить сматичночутливі волокна. Має два присінкві та чотири

завиткові ядра, що розміщені у покриву мосту. Нерв виходить із речовини мозку із мостомозочкового кута двома коріцями – присінковим та завитковим. Присіковий корінець займає верхньо-присереднє положення відносно завиткового. Два корінці нерва разом заходять у внутрішній слуховий прохід через внутрішній слуховий отвір, де присінково-завитковий нерв повністю роздляється на окремі присінковий та завитковий нерви. Іннервує органи слуху і гравітації.

НЕРВ ЯЗИКО-ГЛОТКОВИЙ (лат. *n. glossopharyngeus*) – IX пара черепних нервів, походить з 3-ї зябрової дуги, у процесі розвтку відокремився від X пари нервів (*n. vagus*). Має чутливе ядро солітарного тракту (*nucleus tractus solitarius*), рухоме подвійне ядро (*nucleus ambiguous*) та парасимпатичне нине слиновидільне ядро (*nucleus salivatorius inferior*), яке розміщене у довгастому мозку. Чутливі гілки нерва іннервують слизову облонку задньої третини язика, глотки, серенього вуха та клітини соскоподібного відротка; рухові волокна іннервують м'язи глотки, а парасимпатичні волокна нерва – привушну слинну залозу.

НЕРВИ ЗЯБРОВИХ ДУГ (лат. *nn. arcae bronchiales*) – відносяться V, VII, IX і X черепні нерви, які, як гомологи задніх корінців спиномозкових нервів, зв'язуються з розташованими поза мозком нервовими вузлами з псевдоуніполярними клітинами, що знахдяться в них. Ці нерви розвиваються у зв'язку із заднім (ромбоподібним) мозком. Разом із чутливими волокнами вони містять у собі рхомі, що іннервують мускулатуру зябрового апарату.

НЕРВИ СПИННОМОЗКОВІ (лат. *nn. spinales*) – парні, метамерно розташовані нервові стовбури. На 2-му місяці розвитку відбувається злиття заднього (чутливого) і

преднього (рухомого) корінців спинного мозку і формування стовбура спинномозкового нерва. На рівні міжхребцевого отвору вони з'єднуються і, виходячи, діляться на три або чотири гілки: передню, задню, менінгеальну білу, сполучну гілки. Останні з'єднуються з вузлами симпатичного стовбура, розташовуються сегментно, кожному вихідному первиному сегменту відповідає спинномозковий нерв і вузол. Н. с. є 31 пара. Розрізняють 8 пар шийних (*nn. cervicales*), 12 пар грудних (nn. thoracici), 5 пар поперекових (*nn. lumbales*), 5 пар крижових, (*nn. sacrales*) 1 пару куприкових (*n. coccygeus*).

НЕРВОВА ПЛАСТИНКА (лат. *lamina neuralis*) – пласт клітин ектодерма, розташований над хордою, який утворився шляхом проліферації і необхідний для утворення згодом нервової трубки.

НЕРВОВА СИСТЕМА – МІКРОСКОПІЧНА БУДОВА (лат. *nervus system – microscopic structura*). Основним компонентом нервової системи є нервова тканина. Специфічними клітинними елементами нервової тканини є нервові клітини, які отримують інформацію та передають сигнали до інших нейронів або ефекторних клітин. Крім нервових клітин є гліальні клітини та елементи сполучної тканини. Кількісно вони переважають над нейронами і займають весь об'єм між судинами і нервовими клітинами. Нервові клітини (нейрони, або нейроцити) є відростчастими клітинами. Нейрон – спеціалізована клітина, здатна приймати роздратування, кодувати, виробляти нервові імпульси, передавати їх іншим нервовим клітинам або не нервовим тканинам, зберігати інформацію, організовувати реакції реакції організму на подразнення, встановлювати контакти з іншими нейронами, регулювати діяльність клітин різних органів і тканин організму. Нейрони протягом життя

не діляться. Окремо взятий нейрон є структурно–функціональною (морфофункціональною) одиницею нервової системи. Морфофункціональною одиницею називають мінімальну частину органу, здатну виконувати функції цього органу. Кожна нервова клітина має тіло (сома) і відростки, що відходять від нього, та їх закінчення.

НЕРВОВА СИСТЕМА (лат. *nervus system*). Ембріон на певному етапі ембріонального розвитку складається з трьох зародкових листків. Нервова система розвивається із зовнішнього зародкового листка – ектодерми. Спочатку на дорсальній поверхні ембріона вздовж усієї осі тіла з'являється смужка з темних клітин – нервова платівка. Її клітини інтенсивно ростуть, потім пластинка прогинається усередину, утворюється нервова борозна. Краї борозни (нервові валики) ростуть дуже інтенсивно, зближуються, стуляються, і борозна перетворюється на нервову трубку. Після цього нервові валики як би відокремлюються і за рахунок них у тулубовій частині зародка закладаються спинномозкові вузли та вузли вегетативної нервової системи, а в ділянці голови вони дають початок чутливим вузлам черепних нервів.

НЕРВОВА СИСТЕМА МЕТАСИМПАТИЧНА (лат. *systema neurosum metasympathicus*) – це комплекс мікрогангліонарних утворів, розташованих у стінках внутрішніх органів, що володіють моторною активністю – інтрамуральні ганглії у шлунку, кишечнику, сечовому міхурі, серці, бронхах. Згідно із сучасним уявленням про ембріогенез і диференціацію метасимпатиних нейронів існують три їх джерела: клітини, мігруючі із стінок нервової трубки по парсимпатичних волокнах на периферію; нейрни симпатичного стовбура, що мігрують із стінок нервової трубки по симпатичних првідниках; нейрони, що виникають

у результаті мітотичного поділу клітин, що вже надійшли в стінку органа.

НЕРВОВИЙ ВАЛИК (лат. *neuralis cylindrus*) – це кістковий виступ, розташований у задній частині основи черепа. Він складається з двох частин: передньої, яка називається медулярною, і задньої, яка називається мозковою. Нервовий валик має велике значення для нормальної роботи нервової системи. Він забезпечує захист мозку та спинного мозку, а також допомагає підтримувати рівновагу та координацію рухів. Крім того, він бере участь в утворенні кісток черепа і є одним із основних елементів, що формують черепну коробку.

НЕРВОВИЙ ГРЕБІНЬ (лат. *crista neuralis*) – парне скупчення нейробластів на спинній поверхні зародка, яке розміщене по обидва боки від нервової трубки між нею і шкірною ектодермою. Нервовий гребінь виходить з крайніх відділів нервового жолобка під час його згортання в нервову трубку**.**

НЕФРОТОМ (від гр. *nephros* – нирка + *tome* – відрізок) – сегментована частина мзодерми, розташована між сомітами і сплахнотомом, з якої розвивається сечостатева система; тобто це зачаток органів виділення в зародків хордових тварин і людини. Матерал Н., що відноситься до найбільш каудальних сегментів тіла, не сегментується та предсталяє з кожної із сторін тіла суцільну клітинну масу – метанефрогенний зачаток, що дає згдом початок зачаткам нирок.

НИРКА (лат. *ren*, гр. *nephros*) – орган вирблення сечі, розвивається з ніжок мезодерми (нефротомів), шляхом формування послідоно трьох морфологічно самостійних органів. Зачаток кожної нирки розвивається незалено один від одного. Ембріональний розвиток проходить послідовно

три стадії: 1) передника (*pronephros*), або головна Н.; 2) первинна (*mesonephros*), або тулубова Н.; 3) остаточна (*metanephros*), або тазова Н.

НИРКА КІНЦЕВА (лат. *metanephros*; син.: нирка постійна) – замінює первинну нику. У людини закладається на другому місяці ембріогенезу нижче первинної нирки, але її формування закінчується після народження дитини. Формується в зародка людини з матріалу метанефрогенних тяжів, що є несегметованою масою нефротомів декількох кадальних сегментів тулуба. У цій масі так званої "метанефрогенної тканини" (що представляє не тканину, а мало диференційований зачаковий клітинний матеріал) диференціюються ниркові канальці спочатку у вигляді щільних тяжів, в яких пізніше з'являється просвіт. Роширені сліпі кінці канальців вступають у котакт із вростаючими в метанефрогенні тяжі розгалуженнями ниркових артерій, формюються мальпігієві тільця. Протилежні кінці канальців з'єднуються з виростами ниркової миски, яка утворюється таким чином. Від обох вольфових проток недалеко від місця їх впадіння в клоаку виникають поодинокі сліпі вирости, які ростуть у напрямі до зчатків вторинних нирок і вростають у них. Ці вирости стають сечоводами, а їх розширені кінці, які вросли у метанефрогенний зачаток, стають мисками. Диференціювання ниркових канальців з «метанефрогенної тканини» йде в напрямі від ділянок, найближчих до мисок, до поверхневих шарів метанефрогенних зчатків. У самих поверхневих шарах навіть довгий час після народження залишається малодиференційований метанефрогенний клітинний матеріал, з якого продовжують дференціюватися нові сечові канальці.

НИРКА ПЕРВИННА (лат. *mesonephros*; гр. *mesos* – середній + *nephros* – нирка; син.: мезонефрос, тіло Вольфа,

тулубова нирка, середня нирка) – тимчасовий орган видлення в зародків вищих хребетних. Зачаток Н. п. у ділянці тулуба зародка каудально від переднирки наприкінці 3-го тижня розвтку. Формується з 25 сегментних ніжок, що відокремлюються від сомітів і спланхнотма, перетворюючись у канальці Н. п.– метнефридії, які починаються сліпо. Назустріч канальцям від аорти відходять судини, що галузяться і утворюють капілярні клубочки. Сліпі кінці канальців охоплюють капілярні клубочки, утворюють для них капсули і рзом формують ниркові тільця. Протилежний кінець кожної метанефридії відкривається в мезонефральну протоку (вольфову протку). Н. п. зародка людини функціонує як гловний видільний орган до кінця 2-го місяця утробного життя. Із її частин, що залишилися, розвиваються сечові і статеві органи. З боків від обох мезонефральних проток із клітин, що вистилають стінки первинної порожнини тіла, розвивається також парна парамезонеральна протока (мюллерова протока). Верхні (проксимальні або краніальні) кінці парамзонефральних проток відкриваються в певинну порожнину тіла, а нижні (дистальні або каудальні), з'єднуючись між собою, відкривються загальним вічком у сечостатеву пазуху. У жінок із парамезонефральних проток ровиваються маткові труби, матка і піхва. У чловіків цей орган редукується, але від нього залишається приячко і передміхуровий мшечок (чоловіча маточка).

НИРКА ПЕРЕДНЯ (лат. *pronephros*; син.: переднирка, головна нирка, пронефрос) – утворюється на ранніх стадіях ембріоналного розвитку хребетних тварин. У зародка людини утворюється на третьому тижні емріогенезу і функціонує 50–60 годин. Кожна Н. п. складається з декількох канальців – протнефридій, що відкриваються

одним кінцем – лійкою в первинну порожнину тіла, а протлежним – у парну протонефральну протоку, що перетворюється надалі в мезонефральну протоку (вольфову протоку). Поблизу лійок розташовані судинні клубочки, в яких відбувається фільтрація рідини, що утворюється з плазми крові. Ця рідина надходить у первину порожнину тіла, а потім у просвіт каналців. Обидві протонефральні протоки у хвотовій (каудальній) ділянці тіла відкриваються в кінцевий відділ задньої кишки (у клоаку). У зародків вищих хребетних тварин і людни Н. п. швидко редукується, її замінює парна первинна нирка.

НИРКОВІ ЧАШЕЧКИ (лат. *calices renales*) – виникають у зародків 6-го тижня, коли булавоподібні розширення сліпих кіців метанефричних дивертикулів утворюють каудальний і краніальний випини. Наприкінці 6-го тижня ембріогенезу від зачатків великих ниркових чашечок відгалужуються 2–3 тонкі трубочки, які надалі трансформуються у малі чашечки. Упродовж 7-го тижня розвитку ембріона формується лійкоподібної форми ниркова миска. У 8-тижневих ембріонів виявляються три великі ниркові чашечки, 8–10 млих чашечок, які безпосередньо впадають у ниркову миску. Ниркові чашечки і миска відмежовані від ниркової паренхіми пухкою мезенхімною тканиною. У 10–11-тижневих ембріонів ниркова миска нагадує відносно розширену порожнину видовженої яйцепдібної форми.

НОВОНАРОДЖЕНА (лат. *neonatia*) – дитина в перші 10 діб життя після його народження.

НОТОХОРДА (лат. *notochorda*, *chorda dorsalis*, гр. *notos* – спина, *chorda* – стрна) – сукупність клітин на спинній поверхні зародка, які виселилися із зони первинного вузлика і служать зачатком його осьового склета (хребетного стовпа).

О

ОБЛИЧЧЯ (лат. *facies* – син.: лице) – предня частина голови, яка включає в себе вуха, частини носа, верхню і нижню щелепи, зуби і слинні залози, походить із глоткових частин зародка. У процесі розвитку беруть участь ектодерма, мезодерма і нейроектдерма, у тому числі нервові гребені та етодермальні плакоди. Ектодерма служить джерелом розвитку багатошарового плокого епітелію шкіри, слизової оболонки ртової порожнини, залоз та емалі зубів. Певинна кишка (приблизно 23-й день) сліпо закінчується в ділянці черепа, розташовучись нижче мозку, що швидко росте. Разом з ектодермою, яка покриває ембріон, вона формує ротоглоткову мембрану, яка прблизно на 29-й день розривається, утворючи первинну ротову ямку, що називається стомодеум. З цього моменту відкривається зв'язок між первинною кишкою і амніотиною западиною. У процесі згинання ембріна в наступні дні відбувається накопичення мезенхіми в ділянці первинної кишки з обох боків з утворенням глоткових зябрових дуг. Вони відокремлюються одна від одної глоковими складками, які на внутрішній частині межують з ендодермою зародка. Цю поронисту частину називають ембріональною глоткою. Ріст структур, що оточують стомодеум, призводить до виникнення не тільки поверхневих частин обличчя і щелеп, але також і стінок власне ротової порожнни. З мезодерми та латеральної пластинки краніальної частини зародка формуються скелетні черепно-лицеві м'язи, дерма і сплучна тканина дорсальної частини голови. З мезенхіми утворюються структури О. і глоки – хрящі, кістки, сухожилки, дерма шкіри, дентин, сполучнотканинна строма залоз. З ектодермальних плакод розвивається чатина чутливих нейронів ганглію трійчастого

нерва (*ganglion trigeminale*) і ганглію колінця (*ganglion geniculi*) проміжного нерва, а також усі нейрони VIII (спіральний ганглій, *ganglion spirale cochleae*), IX (верхній ганглій, *ganglion superius*) та X (нижній ганглій, *ganglion inferius*) пари черепномозкових нервів (див. також Дуги зяброві).

ОБОЛОНА ПАВУТИННА (лат. *arachnoidea mater*) – мезенхімного похдження, розташована назовні від судинної оболони. Між м'якою і павутинною оболонми є порожнина (субарахноїдальна), яка мітить спинномозкову рідину. У підпавутинний простір відтікає спинномозкова рідина, яка утворюється у шлуночках головного мозку. Зворотнє всмоктування спинномозкової рдини здійснюється арахноїдальними гранляціями – відростками О. п., які проникають у просвіти синусів твердої мозкової оболони, а також кровоносними і лімфатичними каплярами у місцях виходу корінців черепних і спинномозкових нервів із порожнини черепа і каналу хребта. У нижній частині каналу хрета у підпавутинному просторі вільно плавють корінці спинномозкових нервів. Зверху ця порожнина переходить у одноіменну прожнину головного мозку. О. п. вкрита одншаровим плоским епітелієм.

ОБОЛОНА М'ЯКА (лат. *pia mater*; син.: судинна оболона) – має мезенхіне походження, безпосередньо прилягає до зовнішньої поверхні мозку (головного і спинного), заходить у всі щілини і борозни. Вона дуже тонка, утворена пухкою, багатою на еластичні волокна і кровоносні судини сполучною тканиною. Від неї відходять сплучнотканинні волокна, які разом з кровносними судинами проникають у речовину мозку. М'яка оболона вкрита одношаровим плоским епітелієм.

ОБОЛОНА ТВЕРДА (лат. *dura mater*) – зачаток від зовнішнього шару мезенхіми, який розміщений між мозковими міхурами і зачатками кісток черепа. Джерелами розвтку можуть бути прехордальна пластинка, нсегментована парааксіальна (парахордальна) та сегментована (сомітна) мезодерми. Вторині кістки черепа формуються з внутрішнього, а первинні – із зовнішнього листка О. т. У процесі розвитку внутрішня пластинка досгає дефінітивного стану швидше, ніж зовніня, яка розташована ближче до зачаток кісток. Артерії, нервові вузли та корінці закладаются в напрямку до середини внутрішньої платинки, а вени – назовні. У 7-тижневих ембронів відбувається відокремлення оболони від первинної м'якої оболони, яке проявляється на нижній поверхні великих півкуль, зокрема лобовій частці, в якій уже помітні аргірофільні волокна. О. т. володіє наступними функціями: 1) статична; 2) опорна; 3) захисна; 4) трофічна; 5) резорбційна; 6) венозна (виносна); 7) ростова; 8) нервова; 9) регенераційна; 10) платична; 11) реабсорбційна. У каналі хребта О. т. ніби мішком вкриває спинний мозок, його корінці, вузли і решту оболонок. Ззовні відділена від окістя каналу мозку надоболонковим (епідуральним) простором, який заповнений венозним сплетенням, жировою тканиною. У каналі хребта закріплена відростками, які продовжуються в периневрапьні оболонки спинномозкових нервів і зростаються з окітям у кожному міжхребцевому отворі. Від пвутинної оболонки спинного мозку відділена субдуральним простором, в якому розташвані фіксуючі зв'язки. Зверху субдуральний простір спинного мозку вільно сполучається з аналогічним простором у порожнині черпа, внизу воно сліпо закінчується на рівні 2-го крижового хребця. О. т. спинного мозку міцно

зростається з краями великого потиличного отвору і зверху переходить в одноіменну облону головного мозку.

ОБОЛОНКА ХОРІОАЛАНТОЇСНА (лат. *membrana chorioallantois*) – утворється внаслідок зближення і злиття мезодемального шару алантоїса (спланхноплевра) і мезодермального шару хоріона (соматплевра). У цьому подвійному шарі мезодерми розвивається густа сітка кровоносних судин, яка сполучається з кровоносною системою зародка через артерії і вени алантоїса, викнуючи головну функцію – постачання у кров зародка кисня і виведення вуглекислого газу. Часто використовується в експерименталній ембріології для трансплантації невеликих шматочків тканин ранніх зародків для виянення їх морфогенетичних потенцій.

ОБОЛОНКА АДВЕНТИЦІЙНА (лат. *tunica adventicia*) – зовнішня оболонка крвоносних та лімфатичних судин, деяких тручастих органів (глотки, трахеї, бронхів, проток печінки, підшлункової залози тощо), утворена пухкою сполучною тканиною.

ОБОЛОНКА ВІДПАДНА (лат. *tunica decidua*; син.: мембрана Гунтера, децидуальна оболонка) – морфофункціональна частина плаценти; функціональний шар слизової облонки матки після імплантації в нього зародка, відходить при пологах. Розрізняють такі види О. в.: основну (*decidua basalis*) – материнська частина плаценти, яка утворена слизовою оболонкою матки в ділянці вростання в неї ворсинок хоріона плода; пристінкову (*decidua parietalis*) – материнська частина плаценти, вільна від вростань хоріальних ворсинок плда; сумкову (*decidua capsularis*) – материнська частина плаценти, яка відмежовує зародок від порожнини матки.

ОБОЛОНКА ЗАПЛІДНЕННЯ (лат. *membrana fertilisationis*) – знешкоджує моноспермію при заплідненні, утворюється з блискучої оболонки за допомогою високомолекулярних біополімерів кортикальних гранул, тобто в результаті кортикальної реакції.

ОБОЛОНКА М'ЯЗОВА (лат. *tunica muscularis*) – шар стінки порожнистих оргнів травної системи, розвивається з мезенхми неодночасно в різних ділянках; на 7–8-му тижні з'являється внутрішній циркулярний шар м'язової оболонки, потім на 8-му тині – зовнішній поздовжній шар і, нарешті, на 24–28-му тижні розвитку плода виникає м'язова пластинка слизової оболонки. Склдається з двох шарів: внутрішнього – колвого (більш потужного) і зовнішнього – поздовжнього. Напрямок ходу пучків м'язових клітин в обох шарах не строго коловий і пздовжній, а спіральний. У зовнішньому шарі завитки спіралі більш розтягнуті порівняно з внутрішнім шаром. Між м'язовими шарами розташовується прошарок пухкої волокнитої сполучної тканини, в якій знаходяться вузли м'язово-кишкового нервового сплтення і судини.

ОБОЛОНКА ПІДСЛИЗОВА (лат. *tela submucosa*) – шар волокнистої неоформлної сполучної (ареолярної) тканини, багатої еластичними волокнами, розташованої під слизовою оболонкою; закладається на 7–8-му тижні ембріогенезу з мезенхіми. У ній розтшовуються скупчення лімфоїдної тканини, злози, підслизове нервове сплетення, кровносні і лімфатичні судини.

ОБОЛОНКА СЕРОЗНА (лат. *tunica serosa*) – прозора сполучнотканинна облонка, багата еластичними колагеновими волокнами, кровоносними і лімфатичними судинами і нервами, вкрита мезотелієм; зкладається на 5-

му тижні ембріогенезу з мзенхіми (її сполучнотканинна частина) і вісцрального листка мезодерми (її мезотелій).

ОБОЛОНКА СЛИЗОВА (лат. *tunica mucosa*) – внутрішня оболонка стінки прожнистих органів травної, дихальної та счостатевої систем; включає епітеліальну, власну та м'язову пластинки (остання не є постійною); поверхня вкрита слизом, що його продукує епітеліальна вистілка і залозисті структури О. с. та підслизової основи.

ОБОЛОНКА СУДИННА ОКА (лат. *tunica vasculosa bulbi*) – утворюється з мезехімних клітин, які проникають в очний келих. Разом з мезенхімою в очний келих проростють і кровоносні судини, з яких утворюється артерія склистого тіла (*a. hyaloidea*). Вона прмує до кришталика. Потім ця артерія розсмотується і судинна сітка кришталика зникає. У порожнині очного келиха утворюється прзора желеподібна речовина (склисте тіло). У подальшому диференціюється на три частни: райдужка, війкове тіло, власне О. с. о.

ОБОЛОНКА ФІБРОЗНА (лат. *tunica fibrosa*; син.: фіброзна капсула) – зовнішня сполучнотканинна оболонка деяких органів (печінки, очного яблука тощо).

ОБОЛОНКИ КИШКИ (лат. *tunicae intestinum*) – складаються зі слизової облонки, підслизової основи, м'язової і серозної оболонок. У слизовій оболонці розрізняють епітелій, власну і м'язову пластинки. Слизова оболонка тонкої кишки утворює ворсинки – вирости, які виступають у просвіт кишки. На 1 мм2 поверхні приходиться 20–40 кишквих ворсинок; у тонкій кишці їх більше і вони довші, ніж у клубовій. Кишкові ворсинки вкриті епітеліоцитами з облямівкою, вирости їх пламатичної мембрани формують безліч мікрворсинок, завдяки чому різко збільшується всмоктуюча поверхня тонкої кишки. У власній пластинці слизової оболонки є трубчасті

пглиблення – крипти, епітелій яких складається з аргентофіноцитів, ентероцитів без облмівки, келихоподібних і панетовських клітин, продукуючих різні інгредієнти шлункового соку, в тому числі слиз, а також інтестинальні гормони та інші біологічно активні речовини. Слизова оболонка товстої кишки позбавлена ворсинок, але в ній є велика кількість крипт. У власній пластинці слизової оболонки кишки знаходяться скупчення лімфоїдної тканини у вигляді одиноких і групових лімфатичних (бляшки Пейєра) фолікулів. М'язова оболока товстої кишки представлена поздовжніми і круговими гладеньком'язовими волокнами.

ОБОЛОНКИ ПЛОДОВІ (лат. *memranae fetales*; син.: зародкові оболонки) – оболонки, якими оточений зародок і плід: амніон, хоріон, основна і сумкова децидуальна оболонки. Утворюються не при дозріванні яйцеклітни, а під час зародкового розвитку з клітин зародка. До них відносяться амніон (водна оболонка), хоріон і алантоїс. Амніон людини формується бічними складками позазарокової ектодерми і зовнішнього листка бічних пластинок, які піднімаються і змикаються над зародком або шляхом утворення порожнини серед зародкових клітин поступово перетврюються в зовнішню зародкову оболонку. Аніон заповнений рідиною і оберігає зародок від висихання, захищає його від зіткнення з іншими оболонками, іноді дуже щільними, від механічних пошкоджень. Зовнішня стінка аніотичних складок утворює хоріон. У ссавців і людини він безпосередньо контактує зі стікою матки. Хоріон забезпечує обмін речовин між організмом матері та плодом і закладається на ранній стадії розвитку, коли зародок ще представлений міхурцем (бластоцисти), що складається зі скупчення дрібних клітин –

ембріобласта, оточеного шаром більш велких клітин – трофобластом.

ОБОЛОНКИ ЯЙЦЕВІ (лат. *teca ovaritis*) – захисні утворення, які оточують яйце майже в усіх тварин. За походженням розрізняють три типи О. я. Первинна, або жовткова, оболонка виробляється самим яйцем. Часто вона буває тонкою, прозорою, одношаровою. У більшості хордових вона нзивається *zona radiata*, оскільки пронизана радіальними канальцями. У ссавців її називають блискучою оболонкою, або *zona pellucida*. Вторинна оболонка (хоріон), виділяється клітинами фолікулярного епітелію або фомується шляхом їх перетворення. Третинні оболонки секретуються клітинами статевого тракту самки.

ОВОГЕНЕЗ (лат. *ovogenesis*) – це процес формування яйцеклітин протікає в яєчнику і маткових трубах. В результаті овогенеза з однієї вихідної клітини утворюється одна жіноча гамета, що володіє гаплоїдний набором хромосом і гаплоїдний кількістю ядерної речовини. Основними клітинами яєчників, які беруть участь у овогенезі, є оогонії – клітини з диплоїдним набором хромосом, які надалі здатні утворювати ооцити. З оогоніїв утворюються ооцити 1-го порядку. Ці ооцити мають диплоїдний набір хромосом і тетраплоїдну кількість ядерної речовини і здатні до мейозу. Ооцити 1-го порядку являють собою особливий стан клітин і відрізняються від оогоніїв, оскільки останні здатні до мітозу, а перші – до мейозу.

ОВОГЕНЕЗ (лат. *ovogenesis*, лат. *ovum* – яйце, гр. *oon* – яйце, *genesis* – розвиток; син.: оогенез) – розвиток жіночих статевих клітин (яйцеклітин) від оогоній до зрілої яцеклітини. Процес проходить стадії ооцитів I та II порядку, які є продуктами обох послідоних поділів мейозу. З них в

якості яйцеклітини зберігається тільки одна клітина. Три інших (полярні, спрямовуючі тільця, редукційні (абортивні) тільця) гинуть.

ОВОГОНІЇ (лат. *ovogonia*; лат. *ovum* – яйце гр. *gonos* – народження, потомство, порджуючий; син.: оогогії) – жіночі статеві клтини на стадії розмноження овогенезу; подляються мітотично, містять диплоїдний набір хромосом, є похідними гоноцитів (первинних статевих клітин).

ОВОЛЕМА (лат. *ovolemma*; лат. *ovum* – яйце + гр. *plasma* – утвір) – оболонка яцеклітини у ссавців і людини, представлена прозорою зоною (*zona pellucida*), що продукється клітинами фолікулярного епітелію.

ОВОПЛАЗМА (лат. *ovoplasma*; лат. *ovum* – яйце + гр. *plasma* – утвір; син.: оплазма) – цитоплазма яйцеклітини.

ОВОЦИТИ (лат. *ovocyti*; лат. *ovum* + гіст. *cytus* – клітина) – жіночі статеві клітини на стадіях росту та дозрівання овогенезу; розрізняють первинні О. (утворюються з овгоній при їх переході у профазу першого пділу мейозу, містять диплоїдний набір хромсом) та вторинні (утворюються з первинних О. після завершення першого поділу мейозу, містять гаплоїдний набір хромосом, кожна хромосома складається з двох хроматид, піля овуляції завершують другий поділ мейозу і трансформуються у зрілі яйцеклітини).

ОВУЛЯЦІЯ (лат. *ovulatio, ovum* – яйце) – процес виходу яйцеклітини (овоцита першго порядку) з яєчника в порожнину тіла в рзультаті розриву зрілого фолікула. З маткової труби яйцеклітина потрапляє в яйцепровід (фаллопієву трубу), де відбувається заплінення. Біологічний сенс полягає у звільненні яйцеклітини від фолікула для її запліднення і подальшого транспортування по статевих шляхах самки. Відбувається періодично при розриві

третинних (зрілих, граафових) фолкулів в яєчниках. Періодичність О. регулється нейрогормональними механізмами (головним чином гіпоталамо-гіпофізарною системою). У жінки О. найчастіше відбувається на 14–15-ту добу оваріально-менструального циклу.

ОНТОГЕНЕЗ (лат. *ontogenesis*) – це наука, що вивчає безперервний процес індивідуального розвитку від моменту зачаття до смерті. Визначення походить від грецького “онтос « – сущий,» генезис” – народження. Розрізняють проембріональний, ембріональний, постембріональний, періоди онтогенезу.

ОНТОГЕНЕЗ (лат. *ontogenesis*, гр. *ontos* – істота, *genesis* – розвиток) – індивідуальний розвиток організму, сукупність послідовних морфологічних, фізіологічних і біохімічних перетворень організму від моменту його зардження до кінця життя. Термін уведений відмим німецьким ученим Е. Геккелем у зв’язку з формулюванням основного біологічного зкону, відповідно до якого О. є стисле і коротке повторення філогенезу – процесу історичного розвитку органічного світу (окремих тпів, класів, рядів, сімейств, родів, видів живих організмів). О. включає ріст, тобто збільшення маси тіла, його розмірів. Диференціювання починається із запліднені яйцеклітини, або зиготи. У ході О. кожен організм закономірно проходить послідовні фази, стадії або періоди розвитку, з яких основними в організмів, що розмножуються статевим шляхом, є зародквий (ембріональний, передплодовий, плодвий), післязародковий (постембріональний, або постнатальний) і період розвитку дорослого організму. В основі О. лежить складний процес реалізації на різних стадіях розвитку організму спадкової інформації, закладеної в кожній з його клітин. Зумовлена спадквістю програма О. здійснюється під

впливом багатьох чинників (умови зовнішнього сереовища, міжклітинні і міжтканинні взаємодії, гуморально-гормональні і нервові регулвання і т.д.) і виражається взаємозв'язаними процесами розмноження клітин, їх росту та диференціювання.

ОРАЛЬНИЙ (фр. *oral*, лат. *or*, *oris* – рот) – кінець тіла з ротовим отвором; те, що ближче до ротового отвору.

ОРГАН ЗОРУ (лат. *organun visus*) – роміщений в очній ямці і складається з очного яблука, зорового нерва та додаткових оргнів ока. Очне яблуко формується з декількох джерел. Сітківка є похідним нейроектодеми і являє собою парне випинання стінки *diencephalon* у вигляді одношарового пухиця на ніжці. За допомогою інвагінації його дистального кінця очний пухирець перетврюється в двостінний очний келих. Зовнішня стінка келиха перетворюється в пігментний, а внутрішня – у світлочутливий шар сітківки. Відростки гангліозних клітин сітківки прростають у ніжку келиха і формують зоровий нерв. Поверхнева ектодерма, яка прилегла до очного келиха, вип'ячується в порожнину і формує кришталиковий пухирець. Остання перетворюється в кришталик. Через щілину, розташовану між краями келиха і кришталика, клітини мезенхіми проникають всередину клиха, де беруть участь в утворенні склоподіного тіла. З мезенхіми, навколо очного келиха, диференціюються судинна оболонка і склера. У мезенхімі, яка проростає між ектодермою і кришталиком, з'являється щілина – передня камера. Та мезенхіма, що лежить перед щілною, разом з епітелієм шкіри, перетворюється в рогівку, а та, що лежить позаду – у райдужну оболонку. Гладенькі м'язи ока розвиваються з мезенхіми, поперечносмугаста мускулатура є похідним міотомів головних сомітів. Повіки являють собою шкірні

складки, які ростуть нзустріч одна одній, що змикаються між собою спереду від рогівки. У товщі їх формуються вії і залози. Спочатку очі спрямовані в сторони. Їх переміщення на передню частину голови зкінчується до 10-го тижня і пов'язане з ростом лицевого черепа.

ОРГАН НЮХУ (лат. *organum olfactus*) – зачатком нюхової вистілки органа нюху хрбетних служить передня частина нервової пластинки, що згодом відособлюється. Спчатку утворюються парні пластиноподібні локальні потовщення ектодермального ептелію, розташовані в ділянці передньої чатини голови і названі нюховими плакодами. У процесі подальшого розвитку периферійна частина нюхового аналізатора відділяється від зачатка ЦНС і потім повторно, за допомгою нюхового нерва, зв'язується з аналізтором. Плакоди перетворюються на нюхові мішки внаслідок вип'ячування центральної ділянки і переміщення клітин. Нюхові міки сполучаються із зовнішнім середовищем за допомогою отворів – ніздрів. Клітинні елементи стінок нюхових мішків диферецюються у нюховий епітелій, який складється з рецепторних (нюхових) і опорних клітин. Центральні відростки нюхових клітин об'єднуються між собою та утворюють пучки, які у вигляді ниток нюхового нерва прямують до нюхових цибулин головного мозку. Тут ндалі здійснюється синаптичний контакт між терміналями аксонів і дендритами мітралних нейронів нюхових цибулин. Деякі діляки ембріональної епітеліоподібної нюхової вистілки, занурюючись у сполучну тканину, перетворюються на нюхові (боуменові) злози.

ОРГАН ПРИСІНКОВО-ЗАВИТКОВИЙ (лат. *organum vestibulocochleare*) – на початку 3-го тижня розвитку з обох боків від заднього міхура утворюється потовщення ектодерми, яке незабаром перетворюється в слухову ямку.

У подальшому вона стає глишою і замикається, формуючи слуховий пухрець з рідиною. Ріст і перетворення слухового пухирця призводять спочатку до утворення мішечка, маточки і перетинчастих півколових каналів. У подальшому з передньої частини слухового пухирця внаслідок посиленого росту формується перетинчастий завиток (завиткова протока). У стінках перетинчатого лабіринту диференціюються нейроептеліальні клітини кортієвого органа, а також клітини плям і гребінців півколових каналів. Периферійні відростки нервових клітин, які ростуть з вузла VIII пари черепних нервів, встановлюють зв'язки з епітеліальними рцепторними клітинами. Сам вузол дифереціюється на два – спіральний і присінковий. Одночасно з розвитком перетинчастого лбіринту шляхом концентрації навколо нього мезенхіми утворюється спочатку хрящовий, а потім – кістковий лабіринт.

ОРГАН СЛУХУ І РІВНОВАГИ (лат. *organum vestibulo-cochleare*; син.: присінковзавитковий орган) – периферійна частина слухового та вестибулярного аналізатора, яка включає зовнішнє, середнє та внутрішнє вухо. Забезпечує сприйняття звукових пдразнень, вібрацій та гравітаційну чутливість. Розвивається з виникнення в задній частні голови, над першою парою зябрових щлин, двох (парних) потовщень ектодерми – лабі-ринтних плакод. Потім ці потовщення вп'ячуються, перетворюючись на ямки і, нрешті, відшарування від ектодерми і занурються в мезенхіму та формують слухові пухиці, які є зачатком внутрішнього вуха. Частина клітин цих пухирців, ще до їх повного замкання, виселяється в навколишню мезенхіму і тут утворює зачатки чутливих гангліїв VIII пари черепномозкових нервів. Шляхом дифренціації форми та структури слухові пухирці перетворюються на

перетинчастий лабіринт. До чутливих клітин статичних гребінців і плям, а також кортієвого органа перетинчатого лабіринту, які спеціалізуються на сприйнятті подразнень, підростають периферичні відростки (дендрити) нервових клітин чутлвих гангліїв VIII пари нервів. Відповідно до дференціювання слухового пухирця на два віділи – органа рівноваги (мішечок, маточка, півколові канали) і органа слуху (завиток) – вузол VIII пари також підрозділяється на два ганглії: вестибулярний і спіральний. Навколо перетинчастого лабіринту згущується мзенхіма, утворюючи надалі кісткову тканину кісткового лабіринту. Середнє вухо (барбанна порожнина) виникає з передньої пари зябрових кишень. З'єднання зябрової кишені з глотковою ділянкою передньої кишки збрігається у вигляді євстахієвої труби. Зовніній слуховий прохід утворюється за рахунок першої пари зябрових щілин, а вушна раквина – з шкірної складки, що оточує зовніній слуховий отвір, у сполучній тканині якої диференціюється еластичний хрящ. Епітелій стінки дна I зябрової щілини і епітелій стінки дна I зябрової кишені утворюють барабанну перетинку. У мезенхімі, що оточує епітеліалну зяброву кишеню, розвиваються слухові кіточки: молоточок – із суглобової голівки мекелева хряща і накладної суглобової кісточки, коваделко – із піднебінноквадратної кістки, стремінце – із частин гіоїдної дуги.

ОРГАН СМАКУ (лат. *organum gutatorium*) – периферійний відділ смакового аналізатора, представлений сукупністю смакових цибулин у складі грибоподібних, жолобкуватих, листоподібних сосочків (смкових бруньок) язика, слизової оболонки надгортанника, а також нервових волокон, що відходять від них, забезпечуючи сприняття смакових подразнень. Смакові брунки формуються в

ембріогенезі ссавців як впинання слизової оболонки язика на його дорсальній поверхні. Сполучнотканинна основа бруньки розвивається з мезенхіми. Перші етапи їх розвитку зумовлюються ативною взаємодією епітелію і сполучної ткнини, але не виключається вплив нервових волокон. На наступній стадії у сполучній тканині сосочків виникають чисельні нервві волокна, оточені швановськими клітинами, кровоносними капілярами і фіброблатами. Частина нервових волокон прилягає до базальної пластини, але не входить в епителій. На цій же стадії в деяких базальних клітинах епітелію сосочків починають ситезуватися електроннощільні гранули – перші ознаки трансформації епітелію у клтини смакових бруньок. Далі відбувається розчинення базальної пластинки і нервові волокна входять в епітелій. Базальні відділи клітин витягуються в сполучну тканину нзустріч підростаючим нервовим волокнам, при цьому частина таких клітин утворює синаптичні контакти з аферентними нейрнами, які властиві тільки рецепторним елментам смакових бруньок. На подальших стадіях розвитку чітко ідентифікуються три типи клітин, диференціювання яких закінчється утворенням на їх вершині мікровосинок, що з'єднуються через смакову пору з порожниною рота. У людини розвиток пчинається на 6–7-му тижнях з появи у сплучній тканині сосочків нервових волокон. Формування мікроворсинок на вершині апікальних відділів клітин і смакових пор відбувається до 18-го тижня і починаючи з цієї стадії можна ідентифікувати три типи клітин, подібних по ультраструктурній оганізації з клітинами смакових бруньок дрослих людей.

ОРГАН ЯКОБСОНА (лат. *organum vomeronasalis*, від лат. *vomer* – леміш; син.: трубчастий, якобсонів, або вомероназальний орган) – відокремлений відділ органа

нюху, розташований у наземних хребетних в основі носової перегородки, добре розвинений у плазунів і ссавців. У 8-тижневих ембріонів людини він досить добре розвинений. Рецеторні нейросенсорні клітини О. Я., як у тварин, так і в людини, мікроворсинчастого типу і спціалізовані до сприйняття подразнень спецфічних сполук типу феромонів.

ОРГАНИ ПРОВІЗОРНІ (син.: позазродкові органи, тимчасові органи) – розвваються в процесі ембріогенезу поза тілом зародка, виконують чисельні функції, що збезпечують розвиток і ріст самого зародка. До провізорних органів птахів відносяться: жовтковий мішок, амніон, серозна оболонка, алантоїс, у плацентарних (у тому числі й людни) – плацента, хоріон.

ОРГАНИ СЕЧОВІ (лат. *organa urinaria*) – органи, що продукують та виводять сечу (ники, сечівник, сечовий міхур); на 4-му тижні розвитку зародка на межі дорсальної та ветральної частин мезодерми, у так званій прміжній мезодермі, спостерігається зачаток сечових канальців. Канальці розміщуються сегментарно і в цілому формують щільну пздовжню масу, яка називається нефрогенним тяжем. Він тягнеться уздовж тіла зародка від шийних до крижових сегментів. Нефрогенний тяж є джерелом розвитку всіх трьох генерацій нирки. Переднирки (пронефрос) швидко рдукуються і замінюються канальцями середньої нирки (мезонефрос). Нарешті формується остаточна нирка (метанефрос), а канальці мезонефроса зазнають дегенерації, за виняком тих, які дають початок канальцям яєчка.

ОРГАНИ СТАТЕВІ (ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ) (лат. *organa genitalia*) – у ранніх ембріонів на поверхні кожної половини целома, безпосередньо під його мезотелієм, виникає компактне скупчення недиференційованих клітин –

статевий гребінь, який є зачатком майбутніх статевих залоз (гонад). Перші ознки диференціації індиферентного зачатка статевої залози спостерігаються по чоловчому типу на шостому, а по жіночому – 8-му тижні ембріогенезу. Її початок пов'язаний із розвитком двох вивідних проток. В ембрінів жіночої статі зі статевого гребеня розвваєтьсяпарамезонефральна протока (*ductus paramesonephricus*), з якої в подальшому фомуються маткові труби, матка і піхва (останні утворюються внаслідок злиття правої та лвої проток). В ембріонів чоловічої статі ввідні шляхи статевих залоз розвиваються з канальців і протоки первинної нирки, які змнили свою функцію (виносні канальці яєчка, сім'явиносна протока із сім'яновиносними пухирцями і сім'явипорскувальна протока). На початку розвитку статевого диморфіму в чоловічих особин парамезонефральна протока зникає майже цілком і тільки її пчатковий та кінцевий відрізки залишаються у вигляді рудиментарного привіска яєчка й предміхурової маточки. З канальців і протоки первинної нирки розвиваються сім'явиносні протоки. У жінок парамезонефральна пртока розвивається у внутрішні жіночі статеві органи, а структури первинної нирки збергаються у вигляді рудиментів поздовжньої протоки та поперечних проток прияєчник і над'яєчника.

ОРГАНИ СТАТЕВІ ЖІНОЧІ ВНУТРІШНІ (лат. *organa genitalia feminina interna*) – відноситься матка, яєчники, маткві труби і піхва. Ознаками диференціювання гонади за жіночим типом є відсутність вирженої білкової оболонки, звуження просвіту мезонефральної протоки, первинні статеві клітини розкидані по всій мезенхімній стромі. При розвитку яєчників у мезенхіму під сттевими валиками вростають статеві шнури, що містять гонобласти і целомічні

клітини. З гонобластів утворюються статеві клітини, а з клітин целомічного епітелію – фолікулярні клітини та інтерстиціальні клітини. Мезенхіма розростається, формуючи мозкову речовину і, вростаючи в кіркову, розділяє статеві шнри, а на поверхні утворює білкову оболонку. Статеві шнури перетворюються на первинні фолікули. Канальці первинної нирки і волфові протоки повністю редукуються; від них залишається тільки *epoophoron* і *paraophoron*; кінцеві частини вольфових проток можуть зберегтися у вигляді парауретральних ходів (гартнеровські канали). Найбільший розвиток зазнають мюллерові (парамезонефральні) протоки; з їх початкових ділянок утворюются маткові труби. Обидві ці протоки зростються на значній відстані в непарну протоку, що впадає в сечостатеву пазуху; стінка цієї протоки потовщується і дає початок матці і верхній третині піхви.

ОРГАНИ СТАТЕВІ ЗОВНІШНІ (лат. *organa genitalia externa*) – як і внутрішні, розвиваються з індиферентних зачатків. На цій стадії у зародків обох статей у ділянці промежини є такі утвори: 1) статевий горбок; 2) статеві (уретральні) складки, які оточують уретральний жолобок; 3) губно-мошонкові статеві валки. Починаючи з третього місяця ембріонального розвитку, формуються статві відмінності. Зміни за чоловічим типом: статевий горбок починає збільшуватися й перетворюється на зачаток печеристих тіл сттевого члена; статеві складки, що огортають його, стають значно вищими і обмежують уртральний горбик. До кінця 3-го місяця статеві складки зростаються так, що уретральний жлобок перетворюється на зовнішню частину сечівника. У результаті закриття цього жолока і утворення кавернозної частини уретри сечостатевий отвір виноситься з сечостатвого синуса в

кінець статевого члена. Статеві валики зростаються вздовж сагітальної лінії і беруть безпосередню участь в утворені мошонки, куди до моменту народження, а іноді трохи пізніше опускаються із череної порожнини яєчка. У процесі зрощення статевих складок і валиків замикається отвір сечостатевого синуса і остаточно формується промежина. Лінія зрощення зберігається у вигляді шва статевого члена і мошонки, що переходить на промежину. Зміни за жінчим типом: статевий горбок перестає роти і перетворюється на клітор; уретральний жолобок залишається рудиментарним і знкає. Тому в ембріонів жіночої статі уретра відкривається під клітором і цілком утворється з тієї проксимальної частини сечосттевого синуса, з якої в ембріонів чоловічої статі формується тільки простатична частина уретри. Статеві валики не зростаються і пертворюються на великі статеві губи. Передні половинки статевих складок також не зротаються і утворюють малі статеві губи. Задні половинки статевих складок і виріст уроретальної перегородки формують промежину і присінок піхви. Сечостатевий синус стає менш глибоким і більш широким, перетворюючись у присінок піхви. У результаті цього отвір піви розташовується значно нижче, ніж у більш ранніх стадіях розвитку.

ОРГАНИ СТАТЕВІ ЧОЛОВІЧІ ВНУТРІШНІ (лат. *organa genitalia musculina interna*) – яєчка, придатки яєчка, сім'явиносні протоки, сім'яні пухирці, передміхурова злоза, бульбоуретральні залози, сечовий кнал, сім'яний канатик. Їх диференціація вібувається під впливом тестостерону, який виробляють інтерстиціальні клітини (клітини Лейдіга). Вони розташовані в мезенхімі між статевими тяжами яєчка. Інтерстиціальні клітини починають функціонувати на 3-му місяці ембріогенезу. У статевій валик, де вже є вролі статеві шнури (містять целомічний епітелій і гонобласти) вростає

мезенхіма, яка формує білкову оболонку, септи, пухку сполучну тканину яєчка. Зі статевих шнурів формуються звивисті сім'яні канальці, прямі канальці і кнальці мережі яєчка, які спочатку не з'єднані один з одним, а згодом зростаються. Вивідним апаратом стають канальці первинної нирки і протоки Вольфа. Канальці первинної нирки перетворюються у виносні канальці. Кранальні канальці первинної нирки перетворюються на додаток придатка яєчка (*appendix epididymidis*), а каудально розташовані кнальці перетворюються в придаток яєчка (*paradidymis*). У кінцевій частині сім'явивідної протоки шляхом випинання утворюються сім'яні пухирці. Протока Мюллера в чоловічму організмі редукується, від неї залишається лише чоловіча маточка і гідратиди Моргані. Простата розвивається як виріст сечостатевго синуса.

ОРГАНІЗАТОР (лат. *praeparator*; син.: індуктор, організаційний центр, Шпеманна центр) – в ембріології – тканина або орган ембріона, що визначає напрямок і темп дифренціації іншої тканини або органа.

ОРГАНОГЕНЕЗ (лат. *organogenesis)* – процес утворення органів з ембріональних зачатків. органогенез;

ОРГАНОГЕНЕЗ (лат. *organogenesis*; гр. *organon* – орган + гр. *genesis* – розвиток) – процес формування органів в онтогенезі. Після завершення гаструляції в зародка утврюється комплекс осьових органів: нервова трубка, хорда, кишкова трубка. У зародка закладається третій зародковий листок – мзодерма. У хордових це відбувається шляхом відшарування екзодермальних кишень, що вростають між ектодермою і ентодермою, формуючи вторинну порожнину тіла.

ОРГАНОКОМПЛЕКС НАДНИРКОВО-НИРКОВИЙ – парний комплекс ембріологічних органів – надниркова

залоза і вторинна нирка, які стикаються між собою. Виникаючи в середині 7-го тижня, незадовго до часу закриття плевроочеревинних отврів, тобто відокремлення серозних поронин, надниркова-нирковий органокомплекс засвідчує початок формування дефінітивнго заочеревинного простору. На 6-му тижні ембріогенезу, простягаючись від першого грудного до третього поперекового сегметів, первинна нирка займає досить значну длянку презумптивного заочеревинного прстору. Вторинна нирка краніально стикується з каудальним кінцем первинної нирки. Біля краніального кінця первинної нирки виявлється зачаток надниркової залози.

ОРГАНОКОМПЛЕКС ПАНКРЕАТОДУОДЕНАЛЬНИЙ – комплекс ембріологічних залоз шлунково-кишкового тракту, який формується майже одночасно з тимчасвим статевопервиннонирковим комплексом, з часу зачатка підшлункової залози на 4-му тижні; його складовими є підшлункова залоза і дванадцятипала кишка. Незважаючи на те, що він виникає одним із перших, у заочервинному просторі опиняється останнім. Онак, саме завдяки йому будова заочеревинної ділянки остаточно набуває дефінітивного храктеру. Складові О. п. мають виражені брижі, які розташовані вентромедіальніше від сттевопервиннониркового комплексу на рівні його середньої третини.

ОРГАНОКОМПЛЕКС СТАТЕВОПЕРВИННОНИРКОВИЙ – комплекс ембріологічних органів сечової системи, який формується впродовж 5-го – початку 6-го тижня. Після відмежування черевної прожнини від грудної О. с. покидає майбутній заочеревинний простір і опиняється в прожнині малого таза, зазнаючи надалі ембрональних перетворень. З часу свого зачатка впродовж наступних двох тижнів домінує

у презумптивному заочеревинному просторі. У зародків 5-го тижня краніальний його кінець (первинна нирка) досягає плеврочеревинних складок, а також зачатка легень, який знаходиться вентральніше. Каудальніше від первинної нирки виявляється зачаток втринної нирки.

ОРГАНОКОМПЛЕКСИ ЗАОЧЕРЕВИННОГО ПРОСТОРУ – комплекс органів сечової системи, які розвиваються в тісних топографо-анатомічннх співвідншеннях як із суміжними утвореннями чревної порожнини, так і між собою, утворючи при цьому окремі органокомплекси. Перші ознаки формування первинної нирки з'являються у зародків 3,2 мм довжини (24–26 днів) у вигляді скупчення мезенхімних клітин із мезонефрогенною тканиною і зачатками канальців, що випинаються в загальну прожнину ембріона. На вентромедіальній пверхні первинної нирки в зародків довжиною 3,5 мм із целомічного епітелію утворюється статева залоза у вигляді гребенеподібного потовщення. Шляхом інвагінації целомічного епітелію, що вкриває передньобічну поверню первинної нирки, у 4-тижневому віці емріона утворюється мезонефральна протока. До кінця 4-го тижня найпершим формується парний органокомплекс презумптивного зочеревинного простору – статевопервиннирковий, який включає зачатки трьох назвних структур. Центральне положення в ньому посідає первинна нирка. Латеральніше знахдиться мезонефральна протока, а медіальнше – статева залоза.

ОСНОВА ЧЕРЕПА (лат. *basis cranii*) – розвивається в три стадії. Спочатку на 6–7- му тижнях біля середнього кінця хорди утворюються згущення мезенхіми, які є зчатком перетинчастої основи черепа. Нприкінці 7-го тижня в мезенхімному зачатку утворюються хрящові пластинки (параходальні і прехордальні хрящі), які незабаром

зливаються між собою, формуючи хрящову основу черепа. Крім того, навколо органів чуття, які розвиваються, утворюються хрщові капсули – ротова і слухова. Скостніння хряща основи черепа починається наприкінці 2-го місяця розвитку зародка. Енхондральним шляхом із загального хрщового зачатка формуються і зазнають скостеніння такі кістки: решітчаста і клинподібна, кам'яниста частина скроневої кіски, тіло і бічні частини потиличної кістки, а також нижня носова раковина.

ОСТЕОБЛАСТ (лат. *osteoblast*, гр. *osteon* – кістка + *blastos* – зародок; син.: остеобластоцит) – ростова кісткова клітина, здатна до поділу.

ОСТЕОКЛАСТ (лат. гр. *osteon* – кістка + *klao* – ломаю; син.: остеокластоцит) – гіганська багатоядерна клітина кісткової тканини мезенхімного походження в процесі ембрігенезу або ж при регенераторних процесах, забезпечує лізис кальцифікованого матриксу.

ОСТЕОЦИТ (гр. *osteon* – кістка + *kytos* – клітина) – зріла, не здатна до поділу клітина кісткової тканини, яка формується в процесі остеогенезу із остеобласта.

ОСЬОВИЙ КОМПЛЕКС ЗАРОДКА (лат. *axialis complex germin*) – сукупність зачатків нервової системи, осьового скелета та соматичної мускулатури, розташованих на дорсальній стороні тіла у зародків хордових.

ОТВІР ІМПЛАНТАЦІЙНИЙ (лат. *foramen implantationes*) – дефект у слизовій оболонці матки, який утворюється внаслідок гістолітичної (гр. *lysis* – розчинення) дяльності плазмодіотрофобласта зародка при його інвазії. Пізніше закривається імплантційним коагулятом і поновленим епітелієм слизової оболонки матки.

ОТВІР БОТАЛЛОВИЙ (лат. *foramen Botalli*) – овальний отвір у міжпередсердній перегородці, що сполучає праве і

ліве пересердя плода; закривається після народження дитини (див. також протока Боталлова, тяж боталловий).

ОЧЕРЕВИНА ВІСЦЕРАЛЬНА (лат. *peritoneum viscerale*) – органний листок очревини, який зароджується з внутрішніх склдок парієтального листка і покриває всі внтрішні органи. Тонкий еластичний, прозорий листок, дозволяє побачити колір органа, який він покриває. При переході з органа на орган формує брижові зв'язки. Може вкривати оган з усіх боків (інтраперитонеальні органи), з двох (мезоперитонеальні), з одної (екстрперитонеальні).

ОЧЕРЕВИНА (лат. peritonaeum) – це серозна оболонка, яка розвивається з бічних пластинок мезодерми (спланхнотома), яка формує клітинну вистилку – мезотелій, що покриває зовні стінку первинної кишки та її похідні, а також стінку порожнини тіла. При цьому первинна кишка підвішена на вентральній і дорсальній брижі, які представляють собою дублікатуру переходу листків очеревини зі стінки порожнини тіла на кишку. Спочатку по обидва боки кишки знаходяться ізольовані одна від одної ліва та права очеревинні порожнини. У подальшому частина вентральної брижі (нижче за рівень пупкової вени, що вступає в закладку печінки) зникає, і утворюється загальна порожнина очеревини. Надалі, у зв'язку з формуванням різних відділів травного тракту та їх переміщенням (поворот шлунка, формування кишечника та його зростання, розвиток печінки та ін. відбуваються переміщення та перетворення вентральної та дорсальної брижок з розвитком різних їх похідних (сальники, зв'язки, брижі, складки); змінюється ступінь покриття органів серозною оболонкою. Частина органів мають покриття з усіх боків (інтраперитонеально): шлунок, тонка кишка, червоподібний відросток, поперечна та сигмоподібна

ободові кишки, селезінка, матка та ін; частина – з трьох сторін (мезоперитонеально): висхідна та низхідна ободова кишки, печінка, середній відділ прямої кишки; деякі органи мають очеревинний покрив з одного боку (екстраперитонеально): дванадцятипала кишка, підшлункова залоза, нирки. Похідними первинної вентральної брижі у дорослої людини є серпоподібна, вінцева, печінково-шлункова і печінково-дванадцятипала зв'язки. З первинної дорсальної брижі розвиваються: великий сальник, брижі тонкої, поперечної ободової, сигмовидної ободової та початкової частини прямої кишки.

П

ПАЗУХА СИГМОПОДІБНА (лат. *sinus sigmoideus*) – парна, є безпосеренім продовженням поперечної пазухи, роміщується в однойменній кістковій борозні і впадає у внутрішню яремну вену. Можуть з'єднуватися між собою через притоки мозквої вени, які впадають у нижню її третину та у верхню кам'янисту пазуху. Сполучає внутріньочерепну венозну мережу з венозними стовбурами шиї. У неї впадають дрібні вени твердої мозкової оболони задньої черепної ямки, мозкові вени від довгастого мозку. Впускники з'єднують П. с. з поверхневими і губчастими венами. Формується на 2–3-му мсяцях розвитку у результаті диференціювання анастомозів, які становлять вторинні шляхи відтоку крові.

ПАЗУХА ВЕРХНЬОЩЕЛЕПНА (лат. *sinus maxillaris*; син.: гайморова пазуха) – порожнина верхньої щелепи. Відкривається в середній носовий хід. Зачаток верхньої щелепи починається наприкінці 2-го місяця утробного розвитку енхондрально з декіль-кох точок скостеніння,

сама П. в. починає ровиватися на 5–6-му місяцях утробного розвтку, а повна пневматизація закінчується в 5–6 років.

ПАЗУХА ВЕРХНЯ КАМ'ЯНИСТА (лат. *sinus petrosus superior*) – парна, залягає у верхній кам'янистій борозні скроневої кіски і йде від печеристої пазухи, досягаючи свїм заднім краєм сигмоподібної пазухи.

ПАЗУХА КЛИНОПОДІБНА (лат. *sinus sphenoidalis*) – знаходиться в тілі клиноподібної кістки, як правило, сагітальною перегродкою ділиться на дві асиметричні частини. З'єднується з верхнім носовим ходом. Розвток кісток починається на 9-му тижні утробнго життя енхондрально чи ендесмально (крла) із п'яти точок скостеніння. Синостозування кістки закінчується до 8 років постнатальнго розвитку. Формування П. к. починається на 3-му році життя, а закінчується до 6–7 роів.

ПАЗУХА КРИЛОТІМ'ЯНА (лат. *sinus sphenoparietalis*) – парна, розташовується уздовж малих крил клиноподібної кістки; впдає в печеристу пазуху.

ПАЗУХА ЛОБОВА (лат. *sinus frontalis*) – порожнина лобової кістки. Як правило ділить перегородку на праву та ліву асиметричні частини. За формою нагадує тригранну пірміду. Відкривається в середній носовий хід. Кістка починає формуватися на 9-му тижні утробного розвитку ендесмально із двох тчок скостеніння. Пневматизація П. л. починється наприкінці першого року постнатальнго розвитку, закінчується до 5–6 років.

ПАЗУХА МІЖПЕЧЕРИСТА (лат. *sinus intercavernosi*) – проходять попереду і позду ямки гіпоталамуса. Сполучають праву і ліву печеристі пазухи. Обидві печеристі пазухи і обидві П. м. утворюють замкнуте венозне коло, яке носить назву кільцеподібної пазухи. Іноді спостерігається нижня П. м., розташовна між передньою і задньою П. м.

ПАЗУХА НИЖНЯ КАМ'ЯНИСТА (лат. *sinus petrosus inferior*) – парна, лежить в нижній кам'янистій борозні потиличної і скроневої кісток; йде від заднього краю печристої пазухи до верхньої цибулини внутриньої яремної вени.

ПАЗУХА ПЕЧЕРИСТА (лат. *sinus cavernosus*) – представлена венозним сплтенням, у петлях якого розташовується влика кількість пухкої сполучної тканини, або широкою венозною порожниною, розділною тонкими тяжами на декілька камер, що з'єднуються між собою. Потік крові в основнму спрямований у нижню кам'янисту пазуху, яка звужується у верхньому напрямку. Розмщена по обидва боки від турецького сідла, а її задній висхідний відділ містить внутрішню снну артерію, яка оточена футляром із колагнових волокон. До П. п. належать: судини пртоки – пазухи малого крила (крилотім'яні), очноямкові і лабиринтові вени; судини вітоку – верхня і нижня кам'янисті пазухи, сплетення сонного каналу; судини-емісарії – вени овального і круглого отворів, диплоїчні вени, шунтуючі судини. Позачерепним продвженням П. п. є верхня цибулина внутрішньої яремної вени. Тісне топографічне відношення до печеристої пазухи мають окоруховий, блковий, відвідний нерви, а також І гілка трічастого нерва. Перші три нерви розташовані у товщі зовнішньої стінки пазухи, а відвідний лежить всередині венозної порожнини. Фомується з ділянки першої головної вени, роташованої над медіальною поверхнею трічастого вузла.

ПАЗУХА ПОПЕРЕЧНА (лат. *sinus transversus*) – парна, залягає в поперечній борозні кісток черепа вздовж заднього краю намету мозочка. Від ділянки внутрішнього потиличного виступу, де обидві пазухи шроко сполучаються між собою, направлються назовні в ділянку соскоподібного

кута тім'яної кістки. Тут кожна з них переходить в сигмоподібну пазуху, яка залягає в борозні сигмоподібної пазухи скроневої кістки і через яремний отвір переходить у верхню цибулну внутрішньої яремної вени. Формуються разом із зачатком твердої мозкової оболони, потиличної пазухи, скроневої кістки та м'язів. Заднє венозне сплетення поступово пертворюється у притоки пазух твердої мозквої оболони черепа (задня третина верхньої стрілової пазухи, стоку пазух, поперечних та сигмоподібних пазух), утворюючи венозні ланцюжки первинних судин і петель. Однплощинна венозна сітка характеризується малою диференціацією і вираженими процсами редукції і новоутворення.

ПАЗУХА ПОТИЛИЧНА (лат. *sinus occipitalis*) – йде в товщі краю серпа мзочка, *falx cerebelli*, уздовж внутрішнього потиличного гребеня від внутрішнього птиличного виступу до великого потилиного отвору. Тут розщеплюється у вигляді крайових синусів, які обходять зліва і спрва великий потиличний отвір, вливаються в сигмоподібну пазуху, рідше – безпосредньо у верхню цибулину внутришньої яремної вени. Здебільшого має один стобур, який починається двома гілками від здньої стінки великого потиличного отвору і закінчується у просвіті стоку пазух. У неї вікриваються устя дрібних вен серпа мозока, які у верхній частині мають анастомози з венами твердої мозкової оболони та намту мозочка. П. п. утворюють два стовбури, які формуються від стоку пазух та стовбурів відповідних поперечних пазух. Біля крайвої пазухи стовбури П. п. сполучаються між собою чисельними анастомозами. Перед впаданням у крайову пазуху П. п. інколи ділиться на декілька гілок, які утворилися в результаті сплетення цих гілок біля зднього краю великого потиличного отвору.

Диференціюється у власний венозний кнал одночасно з іншими пазухами твердої мозкової оболони.

ПАЗУХА ПРЯМА (лат. *sinus rectus*) – має чотирикутну форму і утворена листками тведої мозкової оболони намету мозочка, роміщена між витягнутими пластинками серпа великого мозку на лінії сполучення з наметом мозочка і бере початок від ампули, яка утврюється внаслідок сполучення великої вени головного мозку і початкового відділу цієї пазухи, що є продовженням нижньої стрілвої пазухи. Направляється від заднього краю нижньої стрілової пазухи до внутрішнього потиличного виступу, де вливається в попречну пазуху, забезпечуючи максимальний розподіл потоку крові, яка надходить із пверхневих (верхня стрілова пазуха) і глибоких вен головного мозку. Формується на 3-му мсяці розвитку з венозного середнього сплтення одночасно з формуванням нижньої стрілової пазухи.

ПАЗУХА СТРІЛОВА ВЕРХНЯ (лат. *sinus sagittalis superior*) – має просвіт тркутної форми і йде вздовж верхнього краю серпа великого мозку (відросток твердої мокової оболони) від *crista galli* до protuberantia *occipitalis interna*, де вливається найчастіше у праву поперечну пазуху. Формується в предплодів 8-го тижня розвитку у вигляді мнінгеального первинного сплетення, як частна загального венозного сплетення, в якому формуються венозні ланцюжки, орієнтовані в передньозадньому напрямку вздовж вернього краю мозкового міхура, а на його боках утворюється одношарова стінка. Формування починається як парне утворення в ділянці пінячого гребеня від внутрішніх кісткових вен, а закінчується однабо двоканальною фомою, впадаючи у стік пазух.

ПАЗУХА СТРІЛОВА НИЖНЯ (лат. *sinus sagittalis inferior*) – є щілиною нижнього краю серпа великого мозку, впадає у

пряму пазуху; розташована між верхньою і нижньою стріловими пазухами. Між судинними стобурами та їх притоками виявлені чисельні анастомози, які сформовані венами серпа великого мозку, а також ампулою прямої пзухи та окремими венозними лакунами. Фома просвіту пазухи щілиноподібна, овальна, колова, трикутна – залежно від типу голови людини. У неї впадають тонкі вени із мозлистого тіла, внутрішньої поверхні лобових часток і вени самого відростка. Формується наприкінці 8-го тижня розвитку з венозного сплетення передньої або середньої третин нижнього краю серпа великого мозку разом із венами і притоками.

ПАЗУХИ ВЕНОЗНОЇ СУДИННОЇ СИСТЕМИ ГОЛОВНОГО МОЗКУ (лат. *sinus venosus cerebri*; син.: синуси веноні головного мозку) – найскладніший віділ судинного русла, що бере активну участь у регуляції мозкового кровообігу. Формуются як сітка первинних щілин у перимедуляній мезенхімі, яка оточує краніальний відділ нервової трубки. З'являються шляхом розщплення стінки твердої мозкової оболони і є її похідними, по яких здійснюється відтік крові від головного мозку. Формуються у процесі послідовного диференціювання первинної капілярної сітки, менінгеальних та венозних ланок різного топографічного розташування. Пазухи несуть кров спереду назад, впадають у внутрішні яремні вени.

ПАЗУХИ ПРИНОСОВІ (лат. *sinus paranasales*) – повітроносні порожнини в кістках черепа: лобова, клиноподібна, верньощелепна, решітчастий лабіринт. В ембрігенезі утворюються як випинання порожнни носа і протягом усього життя зберігають з нею сполучення. Верхньощелепна пазуха і решітчастий лабіринт сформовані до момету народження, лобова пазуха – до двох,

клноподібна – до семи років постнатального періоду (див. також *Пазуха верхньощелепна*, *Пазуха клиноподібна*, *Пазуха лобова*).

ПАЛІНГЕНЕЗ (лат. *palingenesis*, гр. *palin* – знову, назад, *genesis* – розвиток) – пвторення стадій філогенезу в онтогенезі, яке супроводжується появою ознак віддалених нащадків у період розвитку зародка, а в дрослому стані відсутні. Термін запронований Е. Геккелем (1866). Дозволяє робити висновки про спрямованість філогенетичних змін. Прклади: розвиток у зародків вищих хребетних екті ентодерми, нервової трубки, хорди, збрових дуг і щілин, органів виділення, які храктерні нащадкам і виявляються в дорослих осіб нижчих хордових і нижчих хребетних. Ценогенези, за Е. Геккелем, порушують послдовність палінгенезу.

ПАНГЕНЕЗИС (гр. *pan* – все, *genesis* – розвиток) – згідно з гіпотезою Ч. Дарвіна, окремі ознаки всього організму представлені в кожній клітині організму певними матеральними частинами – гемулами, які відокремлюються від клітин, накопичуються в сттевих органах і утворюють статеві клітини. За рахунок цього відбувається успадкування ознак, у тому числі і набутих. Ці частинки здані до живлення і розмноження шляхом поділу і при поділі клітини розподіляються по дочініх клітинах. Клітини організму на всіх стадіях розвитку відокремлюють подібні гемули і дставляють їх до статевих клітин (транспортна гіпотеза).

ПАРАГАНГЛІЇ (лат. *paraganglia*; син.: хромафінні тіла, тільця Кона) – округлі або овальні тільця; скупчення хромофільних клтин, найбільші за ходом аорти (сонні, аорталні, ниркові, підключичні) розвиваються з етодерми. У 7-тижневих зародків представлені у вигляді клітин двох видів – симпатобластів і хромафінобластів; перші

утворюють симптичні вузли, другі беруть участь в утворенні хромафінних органів. Найбільшого розвитку досягають до 1–1,5 року. До 10–13 років маже всі П. зазнають зворотного розвитку.

ПАРІЄТАЛЬНИЙ (лат. *paries*, *parietis* – стінка) – вказує на розміщення об'єкту біля стінки порожнини або органа, тобто пристіковий.

ПЕНЕТРАЦІЯ (лат. *penetratio*) – проникнення в цитоплазму овоциту II порядку головки та проміжної частини сперматозоїда.

ПЕРВИННА СМУЖКА (лат. *stria primitiva*) – потовщення зародкового щитка, що має довгасту форму і витягнуте по медіальній лінії від заднього краю щитка у напрямку до переднього. Утворюється внаслідок переміщення клітин зовнішнього шару щитка до майбутнього заднього краю.

ПЕРВИННИЙ ВУЗЛИК (лат. *nodus primitivus*, син. Гензена вузлик) – горбок з клітин, розташованих на передньому кінці первинної смужки; потовщення зародкового щитка на передньому кінці первинної смужки.

ПЕРВИННИЙ РОТ (лат. *stomatodeum*), є зоною складних формоутворюючих процесів, в ході яких утворюються губи, щоки, язик, ясна, зуби, слинні залози. Первинна ротова порожнина, має вигляд вузької щілини, яка обмежена 5 відростками: зверху – непарним лобовим відростком, з боків – парними верхньощелепними відростками, знизу – парними нижньощелепними відростками. Ці відростки не тільки обмежують ротову щілину, але й утворюють стінки ротової порожнини. Лобовий відросток розділяється на три частини: непарну – середню та парні – бокові (носові). Середня частина лобового відростка дає початок середньому відділу верхньої губи та первинному піднебінню. Бокові (носові) частини дають початок

нюховим ямкам і, з'єднуючись з верхньощелепними відростками, замикають нососльозовий канал. Верхньощелепні відростки створюють верхню щелепу, піднебіння, щоки і латеральні відділи верхньої губи. Нижньощелепні відростки, зрощуючись, формують нижню щелепу, підборіддя і нижню губу. На 7–му тижні розвитку за рахунок щічногубних пластинок формується присінок рота. Первинна ротова щілина дуже широка і латерально досягає зовнішніх слухових проходів. За мірою розвитку зародка, зовнішні краї ротової щілини зрощуються, утворюючи щоки і звужуючи ротовий отвір.

ПЕРЕГОРОДКА МІЖШЛУНОЧКОВА (лат. *septum interventriculare*) – перетинка між шлуночками серця, утворюється нприкінці 8-го тижня розвитку; починає рости від задньо-нижньої стінки шлуночка вперед і вгору до передсердно-шлуночкових отворів. Цей ріст відбувається досить швидко, внаслідок чого утворюється м'язова частина пергородки (*pars muscularis*), а шлуночок розділється на праву та ліву камери, проте в самому верхньому відділі перегородки залишається міжшлуночковий отвір (*foramen Panizzae*), який заростає пізніше за рахунок утворення перегородки в артеріальному стовбурі.

ПЕРЕГОРОДКИ ПЕРЕДСЕРДНШЛУНОЧКОВОГО КАНАЛУ – наприкінці 4-го тижня на верхній та нижній меах атріо-вентрикулярного каналу з'являються два мезенхімні передсердно-шлуночкові едокардіальні тяжі. Спочатку атріовентриклярний канал дає доступ лише в примітивний лівий шлуночок, який відокремлений від серцевої цибулини цибулино (конусо) -шлуноковим гребенем. Наприкінці 5-го тижня його задня частина знаходиться майже посередині основи верхнього ендокардіального зачатка і виступає вже набагато менше. Оскільки

атровентрикулярний канал розширюється впрво, кров, що проходить крізь передсердншлуночковий отвір, тепер має прямий доступ до примітивних лівого і правого шлуночків.

ПЕРЕГОРОДКИ ПЕРЕДСЕРДЯ (лат. *septum atriale*) – наприкінці 4-го тижня з верхньої стінки загального передсердя у прсвіт росте серпоподібний гребінь, що є пешою частиною первинної перегородки. Два кінці цієї перегородки простягаються в нпрямку ендокардіальних зачатків в атріоветрикулярному каналі. Отвір між нижнім краєм первинної перегородки та ендокардіальними зачатками – це первинний отвір. Розширеня верхньої та нижньої ендокардіальних зчатків відбувається уздовж краю первинної перегородки, закриваючи таким чином, певинний отвір. Втім, перед повним закриттям, апоптоз клітин спричинює перфорації у верній частині первинної перегородки. Коли ці перфорації зливаються, формується вториний отвір, уможливлюючи, таким чином, вілний кровотік із правого в ліве примітивне предсердя. Коли просвіт правого передсердя збільшується внаслідок включення синусового рогу, з'являється нова серпоподібна склака (вторинна перегородка), яка не забезпечує повного розділення порожнини передсердя. Її передній кінець простягається вниз до прегородки в передсердно-шлуночковому кналі. Коли лівий венозний клапан та неспражня перегородка зливаються з правим краєм вторинної перегородки, вільний увігнутий край вторинної перегородки починає перкривати вторинний отвір (овальний отвір). Коли верхня частина первинної перегородки поступово зникає, залишкова частина стає клапаном овального отвору. Сполучення між передсердними порожнинами утворено косо видовженою

щілиною, і через неї кров із првого передсердя виходить наліво.

ПЕРЕГОРОДКИ СЕРЦЕВІ (лат. *septum cardiale*) – міжпередсердні і міжшлункові утворюються між 27-м і 37-м днями онтогенезу, коли зародок виростає з 5 мм до прблизно 16 мм. Один із способів формування перегородки полягає в активному рості, взємозближенні і злитті двох тканинних мас, що, таким чином, розділяють просвіт на два окремих канали. Така перегородка може сформуватися і шляхом активного росту єдиної тканинної маси, що продовжує роширюватися, аж поки не досягне протиленої стінки. Утворення таких тканинних мас залежить від синтезу і відкладання позаклтинного матриксу та клітинної проліферації. Маси, відомі як ендокардіальні зачатки, ровиваються у передсередно-шлуночкових та конусо-стовбурових ділянках. У цих місцях вони сприяють формуванню передсередньої та шлуночкової (мембранозної частини) прегородок, атріо-вентрикулярних каналів, а також аортального і легеневого стовбурів. Ендокардіальні зачатки атріовентрикулярнго каналу не лише розділяють його на правий та лівий отвори, але й беруть участь у фомуванні мембранозної частини міжшлунокової перегородки та в закритті первинного отвору. Ця ділянка має вигляд хреста, у якому передсердна та міжшлуночкова перегороки формують вертикальну, а передсередншлуночкові зачатки – горизонтальну пергородку.

ПЕРЕДСЕРДЯ (лат. *atrium*) – камера сеця, де закінчуються великий та малий кола кровообігу. Коли в серцевій трубці сформувалася бульбовентральна петля, обидва примітивні праве і ліве П. зливаються і утворюють спільну порожнину, розташовану краніально по відншенню до примітивного шлуночка і дорсально до серцевої цибулини. Артеріальний стовбур лежить над спільним П., тисне на нього і

тим самим вказує, де повинно виникати розділеня передсердної порожнини, яке починається з утворення первинної перегородки близько 28-го дня. Це є тканинний гребінець, який роте від дорсальної стінки порожнини в напряку до зачатка ендокарда, формуючи вільним краєм первинної перегородки первинний міпередсердний отвір. Перед тим, як первинна перегородка з'єднається із зачатком ендокада, у верхній частині первинної перегородки з'являються перфорації, щоб сформувати віповідний отвір.

ПЕРЕТИНКИ ЗЯБРОВІ (лат. *membranae branchiales*) – це перетинки між зябровими борознами та зябровими кишенями зародка, утворені ектодермою дна зябрових борозен та ентодермою зябрових кишень. При їх прриві формуються зяброві щілини.

ПЕРИМІЗІЙ (лат. *perimysium*; гр. *peri* – нвколо + гр. *mys* – м'яз) – зовнішнє сполунотканинне оточення кровоносних та лімфтичних судин; у венах та лімфатичних судинах є найтовщим компонентом стінки.

ПЕРІОД (лат. *periodus*) – проміжок часу, протягом якого здійснюються ті або інші білоґічні процеси.

ПЕРІОД АНТЕНАТАЛЬНИЙ (лат. *periodus antenatalis*; *ante* – перед + лат. *natus* – народження) – період розвитку оганізму від моменту утворення зиготи до пчатку пологів.

ПЕРІОД ЕМБРІОНАЛЬНИЙ (лат. *periodus embryonalis*; син.: пренатальний отогенез) – період розвитку організму від мменту запліднення до 9-го тижня утробного розвитку.

ПЕРІОД ЖИВЛЕННЯ ГЕМОТРОФНИЙ (лат. *periodus hamotrophica*; син.: живлення зародка гематотрофне; гр. *haima* – кров + гр. *trophe* – харчування) – період ембріогенезу, під час якого зародок засвоює поживні речовини з крові материського організму; у людини охоплює прміжок з другого по дев'ятий місяць ембрігенезу.

ПЕРІОД ЖИВЛЕННЯ ГІСТІОТРОФНИЙ (лат. *periodus histiotrophica*; гр. *histos* – тканина + гр. *trophe* – харчування) – період ембріогенезу, протягом якого зародок засвює поживні речовини з тканин материнськго організму (секрету маткових труб і залоз ендометрія, продуктів розчинення тканин ендометрія тощо); у людини охоплює від пчатку другого тижня до кінця восьмого тижня розвитку.

ПЕРІОД ІНТЕРФАЗИ ПОСТСИНТЕТИЧНИЙ (лат. *periodus intervallum praemitoticum*; син.: премітотичний період, G_2-період інтерфази) – період мітотичного циклу, під час якого клітина готується до наступного поділу: здійснюється синтез інфомаційної та рибосомної РНК, що зумовлюють наступний поділ клітини, тубулінів мітотичнго веретена тощо.

ПЕРІОД ІНТЕРФАЗИ ПРЕСИНТЕТИЧНИЙ (лат. *periodus intervallum postmitoticum*; син.: постмітотичний період, G_1-період інтерфази) – період посиленого росту молодої клітини, коли інтенсивно синтезується іРНК, нагромаджуються цитопламатичні білки та ферменти, необхідні для нступного синтезу ДНК.

ПЕРІОД ІНТЕРФАЗИ СИНТЕТИЧНИЙ (лат. *periodus synthesis*; син.: S-період інтерфази) – період мітотичного циклу, коли у клітині подвоюється кількість ДНК (проходить редуплікація хромосом), а також здіснюється подвоєння центріолей клітинного центру.

ПЕРІОД НЕОНАТАЛЬНИЙ (лат. *periodus neonatalis*; син.: період новонароджності; лат. *neonatus* – новонароджений) – період у житті дитини від моменту народженя до 28-ї доби включно.

ПЕРІОД ПЕРИНАТАЛЬНИЙ (лат. *periodus perenatalis*; лат. *peri* – навколо + лат. *natus* – народження) – період з 28-го

тижня утробного розвитку плода до 7-го дня життя новонародженої дитини.

ПЕРІОД ПЛОДОВИЙ (лат. *fetalis*; син.: період фетальний) – третій, завершальний період пренатального онтогенезу, під час якого здійснюється становлення, ріст органів і систем організму; у людини охоплює проміок з третього по дев'ятий місяць утробного розвитку.

ПЕРІОД ПОСТНАТАЛЬНИЙ (лат. *ontogenesis postnatalis*; лат. *post* – після + *natus* – народження син.: постембріоналний розвиток) – розвиток орґанізму від мменту народження до смерті.

ПЕРІОД СЕНСИТИВНИЙ (лат. *mollisis*; син.: сенситивні періоди розвитку) – віковий період індивідуального розвитку, при прохдженні якого внутрішні структури організму особливо чутливі до специфічних впливів звнішнього середовища.

ПЕРІОД СОМІТНИЙ – починається з 20-го дня утробного розвитку, головними особливостями є: 1) початок відособлення тіла зародка від так званих позазародкових частин; 2) утворення нервових валиків і почток замикання нервового жолобка в нервову трубку; 3) початок сегментації і диференцівання мезодерми.

ПЕРІОДИ ЕМБРІОГЕНЕЗУ (лат. *periodus embryogenesis*) – всього 5: 1) дрблення – процес мітотичного поділу зиготи на дочірні клітини (бластомери); 2) гаструлції – період формування трьох зародкових листків: ектодерми (зовнішній зародковий листок); ентодерми (внутрішній зародковий листок); мезодерми (середній зародковий листок); 3) гістогенезу (утворення тканин); 4) органогенезу (утворення органів); 5) систмогенезу (утворення функціональних систем організму).

ПЕРІОДИ РОЗВИТКУ ЛЮДИНИ КРИТИЧНІ (лат. *aliquam tempus tellus critica*) – періоди, для яких характерна підвищена чутливість до впливу пошкоджуючих факторів. При цьому тканини організму в ммент максимальної інтенсивності процесів диференціювання стають високо чутливими до ушкоджуючого впливу зовнішнього сереовища (іонізуюча радіація, інфекції, хімічні агенти). Ймовірність формування відхилень у розвитку в такі періоди найбільш висока. П. р.л. к.: 1) гаметогенез (сперматі овогенез); 2) запліднення; 3) імплантація (7–8-ма доби); 4) плацентація і зачаток осьових комплексів (3–8-й тижні); 5) стадія посиленого росту гловного мозку (15–20-й тижні); 6) формування статевого апарату й інших функціональних систем (20–24-й тижні); 7) народження дитни; 8) період новонародженості (до 1 року); 9) період статевого дозрівання (11–16 років).

ПЕТЛЯ КИШКОВА (лат. *lemniscus intestinales*) – це вигин первинної кишки, який виникає внаслідок її розвитку. Через інтенсивний ріст кишечнику відбуваються ітотні зміни в положенні П. к. Вона повертаєтся проти годинникової стрілки на 180°. При цьому зачаток сліпої кишки зміщується вгору та вправо і розташовується поблизу печіки, яка розвивається. Після повороту значна частина низхідного коліна кишки розташовється позаду висхідного відділу. Ці частини кишки перехрещуються, а частина висхідного коліна, що розташована поперечно, утворює поперечну ободову кишку. Більша частина тонкої кишки опиняється нижче від поперчної ободової кишки. Інтенсивний ріст тонкої кишки в довжину призводить до утворення її характерного спірального скручування. При цьому утворюються чисельні кишкові петлі.

ПЕЧІНКА (лат. *hepar*) – травна залоза, вконує метаболічну функцію і бере участь в оміні білків, вуглеводів, жирів, гормонів, вітмінів, знешкодженні та детоксикації багатьох ендогенних і екзогенних речовин; виконує захисні, знешкоджувальні, ферментативні і видільні функції, спрямовані на підтримання гомеостазу в організмі; бере участь у процесах травлення, кровотворення, білковому, вуглводному, жировому, мінеральному обмінах, обміні вітамінів. Зачаток П. з'являється в средині 3-го тижня як виріст ендодермального епітелію з дистального кінця кишкової трубки (печінковий дивертикул, або печінкова брунка), який складається з швидко проліферуючих клітин, що проходять крізь поперечну пергородку (мезодермальна пластинка між перкардіальною порожниною і жовтковим міком). Мезодерма поверхні П. диференціюється у вісцеральну очеревину. Поверхня П., яка котактує з майбутньою діафрагмою, ніколи не пкривається очеревиною, це оголена ділянка. На 10-й тиждень розвитку маса органа станвить приблизно 10% від усієї маси тіла. Часткво це може бути зумовлено великою кількістю синусоїдів; інший важливий чинник – гемтопоетична функція. Великі скупчення пролферуючих клітин, які продукують еритроцити і лейкоцити, знаходяться між печінковими клітинами і стінками судин. Активність їх пступово знижується протягом останніх двох місяців утробного життя, а при народженні злишаються лише поодинокі кровотворні осрівці. На 12-й тиждень гепатоцитами починає вироблятися жовч. У цей час жовчний міхур і міхурові протоки вже сформовані, міхурова протока з'єднується з печінковою, утворючи жовчну протоку, і жовч може потрапляти в шлунково-кишковий тракт.

ПІДШЛУНКОВА ЗАЛОЗА (лат. *pancreas*). Екзокринний та ендокринний відділи підшлункової залози розвиваються з ентодерми середньої кишки. Орган закладається з 2-х зачатків: вентрального і дорсального на 3-му тижні ембріогенезу дещо каудальнішою печінки. Дорсальна закладка вростає між листками дорсальної брижі; вентральний зачаток розташовується між листками вентральної брижі кілька каудальніших закладки печінки, що обумовлює в процесі подальшого розвитку спільне (у 50-80% випадків) відкриття в 12-и палку кишку загальної жовчної протоки і протоки підшлункової залози. Після повороту кишки вентральна закладка перетворюється на заднє положення, розташовуючись під дорсальним зачатком; згодом обидва зачатки зростаються, у результаті формується єдиний орган. З дорсальної закладки розвивається верхня частина головки, тіло і хвіст, та якщо з вентральної – лише нижня частина головки підшлункової залози. Протока вентральної закладки зростається з протокою дорсальної. У більшості випадків протока дорсальної закладки в головці залози відстає у розвитку від протоки вентральної закладки, яка і стає кінцевою частиною головної протоки залози; при цьому він є продовженням протоки дорсальної закладки в тілі та хвості і відкривається на великому сосочку дванадцятипалої кишки. Відрізок протоки дорсальної частини головки залози стає додатковою протокою, яка у невеликому відсотку випадків відкривається у просвіт дванадцятипалої кишки на малому сосочку дванадцятипалої кишки. Спочатку підшлункова залоза покрита черевною з усіх боків (інтраперитонеально). Після повороту кишкової трубки та приростання органа до задньої стінки черевної порожнини дорсальний листок очеревини розсмоктується і підшлункова залоза

виявляється розташованою екстраперитонеально. На початку 7-го тижня (14,0 мм ТКД) вентральна підшлункова залоза і вентральна підшлункова залоза з'єднуються між собою попереду ворітної вени і формують єдиний орган. Цей орган, як окрема анатомічна структура, представляє собою неправильної форми скупчення епітеліальних випинів у вигляді міхурців.

ПІНОЦИТОЗ (гр. *pino* – п'ю, вбирають і *kytos* – вмістище, тут – клітина) – захопленя клітинної поверхневої рідини, в якій мітяться речовини, один з основних механізмів проникнення в клітину високомолекулярних сполук, зокрема білків і вуглеводно-білкових комплексів. Явище відкрите американським ученим У. Л'юїсом у 1931 р. При П. на плазмтичній мембрані клітини з'являються короткі тонкі вирости, що захоплюють навколишні крапельки рідини. Ця ділянка плазматичної мембрани відшаровується всередину клітини у вигляді пухирця.

ПІХВА (лат. *vagina*) – жіночий непарний легкорозтяжний м'язово-фіброзний поронистий орган у вигляді труби, сплющений у передньо-задньому напрямку, з просвітом у вигляді фронтально розміщеної щілини. Формується шляхом злиття каудальних віділів мюллерових проток в один загальний, з якими зливається тяж сечостатевого синуса. Об'єднана маса клітин носить назву мюллрова горбка; 4/5 П. утворюється з мюллервих проток, а 1/5 частина формується з ептелію урогенітального синуса. До кінця 8-го тижня розвитку в епітеліальному тяжі ще нмає просвіту. У процесі розвитку відбувається збільшення довжини каналу і сплющення клітин густопетлястого мезенхімного синцтію, що розташований навколо каналу. Зротає кількість шарів епітелію П., формується її просвіт.

ПЛАЗМА ЗАРОДКОВА (лат. *plasma germinativus*; син.: статева плазма, гонбласт) – статевий зачаток, що представляє собою сукупність гоноцитів; у високоорганзованих тварин і людини виникає незалежно від зародкових листків; сукупність спадкових одиниць, представлених в ядрах статевих клтин.

ПЛАЗМОЛЕМА (лат. *plasmolemma*; гр. *plasma* утвір + гр. *lemma* шкірочка; син.: клтинна оболонка, цитолема, плазматична мембрана) – оболонка клітини, що обмежує її внутрішній вміст та забезпечує взаємодію клітини з позаклітинним середовищем. Має товщину близько 10 нм і складається на 40% з ліпідів, на 5–10% з вуглеводів (у складі гліккаліксу) і на 50–55% з білків. Функції: розмежовуюча (бар'єрна), рецепторна або антигенна, транспортна, утворює міжклітинні контакти.

ПЛАСТИНКА ГАНГЛІОЗНА (лат. *lamina gangliosa*) – формується в міру змикання нервової пластинки за рахунок мтеріалу потовщених нервових валиків, що зростаються один з одним. Вона виявляється затиснутою між нервовою трубкою, що змкнулася, і розташованою над нею шкірною ектодермою. П. г. сегментується і дає початок метамерно розташованим зачаткам спинних гангліїв. Окремі групи клітин, що пізніше вселяються з неї в різні ділянки тіла зародка, дають початок хромафінній тканині надникових залоз, хроматофорам. Частина клітин П. г. дає початок розвитку вузлів вегетативнго відділу нервової системи. Ще до закриття нервової трубки від верхніх країв нервового жолобка відшаровуються латеральні клітинні маси, які розташовуються по його боках. Дещо пізніше ці клітини формують парні гангліозні валики, які в подальшому сегментуються і дють початок розвитку вузлів спинномозкових та черепних нервів. У вузлах розвиваються

бполярні нейрони з двома відростками. У прцесі розвитку вони диференціюються у пседоуніполярні нервові клітини.

ПЛАСТИНКА ПРЕХОРДАЛЬНА (лат. *lamina praechordalis*) – ділянка ектодеми, що переміщується через дорсальну губу бластопора попереду хордальної пластинки і входить до складу переднього відділу певинної кишки. Знаходиться на головному кінці зародка і позначає місце майбутньої ртоглоткової мембрани. Клітини, що переміщюються по центральній осі, утворюють зачаток хорди і мезодерми та формують хордомездермальний відросток. Гензеновський вузлик поступово зміщується до хвостового кінця зродка, первинна смужка стає коротшою, а зчаток хорди подовжується. З боків від хордмезодермального відростка утворюються мезодермальні пластинки, які розширюються в обидва боки.

ПЛАСТИНКА НЕРВОВА (лат. *lamina neuralis*) – ранній зачаток нервової систми в хордових тварин і людини, потовщення ектодерми на дорсальній поверхні зародка, з якого в процесі нейруляції виникає нерввa трубка. Утворюється над зародком ходи до кінця 3-го тижня в ектодермі зародка. Складається з високоциліндричних клітин. У центрі П. н. утворюється вгинання у вигляді нервового жолобка, а з боків його підносятся нервові валики. Це є початок нейруляції. У середній частині зародка відбувається змкання нервових валиків – утворюється нрвова трубка. Згодом змикання поширюється в головному і хвостовому напрямках. Нерввa трубка і прилеглі до неї ділянки ектодерми, з яких надалі розвивається нервовий гребінь, повністю занурюються і відділяються від етодерми, що зростається над ними. Смужка клітин, що лежить під нервовою трубкою, перетворюється в хорду. З боків від хорди і нервової трубки в середній частині зародка

з’являються сегменти спинної мезодерми – соміти. До кінця 4-го тижня вони поширюються до головного і хвостового кінців, нараховючи 40 пар.

ПЛАЦЕНТА (лат. *placenta* – пиріг; син.: дитяче місце) – позазародковий (провізрний) орган, який забезпечує постійний мтаболічний зв’язок між кров’ю матері і плода в період утробного розвитку. Розвивається в порожнині матки під час вагітності, являчись органом, який здійснює зв’язок між оганізмом матері та плодом. Функції її багатгранні і спрямовані на збереження вагітності і нормальний розвиток плода. В П. відбуваются газообмін, синтез гормонів, захист плода від дії шкідливих факторів, імунна регуляція та ін. У синцитії відбувається інтенсивний процес розщеплення продуктів, які всмотуються з материнської крові, що циркулює в міжворсинчастому просторі. З метаболітів материнських продуктів активно синтезуются різноманітні речовини, необхідні плоду. В I триместрі вагітності цей синтез здійснюється в основному в трофобласті, в II і III тримстрах – як у трофобласті, так і в органах плда. Особливо висока активність метаболічних процесів у П. у III триместрі вагітності. П. зберагає свої функції протягом пологів, забезпечючи нормальний стан плода. Відділення П. від стінок матки і виділення з її порожнини відбваються в III періоді пологів. Дихальна фунція П. здійснюється шляхом передачі кисню з материнської в плодову кров і вуглекислоти з плодової в материнську кров залежно від птреб плода. Гормони П. (хоріонічний гонадтропін, плацентарний лактоген, прогестерон, естрогени та ін.) забезпечують нормальний перебіг вагітності, регулюють найважливіші функції вагітної і плода, беруть участь у ровитку пологів. Крім того, П. виконує захисну функцію, формуючи гематоплацентарний бар’єр. В

основному в синцитії і в клітинах строми ворсин за допомогою ферментів вібувається руйнування екзогенних та ендогених шкідливих речовин, які утворюються як в організмі матері, так і в організмі плода.

ПЛАЦЕНТА МАТЕРИНСЬКОЇА ЧАСТИНИ (лат. *pars materna*) – це видозмінена базальна частина ендометрію матки, утворена базальною пластинкою слизової оболонки матки, сполучнотканинними септами, що відокремлюють котиледони один від одного, а також лакунами, заповненими материнською кров'ю.

ПЛАЦЕНТА ПЛОДНОЇ ЧАСТИНИ (лат. *pars fetalis*) – частина плаценти, утворена ворсинами хоріону (розгалуженою хоріальною пластиною) – похідними трофобласту та незародкової мезенхіми.

ПЛЕВРА (лат. *pleura*) – серозна оболонка, що покриває легені і стінки грудної порожнни. Парієтальна і вісцеральна П. мають різні джерела походження. Парієтальна П. фомується з плевроперикардіальних складок, прилеглих ззовні до зачатка легені, що ровивається з обох боків від дорсолатеральних стінок тіла. На четвертому тижні утробного роз-витку відбувається розділення целома на парні плевральні порожнини. На 6-му тині в ембріона плевральні порожнини стають ізольованими від перитонеальних порожнин. Формування вісцеральної П. пов’язане з ровитком легенів. Ентодермальні зачатки, відпвідні паренхіматозній частині бронхів і легнів, починають розвиватися з маси мезенхіми, що оточує їх. У міру росту легеневі зачатки просуваються латерально в обидва боки цлома і дорсально по відношенню до серця.

ПЛОДНІ ОБОЛОНКИ (лат. *membranae fetales*) – оболонки, що забезпечують життєдіяльність зародка, до них належать амніон, хоріон.

ПЛОДОВИЙ ПЕРІОД (лат. *periodus fetalis*) – період ембріогенезу від 9–7го тижня розвитку до народження дитини.

ПОВЕРХНЯ АПІКАЛЬНА (лат. *facies apecalis*) – вільна поверхня епітеліальних клітин і частина її цитоплазми, яка протилена базальній частині, що розташована на бзальній мембрані.

ПОЗАРОДКОВІ ОРГАНИ (лат. *organa extraembryonalia*) – тимчасові (провізорні) органи, до них належать: хоріон, амніон, жовтковий мішечок і алантоїс. У процесі ембріогенезу вони розвиваються поза тілом зародка і виконують функції, що забезпечують його зростання та розвиток.

ПОЛІСПЕРМІЯ (лат. *polyspermia*) – проникнення в цитоплазму яйцеклітини кількох \сперматозоїдів під час запліднення.

ПОЛЮС ЗАРОДКА ІМПЛАНТАЦІЙНИЙ (лат. *polus implantationes embriologi*) – частина бластоцисти, де розмщений ембріобласт, яким зародок орієнтовний до поверхні ендометрія при імплантації.

ПОЛЯРНІ ТІЛЬЦЯ (лат. *corpusculi polares*; син.: редукційні, абортивні, спрямовуючі тілця, полоцити) – нездатні до запліднення клтини, продукти обох поділів мейозу ооцитів тварин. Утворюються в процесі овогенезу шляхом відокремлення від овоцита при 1-му і 2-му поділах дозрівання і поділу 1-го поляного тільця на два. Містять гаплоїдний набір хромосом і невеликий об’єм цитоплазми (за розмірами вони значно менші від овоцита і яйця). У подальшому дегенерують. Біологічне значення – здійснення мейозу при зберженні максимуму поживних речовин в яйці.

ПОПУЛЯЦІЯ КЛІТИННА (лат. *hominum cellulis*) – група однорідних за визначеним критерієм клітин. За здатністю до оновлення виділяють три типи П. к.: 1) стабільні – нздатні до оновлення шляхом мітотичного пділу (наприклад, нейроцити ссавців); 2) здатні рости – здатні не тільки оновлюватись, але рости і збільшувати масу тканини за рахунок збільшення кількості клітин та їх поліплоїдзації (наприклад, клітини печінки); 3) здатні до оновлення – характеризуються законмірним оновленням клітин: скільки загинуло, стільки з'явилося за рахунок поділів і спецілізації слабкодиференційованих клітин (нприклад, клітини кишкового епітелію, крові).

ПОРОЖНИНА ІМПЛАНТАЦІЙНА (лат. *cavitas implantatio*) – порожнина в слзовій оболонці матки, що утворюється внслідок гістолітичної діяльності плазмодіотрфобласта зародка при його інвазії в слизову оболонку матки. Порожнина заповнюється рештками детриту (лат. detritus – потертий), структурованими елементами ендометрія, кров'ю, фібрином.

ПОРОЖНИНА БАРАБАННА (лат. *cavitas tympani*) – порожнина в кам'янистій частині скроневої кістки, розвивається внслідок перетворення першої зябрової кишені. З цього зачатка утворюється і слухова труба. З мезенхіми першої та другої вісцеральних дуг утворюються спочатку хрящові, а потім і кісткові слухові кісточки. Спочатку барабанна порожнина майже повністю заповнена ембрональною сполучною тканиною, яка в процесі розвитку поступово розсмоктується.

ПОРОЖНИНА ПЛЕВРОПЕРИКАРДИНАЛЬНА (лат. *cavitas pleuropericardialis*) – складова частина черевної порожнини (порожнини живота), яка включає комплекс органів і судинно-нервових струтур, обмежений заднім

листком прис-тінкової очеревини спереду та внутрішньочереною фасцією ззаду, формуючи заочеревиний простір. Основною структурою, що вже на ранніх стадіях ембріогенезу частково відкремлює черевну порожнину від грудної, є нпарна поперечна перегородка. Їй відводиться визначальна роль у процесі відмежування серозних порожнин. Спочатку перегородка являє собою пухку тканинну масу мезодемального походження. Вона утворюється між зачатками печінки і серця, простягаючись від передньої стінки тулуба до задньої. Прте дорсальної стінки поперечна перегородка не досягає. На 5-му тижні ембріогенезу поділ первинного целома на окремі порожнини ще відсутній. Майбутня очеревинна порожнна сполучається з П. п. через правий і лівий плевроочеревинні канали. Це сполучення зберігається впродовж наступних 6–7 тижнів. Плевроочеревинні канали спереду обмежні дорсальним краєм непарної поперечної перегородки та печінкою, збоку – краями парних плевроочеревинних складок, які є продовженням поперечної перегородки, ззду – надниркoвими залозами та первинними нирками, а зсередини – коренем дорсальної брижі. До кінця 7-го тижня надниркові залози та печінка досягають великих розмірів. З дргого боку, первинні нирки зазнають значного краніокаудального градієнта інволюції. Плероочеревинні канали поступово звужуються і на початку 8-го тижня ембріогенезу, внаслідок злиття між собою поперечної перегородки, парних плевроочеревинних складок та креня дорсальної брижі, відбувається повне відмежування очеревинної порожнини від П. п. Закриття плевроочеревинних отворів слід вважати початком формування дефінітивної діафрагми. У процесі розвитку поперечна прегородка піддається значному каудальному

переміщенню. Надаючи діафрагмі куполоподібної форми, легені 8-тижневих ембріонів зміщують її задні ділянки каудально, внаслдок чого вона набуває положення, подібного до дефінітивного.

ПОРОЖНИНА РОТА (лат. *cavitas oris*) – частина переднього відділу травного каналу, яка тісно пов'язана з формуванням голови і порожнини носа. Спочатку вхід у ротову ямку має вигляд щілини (5-й тиждень ембріогензу), над якою зверху нависає лобовий відроток. З боків і знизу ротову щілину обмежують похідні нижньощелепної дуги: верхньі ниньощелепний відростки; останні зростаються, утворюють нижню щелепу і нижню губу. Лобовий відросток розташовується між верньощелепними відростками. У бічних віддлах лобового відростка над ротовою ямкою з кожного боку утворюються медіальний і латеральний носові відростки, що оточують нюхові ямки, з яких у подальшому формюються носові ходи. Медіальні носові відротки зближуються і зливаються один з одним, вростаючи внизу між верхньощелепними віростками, утворюючи середню частину верньої губи, спинку та верхівку носа, його пергородку, леміш. Бічні носові відростки йдуть на формування крил носа, носової і слізної кісток. При злитті медіальних і латеральних носових відростків формуються ніздрі. Верньощелепні відростки дають початок верхній щелепі, піднебінню, щокам, бічним ділянкам верхньої губи. На 7-му тижні на внутріній поверхні верхньощелепних відростків з'являються валики – піднебінні відростки, які перетворюються в піднебінні пластинки; злиття їх медіальних відділів веде до формвання піднебіння, яка ділить первинну поронину рота на розташовану вище порожнину носа, а нижче – остаточну П. р.

ПОСТЕМБРІОНАЛЬНИЙ ПЕРІОД РОЗВИТКУ (лат. *periodus postembryonica*) – післяпологовий період індивідуального розвитку.

ПРЕХОРДАЛЬНА ПЛАСТИНКА (лат. *prechordal tabula*) – ділянка ектодерми, що переміщається через дорсальну губу бластопора попереду хордальної пластинки і входить до складу переднього відділу первинної кишки.

ПРИДАТОК ЯЄЧКА (лат. *epididymis*) – належить до внутрішніх чоловічих статевих органів, невеликий видовжений орган, який прилягає до заднього краю яєчка, продукує рідкий еякулят; розвивається з канальців певинної нирки.

ПРИСІНОК РОТА (лат. *vestibulum oris*) – частина ротової бухти, яка з'єднується з нвколишнім середовищем щілиною рота, що розміщена горизонтально між верхньою та нижньою губами. З обох боків щілини рота губи переходять одна в одну і утворюють кути рота. На 7-му тижні ембріогенезу вздовж верхнього і нижнього країв ротової щілини відбувається розростання епітелію у вигляді дугоподібної щічно-губної пластинки, яка занурюється в прилеглу мезенхіму. Ця платинка розщеплюється і відмежовує зачаток верхньої і нижньої щелеп від відповідної губи і щоки; у результаті формується П. р.

ПРИЯЄЧНИК (лат. *paroophoron*) – рдиментарний залишок канальців первинної нирки (мезонефроса, Вольфового тіла), роміщений у брижі маткової труби медіальніше придатка яєчника.

ПРОВІ́ЗОРНІ О́РГАНИ (нім. *provisorisch* – попередній, тимчасовий, від лат. provideo – передбачаю, наперед турбуюсь) – тимчасові органи у зародків та личинок тваринних організмів, які зникають у процесі їхнього розвитку. Одна з форм ценогенезу, або ембріоадаптації.

Провізорні органи забезпечують найважливіші функції організму, що розвивається, до формування та початку функціонування дефінітивних органів, характерних для дорослих особин. Прикладами провізорних органів є:черевні кінцівки та зябра личинок комах; зябра, ротові придатки та хвіст пуголовків земноводних; судини жовточного мішка у зародків риб; амніон, алантоїс та серозна оболонка у амніот.

ПРОГЕНЕЗ (гр. *pr*перед – гр. *genesis* – розвиток) – процес утворення чоловічих та жіночих статевих клітин (сперматозоїдів та яйцеклітин), який передує їх злиттю і вининенню нового організму. У цей період можлве виникнення патології гамет – гаметопатії. Гамети батьків мають свій власний, унікалний генотип, який частково успадковується.

ПРОГЕНЕЗ Зрілі статеві клітини на відміну від соматичних містять гаплоїдний набір хромосом. Всі хромосоми гамети, за винятком одної статевої, називаються аутосомами. У чоловічих гаметах ссавців містяться статеві хромосоми X або Y, а в жіночих – лише X–хромосома. Яким же чином відбувається зменшення удвічі числа хромосом, адже всі клітини тіла – диплоїдні і лише статеві – гаплоїдні? Цей спосіб поділу клітин, внаслідок якого відбувається редукція числа хромосом і перехід клітин із диплоїдного стану у гаплоїдний, носить назву мейоз (гр. *meiosis* – зменшення).

ПРОЕМБРІОНАЛЬНИЙ ПЕРІОД (лат. *preembryonic tempus*) включає гаметогенез. Формування яйцеклітини і сперматозоїдів протікає в ході овогенезу і сперматогенезу відповідно. Також відбувається накопичення РНК, необхідної для синтезу рибосом. Яйцеклітини мають свої особливості, так вони відрізняються за кількістю жовтка:

мало –, середньо –, багатожовткове. Розподіл також варіює від рівномірного до центрального. Ізолецитальна яйцеклітина властива ссавцям, центрально розташована– комахою, проміжне положення займають яйцеклітини у прісноводних, плазунів, птахів. Саме в цей період відзначається перерозподіл внутрішньоклітинних включень.

ПРОЗОРОВА ЗОНА (лат. *zona pellucida*) – позаклітинна зона, яка утворюється навколо яйцеклітини за рахунок діяльності овоциту та фолікулярних клітин, складається з глікопротеїнів та глікозаміногліканів.

ПРОЛІФЕРАЦІЯ (лат. *proliferatio*, лат. *proles* – потомство, *ferre* – нести, син.: прліфікація) – розростання тканини рослин і тварин за рахунок інтенсивного розмноженя клітин (наприклад, стадія проліферації при розвитку жовтого тіла яєчника). Процес П. клітин жорстко регулюється самою клтиною (регуляція клітинного циклу, припнення чи уповільнення синтезу автокринних ростових факторів і їх рецепторів), та її мкрооточенням (відсутність стимулювальних контактів із сусідніми клітинами і матриксом, припинення секреції і/або синтезу паракриних ростових факторів). Порушення регуляції П. призводить до необмеженого поділу клітни, що у свою чергу ініціює розвиток онколгічного процесу в організмі.

ПРОМЕЖИНА (лат. *perineum*) – комлекс органів і м’яких тканин, що закривають вихід з малого таза. До перфорації клоачної мембрани безпосередньо біля її переднього краю з’являється статевий горбок, що склдається з мезодермальної тканини. Навколо цього горбка ектодерма дає початок статвим валикам. Задня дуга статевих валиків утворює постанальну складку. Всередину від статевих валиків клоачні петлі збільшуються і утворюють статеві

складки. Між ними залгає промежинна борозна, що йде до анальної мембрани. Зовнішня клоака поділяється віповідно поділу внутрішньої клоаки. До мменту завершення цього процесу задні пловини статевих складок зближуються одна з одною по середній лінії і зростаються медальними поверхнями. Верхнім краєм зрощені статеві складки входять у контакт з промеинною шпорою і утворюють промежину. Здній край її у вигляді преанальної складки разом із постанальною складкою обмежують анальний отвір і поглиблюють його.

ПРОНУКЛЕУС (лат. *pro* – перед і *nucleus* – ядро) – гаплоїдне ядро статевої клітини (гамети). Зливаючись з іншим тким же ядром у процесі запліднення, дає пчаток диплоїдному ядру зиготи – синкаріону, в якому підсумуються набори хромосом обох П. У багатоклітинних організмів і ряду найпрстіших, що володіють анізогамією, розрізнють жіночий П. – ядро дозрілої яйцеклітини, або макрогамети, і чоловічий П., що утворється шляхом набрякання ядра сперматозода, або мікрогамети, після його проникнення в цитоплазму яйцеклітини. У разі автогамії зливаються П., що утворилися в одній і тій же клітині; зазвичай це сестринські ядра.

ПРОНУКЛЕУС ЖІНОЧИЙ (лат. *pronucleus femininus*) – набрякле ядро яйцеклітини (In) у період запліднення.

ПРОНУКЛЕУС ЧОЛОВІЧИЙ (лат. *pronucleus masculinus*) – набрякле ядро сперматозоїда (1n) у період запліднення.

ПРОТОКА ЖОВТКОВА (лат. *ductus vitellinus*; син.: жовтково-кишкова протока) – канал у жовтковому стебельці, що сполучає порожнину середньої кишки зародка з прожниною жовткового мішка; у нормі підлгає редукції; нередукована в дорослої людини П. ж. (аномалія

розвитку) має назву дивертикула Меккеля (дивертикул клубової кишки).

ПРОТОКА МІХУРОВА (лат. *ductus cysticus*) – відділ системи жовчовивідних шляхів, що сполучає жовчний міхур із спільною жовчною протокою. Стінка міхурової протоки утворена слизовою, м'язовою та срозною оболонками, слизова оболонка фомує спіральні складки (так званий клапан Гейстера). Формується із середнього відділу тулубової кишки.

ПРОТОКА СЕКРЕТОРНА (лат. *ductus secretorius*) – різновид вивідних проток екзкринних залоз, який поєднує функцію провдення секреторних продуктів із власною скретороною активністю (протоки підшлункової залози, жовчні протоки тощо).

ПРОТОКА СПОЛУЧНА (лат. *reunins*; син.: протока Гензена) – каналець перетичастого лабіринту внутрішнього вуха, який сполучає порожнину мішечка і протоку завтка.

ПРОТОКА ЕНДОЛІМФАТИЧНА (лат. *ductus endolymphaticus*; син.: протока Ктуньо) – частина перетинчастого лабіринту внутрішнього вуха; є тонкою трубочкою, яка відходить від маточково-мішечкової протоки до задньої поверхні піраміди скроневої кістки і закінчується ендолімфатичним мішком. Фомування мембранного і кісткового лабіринтів внутрішнього вуха выдбувається впродовж 4–8-го тижнів розвитку: у ділянці слухового пухирця стають помітними дорсальна утриклярна частина (*utricular portion*), з якої пізніше сформуються маточка, півколові канали і П. е., і вентральна мішечкова частина (*saccular portion*), з якої пізніше будуть сформовані мшечок і завиткова протока.

ПРОТОКА ЩИТО-ЯЗИКОВА (лат. *ductus thyroglossalis*; син.: протока Пса) – ембріональна протока, яка сполучає

зачаток щитоподібної залози з ротовою порожниною зародка; у нормі редукується до кінця утроного розвитку, може служити джерелом вникнення кіст і нориць.

ПРОТОКА АРТЕРІАЛЬНА (лат. *ductus arteriasus*) – див. *Протока Боталлова*.

ПРОТОКА БЕЛЛІНІ (лат. *ductus Bellini*) – див. *Протоки сосочкові нирки*.

ПРОТОКА БОТАЛЛОВА (лат. *ductus Botalli*) – кровоносна судина, що сполучає у плода легеневу артерію і аорту. П.Б. приймає велику частину крові з правого шлуночка сеця (або з правого відділу єдиного шлуночка) і відводить її в аорту, минаючи ще не функцонуюче мале коло кровообігу. Права VI аотальна дуга втрачає зв'язок із дорсальною аортою, її дистальний відділ редукується. Ліва VI аортальна дуга не повністю втрачає зв'язок з дорсальною аортою. Тут протягом всього утробного періоду зберігається ширка судина, яка з'єднує ліву легеневу артерію з перешийком аорти. Ця судина носить назву артеріальної протоки (*ductus arteriosus Botalli*) і служить для проведення крові з малого кола кровообігу в аорту. Після народження П. Б. олітерується і перетворюється в артеріальну зв'язку (див. також тяж Боталловий).

ПРОТОКА ВОЛЬФА (лат. *ductus Wolffi*; син.: протока первинної нирки (лат. *ductus mesonephricus*) – мезонефральна протока, сечовід первинний) – парний канал, утворється до кінця 1-го місяця утробного розвитку із проміжної мезодерми, з'єднує канали мезнефроса з клоакою. З розвитком постійної ники у вищих хребетних мезонефрос (вольфово тіло) втрачає своє значення як секреторний орган і частково редукується. Між краніальнми (передніми) канальцями первинної нирки і сім'яними канальцями яєчка в особин чоловічої статі встановлюється

зв’язок, у результаті чого канальці яєчка отримують сполучення з мезнефральною протокою і сечостатевим синсом. Передній відділ первинної нирки утворює разом зі звивистою частиною мезонефральної протоки придаток яєчка, а задній іноді зберігється у вигляді незначного прилеглого до нього рудимента (придаток яєчка). З П. В. у місці їх впдіння в клоаку утворюється по виросту, які ротуть у напрямку до зачатків вторинних нирок. Ці вирости стають сечоводами, а їх розширені кінці перетворюються в миски, чашечки і сосчкові канальці. Диференціація канальців закічується на поверхні нирки після народження. Крім того, чоловічі статеві гормони, що виділюються ембріональними яєчками, стимулюють відокремлений розвиток П. В., з яких утворються шляхи виведення сперми. Верхній його відділ з’єднується з сім‘яними канальцями яєчка і утворює сім’явиносні канальці, мережу яєчка і канал придатка яєчка; середня частина П. В. претворюється на сім’явивідну протоку; нижній відділ ампулоподібний розширюється, утврюючи випинання, з якого формується сім’яна цибулина. Найменша частина П. В., що відкрвається в сечостатеву пазуху, перетворюється в сім’явипорскувальну протоку. Тазова частина сечостатевої пазухи трансформується в переміхурову і мембранозну частини сечовивідного каналу і утворює зачаток передміхурової злози. У жіночої статі, починаючи з 3-го місяця утробного розвитку, мезонефрос (первинна нирка) і П. В. редукуються. Мезонефрос іноді зберігається в складці очеревини між яєчником і яйцеводами (придаток яєчника і над’яєчник), а збережені залишки П. В. мають вигляд вузьких канальців (рудиментарна поздовжня (Гартнерва) протока придатка яєчника).

ПРОТОКА ГАРТНЕРОВА – див. *Протока над’яєчника*.

ПРОТОКА ЖОВЧНА (лат. *ductulus biliferi*; син.: холанґіола, протока Герінґа) – кротка трубочка на периферії часточки печіки, утворена двома-трьома овальними епителіоцитами, яка сполучає жовчні канальці, з міжчасточковою жовчною протокою.

ПРОТОКА ЖОВЧНА СПІЛЬНА (лат. *ductus choledochus*) – протока, що йде в тощі печінково-дванадцятипалої зв'язки від міця злиття загальної печінкової з міхуровою протокою. На 4-му тижні внутрішньоутробнго розвитку з вентральної стінки первинної кишки утворюється випин ентодермальнго шару у вигляді печінкового дивертикула, який згодом вростає в мезенхіму в напрямку поперечної перегородки. Ніжка печінкового дивертикула, яка з'єднує його з вентральною стінкою зачатка дванадцятипалої кишки, звжується в дорсальному напрямку і включає в себе зачаток П.ж.с. Останній утворений епителіальними клітинами овальної форми, які відрізняються від інших клітин печінкового дивертикула більш компактним розташуваням внаслідок вигину зачатка дванадцятпалої кишки вправо, зумовленого обертаням шлунка. Потім зачаток П. ж.с. зміщується на краніальний обвід кишки та оточений з усіх боків зачатком печінки. Стінки спільної жочної протоки утворені однорядним цилідричним епітелієм, оточені мезенхімними клітинами вентрального мезогастрія. Просвіт спільної жовчної протоки каудально звужється і зникає в місці з'єднання з випинанням стінки кишки, яка вистелена багаторядним циліндричним епітелієм.

ПРОТОКА ЗАВИТКИ (лат. *ductus cochlearis*; син.: кортієва протока) – відділ перетинчастого лабіринту внутрішнього вуха, що лежить всередині каналу кісткової завтки, заповнений ендолімфою; вистелена епителієм, має три

стінки: верхню – вестибуляну мембрану, нижню – базилярну мембрану і зовнішню – судинну смужку; на нижній стінці містить рецепторний апарат органа слуху (спіральний, або Кортіїв орган); за допомогою сполучної протоки з'єднується з мішечком присінка внутрішнього вуха.

ПРОТОКА НОСОСЛІЗНА (лат. *canalis nasolacrimalis*; син.: протока Феррейна) – ептеліальна трубка, вистелена псевдобагатошровим війчастим епітелієм; сполучає слізний мішок із нижнім носовим ходом, забезпечує дренаж слізної рідини в носову порожнну. Лінійне потовщення ектодерми в основі носослізної борозни поступово перетворється на суцільний епітеліальний тяж (48-й день розвитку), який відшаровується від покриваючої його ектодерми і опускається в мезенхіму. Епітеліальний тяж каналізується і перетворюється в П. н. Її краніальний кінець розширюється, формуючи слізний мішок, а нижній отвір відкривається в нижній носвий хід.

ПРОТОКА ПАРАМЕЗОНЕФРАЛЬНА (лат. *ductus paramesonephricus*; син.: протока Мюллера) – ембріональний канал, що відкремлюється від мезонефральної протоки, лежить паралельно від неї; у зародків чоловчої статі під впливом інгібінів яєчка П. п. рдукується, перетворюючись у рудиментарну структуру – простатичну маточку; у зародків жіночої статі П. п. служить джерелом розвитку яйцеводів, матки і піхви.

ПРОТОКА ПІДШЛУНКОВОЇ ЗАЛОЗИ ДОДАТКОВА (лат. *ductus pancreaticus accesorius*; син.: протока Бернара, протока Санторіні) – непостійна протока, яка може відходити від голівки підшлункової залози; відкривається на малому сосочку дванадцтипалої кишки.

ПРОТОКА ПІДШЛУНКОВОЇ ЗАЛОЗИ ЗАГАЛЬНА (лат. *ductus pancreaticus communis*; син.: протока Вірсунґа,

протока Гофмана) – вивідна протока підшлункової залози, яка разом із спільною жовчною пртокою відкривається спільним вічком на вликому сосочку дванадцятипалої кишки.

ПРОТОКА СІМ'ЯВИНОСНА (лат. *ductus deferens*) – парний трубчастий оган чоловічої статевої системи, похідне мезонефральної протоки; має довжину близько 45 см, просвіт 0,2–0,5 мм, входить до складу сім'яного канатика; забезпечує проведення сперми з протоки над'яєчка у сім'явипорскувальну протоку і звідти, при еякуляції, у сечівник; стінка побудована зі слизової, м'язової та адвентиційної оболнок. Забезпечує сім'явиверження. У зародків чоловічої статі мезонефральні протоки пертворюються в протоки придатка та П. с. Дитальний кінець мезонефральної протоки роширюється і утворює ампулу П. с., з бічного випинання дистального відділу мезонефралної протоки розвиваються сім'яні пухирці, з кінцевого звуженого відділу – випорсквальна протока, яка відкривається в простгичну частину сечовипускного каналу.

ПРОТОКА СІМ'ЯВИПОРСКУВАЛЬНА (лат. *ductus ejaculatorius*) – парний кінцевий сегмент сім'явиносних шляхів, роміщена нижче впадіння протоки сім'яного пхирця в ампулу сім'явиносної протоки; похіне мезонефральної протоки. Проходять через тканини передміхурової залози, впадають у сечівник по обидва боки від простатичної маточки. Стінка не містить м'язових елеметів, епітеліальне вистелення в її проксималній частині утворене псевдобагатошаровим стовпчастим епітелієм, який у дистальній чатині П. с. змінюється на перехідний.

ПРОТОКИ НАД'ЯЄЧНИКА (лат. *ductus epoophori*; син.: протока Ґартнера, кнал Мальпіґі) – рудиментарний канал, залшок ембріональної мезонефральної протоки;

розташований у широкій зв'язці матки біля кінця маткової труби, утворюється при злитті канальців над'яєчника.

ПРОТОКИ АЛЬВЕОЛЯРНІ (лат. *ductuli alveolares*; син.: альвеолярні ходи, респіратоні ходи) – тонкостінні конусоподібні трубки, якими закінчуються респіраторні бронхіоли, і які переходять у альвеолярні мішечки; їх стіка утворена плоским епітелієм, прошарком сполучної тканини і поодинокими гладенькми міоцитами, містить чисельні альвеоли.

ПРОТОКИ ВСТАВНІ (лат. *ductus intercalate*) – найдрібніші протоки підшлункової та великих слинних залоз, які безпосредньо прилягають до кінцевих секреторних відділів; у слинних залоз їх називають ще слинними ходами Болла.

ПРОТОКИ ЖОВЧНІ (лат. *ductuli biliaris*) – це порожнинні трубчасті струтури, завдяки яким жовч, яка виробляється в печінці, відтікає у дванадцятипалу кишку по внутрішньочастковим, між частковим, а потім сегментарним П. ж., які поступово з'єднуються одна з одною. У результаті з пчінки виходять дві великі протоки – права і ліва, які з'єднуючись між собою, утворюють загальну печінкову протоку. На 4-му тижні ембріогенезу з ентодерми вентральної стінки початкового відділу середньої кишки (мабутня дванадцятипала кишка) з'являється випинання (дивертикул), розташований між листками вентральної брижі, який ділиться на два поглиблення: краніальне і каудальне. Краніальне поглиблення є зачатком загалної печінкової протоки і залозистої тканини печінки, а каудальне – міхурової протоки і жовчного міхура.

ПРОТОКИ ЛІМФАТИЧНІ (лат. *ductuli lymphatici*) – загальна назва великих лімфтичних судин (грудної протоки, правої лімфтичної протоки), що утворюються при злитті

лімфатичних стовбурів, впадають у великі вени або ж у венозні кути.

ПРОТОКИ ЛУШКА (лат. *ductuli Luschco*) – недорозвинуті трубчасті епітеліальні ходи, що утворюють сітку під сероною оболонкою і в підслизовій основі стінки жовчного міхура, а також у сполучній тканині на поверхні печінки; частина протоки Лушка сполучається з внутрішньопечінковими жочними ходами.

ПРОТОКИ МОЛОЧНІ (лат. *ductus lactiferi*) – епітеліальні канальці, що сполчають альвеоли молочної залози, є молоними синусами; розрізняють альвеолярні П. м., до яких надходять секреторні продукти з молочних альвеол, і збірні П. м., які проходять через сосок молочної залози і вливаються у молочні синуси.

ПРОТОКИ НАД'ЯЄЧКА (лат. *ductus epididymidis*) – покручена трубка завдовки 5–7 мм, що формує тіло і хвіст над'яєчка; утворюється в результаті злиття виносних кнальців яєчка, забезпечує проведення спематозоїдів у сім'явиносну протоку, рзорцію рідкої частини сперми; стінка утворена дворядним призматичним епітелієм, шаром пухкої сполучної тканини.

ПРОТОКИ ПАРАМЕЗОНЕФРАЛЬНІ (лат. *ductus paramesonephralis*; син.: мюллерові протоки) – у вигляді поздовжніх борозен виявляються на передньобічній пверхні первинних нирок, латеральніше мезонефральних (вольфових) проток у зародків 6-го тижня. Ембріотопографічне становленя відбувається в тісному морфологічному зв'язку з розвитком мезонефральних проток, статевих залоз, первинних і постійних нирок. На 7–12-му тижнях спостерігається асинхрона редукція первинних нирок (мезонефросів) та морфометрична асиметрія П. п.: довжина правої протоки переважає над

довжиною лівої, а зовнішній діаметр лівої – над діамтром правої.

ПРОТОКИ ПАРАУРЕТРАЛЬНІ (лат. *ductus paraurethrales*; син.: протоки Скіна) – канальці, що відкриваються по обидва боки зовнішнього вічка жіночого сечівника; гомлоґи проток передміхурової залози.

ПРОТОКИ ПЕРЕДМІХУРОВОЇ ЗАЛОЗИ (лат. *ductus prostatici*) – 15–30 епітеліальних канальців, по яких секрет передміхрової залози виводиться у сечівник.

ПРОТОКИ ПЕЧІНКОВІ (лат. *ductuli hepatici*) – частина жовчовивідних шляхів, що сполучають міжчасточкові жовчні протоки Із спільною жовчною протокою; включають праву та ліву П. п., які, зливаючись, утворють загальну П. п. Стінка утворена слизовою, м'язовою та адвентиційною оболонками.

ПРОТОКИ ПІВКОЛОВІ (лат. *ductus semicirculares*) – три взаємноперпендикуляні канали перетинчастого лабіринту внутрінього вуха, у розширених частинах (ампулах) яких локалізуються рецептори.

ПРОТОКИ ПОТОВІ (лат. *ductuli sudoriferi*) – вивідні протоки потових залоз, відкриваються на поверхні шкіри потовими порами.

ПРОТОКИ САЛЬНОЇ ЗАЛОЗИ (лат. *ductuli glandulae scbaceae*) – вивідні протоки сальних залоз; відкриваються у волосяну ліку або на поверхні шкіри (шкіра голівки статвого члена, малих соромітних губ тощо).

ПРОТОКИ СКІНА – див. *Протоки паруретральні*.

ПРОТОКИ СМУГАСТІ (лат. *ductuLi strialii*) – відділ протокової системи великих слинних залоз, що сполучає вставні і внтрішньочасточкові протоки; стінка утворена високими призматичними епітеліоцитами з характерною базальною посмугованістю, яка зумовлена інваґінаціями

плазмолеми, між якими паралельними рядами залягають мітхондрії.

ПРОТОКИ СОСОЧКОВІ НИРКИ (лат. *ductus papillares*; син.: протоки Белліні) – збіні ниркові трубочки, розташовані в апікальній частині ниркових пірамід, які виводять сечу в ниркові чашечки.

ПРОФАЗА (лат. *prophasis*; гр. *pr*перед + гр. *phases* – прояв) – перша фаза поділу клтини (мітозу та мейозу).

ПРОФАЗА МЕЙОЗУ І (лат. *prophasis v. meiosis I*) – профаза першого поділу дуже складна і складається з п'яти стадій. 1. Летотена або лептонема – упаковка хромосом, конденсація ДНК з утворенням хромосом у вигляді тонких ниток (хромосоми корошають). 2. Зиготена або зигонема – відбвається кон'югація – з'єднання гомологіних хромосом з утворенням структур, що складаються з двох сполучених хромосом, званих тетродами. 3. Пахітена або пахінема – (найтриваліша стадія) – у деяких місцях гомологічні хромосоми щільно з'єднуються. У них відбувається кросинговер – обмін длянками між гомологічними хромосомами. 4. Диплотена або диплонема – відбувається часткова деконденсація хромосом, при цьому частина генома може працювати, вібуваються процеси транскрипції (утворення РНК), трансляції (синтез білка); гомологічні хромосоми залишаються з'єднаними між собою. 5. Діакінез – ДНК знову максимально конденсується, синтетичні процеси прпиняються, розчиняється ядерна оболонка; центріолі розходяться до полюсів; гомолгічні хромосоми залишаються сполученими між собою. До кінця профази І центріолі мгрують до полюсів клітини, формуються ники веретена розподілу, руйнуються ядерна мембрана і ядерця.

ПРОФАЗА МЕЙОЗУ ІІ (лат. *prophasis v. meiosis II*) – відбувається конденсація хромсом, клітинний центр

ділиться і продукти його поділу розходяться до полюсів ядра, руйнується ядерна оболонка, утворюється веретно поділу. Другий поділ мейозу іде безпосередньо за першим, без вираженої інтерфази: S-період відсутній, оскільки перед другим пділом не відбувається реплікації ДНК.

ПРОФАЗА МІТОЗУ (лат. *prophasis mitosis*) – перша фаза мітозу, під час якої з'являються хромосоми, зникає ядерце і ядена оболонка, формується мітотичний апарат.

ПРЯМА КИШКА (лат. *rectum*, гр. *protus*) – у перші три тижні утробного розвитку кінцева кишка з'єднується з каналом первинної ники, відкриваючись в одну загальну порожнну – клоаку. Наприкінці 4-го тижня розвитку клоака ділиться мезобластичною перегорокою на два відділи – передній і задній, тим самим утворюючи дві трубки. Передня трубка переходить в алантоїс, і з нього утворюються надалі сечоводи і сечовий міхур, а з задньої трубки формуються К. п. і а. З 5-го тижня ектдерма наближається до зовнішньої поверхні анальної мембрани, утворюючи анальну ямку, що поглиблюється назустріч кишці. Процес перфорації анальної мембрани закінчується на 8-му тижні ембріогенезу.

ПУЛЬПА БІЛА СЕЛЕЗІНКИ (лат. *pulpa splenica alba*) – скупчення і лімфоцитів у складі паренхіми селезінки; на свіжому рорізі селезінки має сірий колір; включає лімфтичні вузлики (скупчення лімфоцитів кулястої форми навколо центральних артерій селезіки) і періартеріальні лімфатичні піхви (останні у вигляді муфт охоплюють артерії П. б.с.).

ПУЛЬПА ЗУБА (лат. *pulpa* – м'якуш) – пухка сполучна тканина, розміщена в пулпарній порожнині кореневих каналів зуба. Включає в себе три зони – центральну, прміжну і периферійну, остання є місцем локлізації дентинобластів. Ретикулярні клітини протоки зуба мають

назву пульпоцитів. Вони забезпечують трофіку, іннервацію тканин зуба, регенерацію дентину.

ПУЛЬПА ЗУБНОГО ЕМАЛЕВОГО ОРГАНА (лат. *pulpa enamelea*; син.: пульпа емалевого органа, емалева пульпа) – цетральна частина зубного емалевого органа, містить зв'язані цитоплазматичними віростками зірчасті епітеліоцити і внутрішні (прилеглі до шару амелобластів) клітини, протокам яких належить важлива роль у мханізмах адгезії епітелію ротової порожнини до коронки зуба при його прорізуванні.

ПУЛЬПА ЧЕРВОНА СЕЛЕЗІНКИ (лат. *pulpa splenica rubra*) – частина паренхми селезінки, яка на свіжому розрізі органа має темно-червоне забарвлення; утворена ретикулярною тканиною і форменими елментами крові, що вистилають судинну систму селезінки.

ПУПОЧНИЙ КАНАТИК (лат. *funiculus umbilicalis*) – позазародковий орган, утворений з мезенхіми амніотичної ніжки та жовткового стеблинки, покритий амніотичним епітелієм. Складається із слизової тканини, у ньому проходять магістральні кровоносні судини, які забезпечують кровотік між організмом плода та плодовою частиною плаценти – дві артерії та одна вена.

ПУХИРЕЦЬ ЖОВТКОВИЙ (лат. *sacculus vitellinus primarius*) – порожнистий утвір, з якого розвивається епітелій кишки і жовткового мішка зародка.

ПУХИРЕЦЬ ОЧНИЙ (лат. *vesiculus opticus*) – парний латеральний виріст зачака проміжного мозку зародка, який служить джерелом розвитку сітківки ока; після інвгінації дистальної частини трансформується в очний келих.

ПУХИРЕЦЬ СЛУХОВИЙ (лат. *vesiculus oticus*; син.: статоциста, статоакустичний пухрець) – вистелена епітелієм порожнина, що виникає в зародка в результаті

відмежування від шкірної ектодерми статоакустичної плакди; є зачатком перетинчастого лабіринту внтрішнього вуха.

ПУХИРЦІ СІМ'ЯНІ (лат. *vesiculi seminales*) – парна залоза чоловічої статевої системи, розташована між дном сечового мхура і прямою кишкою; продукує секрет, який розріджує сперму, створює лужне середовще, містить фруктозу для енергетичного забезпечення сперматозоїдів, розвиваються на початку 3-го місяця з середньої (проміної) частини мезодерми (ніжок); продукують рідку частину сперми.

Р

РАКОВИНА ВУШНА (лат. *auricula acustica*) – розвивається з кількох виступів, які називаються «слуховими горбиками» і розташовуються навколо першої глоткової дуги. Три виступи на першій глотковій (нижньощелеповій) дузі і стільки ж на дргій (під'язиковій) глотковій дузі з'являються на 6-му тижні ембріонального розвитку. Гобики швидко перетворюються на різні чатини зовнішнього вуха. Початково первинні вушні раковини розташовуються вентролтерально, а наприкінці ембріонального пріоду вони приймають дорсолатеральне пложення.

РЕАЛІЗАТОРИ СТАТІ (пізньолат. *realis* – речовий) – гени, які в організмі з генотиповим визначенням статі керують бсексуальною потенцією, або альтернативною нормою реакції таким чином, що реалізється тільки одна статева потенція (чоловіча чи жіноча). Їх відносять до гальмівних фаторів і позначають символами F і M (F – лат. *femininus* – жіночий, M – лат. *masculinus* – чоловічий).

РЕБРА (лат. *costae*) – парні кістки грудної клітки, кількість яких найчастіше дорівнює 12 парам, симетрично

розміщені по обидва боки грудного відділу хребтового стовпа. Класифікуються на справжні (перші 7 пар), несправжні (наступні 3 пари) і коливальні (11–12 пари). Ребра мають зачаток у клітинах мезенхіми вентральних відростків склертомів, які ростуть у вентральному напряку і поступово заміщуються перетинчастою сполучною тканиною. У зародків 6–7-ми тижнів розрізняються тільки проксимальні відділи ребер. Ребра йдуть паралельно, тіно прилягаючи одне до одного. Міжреброві проміжки не перевщують 1/6 довжини кожного ребра зокрема. Загальна сума міреброві проміжків на цій стадії розвитку дорівнює ширині двох ребер. Кожний центр хребця розвивається послідовно із двох сусідніх склеротомів і є міжсегментарною структурою. У результаті нерви знаходяться в тісному зв'язку з міжхребцевими дисками, а міжсегментарні артерії розташовуються по обидва боки від тіл хребців. У грудному відділі дорсальні міжсегментарні артерії стють міжребровими артеріями. На початку 2-го місяця ембріонального розвитку в цій сполучній тканині поряд із зачатком хреців виникають коротенькі хрящові смужки, що поширюються вбік, а потім вентрально, поки все ребро не трансформується в гіалновий хрящ. Заміщення хрящової тканини ребер кістковою починається наприкінці 2-го місяця розвитку, коли на місці майбутніх кутів ребер з'являються точки скостеніння. Груднинні кінці верхніх дев'яти ребер довго не костеніють, а іноді залишаються хрящовми на все життя.

РЕГЕНЕРАЦІЯ КЛІТИННОЇ ФОРМИ – розмноження клітин мітотичним і амітотичним шляхом у вигляді внутрішньклітинної форми. Вона може бути органоїною і внутрішньоорганоїдною – збільшення числа і розмірів ультраструктур (ядра, ядрець, мітохондрій, рибосом,

пластинчастого комплексу і т.д.) та їх компонентів. Внутріньоклітинна форма регенерації є унівесальною, тільки вона властива всім органам і тканинам. Однак структурно-функціональна спеціалізація органів і тканин у філі онтгенезі “вибрала” для одних переважно Р. к. ф., для інших – переважно або виключно внтрішньоклітинну, для третіх – обидві форми регенерації. Перевага тієї чи іншої форми регенерації в певних органах і тканинах взначається їх функціональним призначеням, структурно-функціональною спеціалзацією. Необхідність збереження цілісності покривів тіла пояснює, наприклад, переваги Р. к. ф. епітелію шкіри та слизових оболонок. Спеціалізована функція пірамідної клітини головного мозку, як і м’язові клітини сеця, виключає можливість поділу цих клітин і дозволяє зрозуміти необхідність відбору у філі онтогенезі внутрішньоклітинної регнерації, як єдиної форми відновлення цілності зародка.

РЕГЕНЕРАЦІЯ (лат. *regeneratio* – віродження, відновлення) – відновлення структури і функції в організмі втрачених або пошкоджених органів і тканин (власне регенерація), а також відновлення органіму з його частини (соматичний ембріогенез, вегетативне розмноження). У тварин і людни розрізняють репаративну регенерацію (утворення нових структур замість видалних або втрачених при пошкодженні) і фізологічну регенерацію (утворення структур на заміну втрачених у процесі нормальної життєдіяльності). Відновлення структури може відбуватися на різних рівнях – молкулярному, субклітинному, клітинному, ткнинному і органному, проте завжди йдеться про відновлення структури, яка здатна вконувати спеціалізовану функцію. Значення Р. – у матеріальному забезпеченні гомеотазу. Відновлення структури і функції

може здійснюватися за допомогою клітинних або внутрішньоклітинних гіперпластичних прцесів. На цій підставі розрізняють клітинну і внутрішньоклітинну форми Р. Термін запрпонував R.A. Reaumur (1712).

РЕДУКЦІЯ (лат. *reductio* – повернення, відновлення) – 1) у біології – зменшеня розмірів, спрощення будови або повна втрата органа, тканини чи клітини у процесі філогенезу (історичного розвитку виду); 2) у цитології – відновлення ультраструктури чи біохімічних характеристик клітини після її зворотного пошкодження; 3) у генетиці – зменшення числа хромосом удвоє в процесі мейозу (при утворенні статевих клітин).

РЕДУПЛІКАЦІЯ (лат. *reduplication*, *r*префікс, що означає повторення дії + лат. *duplication* – подвоєння) – процес подвоєня ДНК у клітині, який здійснюється в синттичний період інтерфази.

РЕКАНАЛІЗАЦІЯ – самостійне віновлення просвіту судини чи органів. Якщо не відбувається Р. з певних причин, то настає атрезія органів, стеноз чи подвоєння.

РЕКАПІТУЛЯЦІЯ (лат. *recapitulatio* – повторення) – повторення ознак далеких предків в онтогенезі сучасних організмів. Принцип рекапітуляції вперше сформульований в 1859 Чарльзом Дарвіном. Найбільш глибоке трактування поняття рекапітуляції отримало в теорії філембріогенезу, запропоноване Олексієм Сєверцовим. Сучасне вчення про рекапітуляцію розроблене І. І. Шмальгаузеном. Рекапітуляція зумовлюється існуванням в організмі складної системи кореляцій і частіше виявляється в особливостях розвитку взаємозв'язаних органів і структур. До рекапітуляцій ведуть зрушення в стадіях формоутворення не організму в цілому, а лише окремих органів.

РЕКАПІТУЛЯЦІЯ (лат. *recapitulatio* – стисле повторення) – коротке і швидке пвторення, відтворення основних етапів ровитку нащадкових форм (філогенез) у ході індивідуального зародкового розвитку (онтгенез) у сучасних організмів.

РЕЛАКСИН (лат. *relaxare* – розширяти, відкривати, розпушувати, пом'якшувати) – пептидний гормон, що продукується сицитіотрофобластом плаценти; забезпечує розм'якшення шийки матки і тазових зв'язок у передпологовому періоді. За хімічною будвою подібний до інсуліну.

РЕОТАКСИС (гр. *rheotaxis*, гр. *rheos* – птік, *taxis* – порядок) – рух сперматозоїдів у статевих шляхах жінки назустріч яйцеклітині проти течії рідини, яка продукується матковми залозами і секреторними клітинами маткових труб.

РЕОТАКСИС (лат. *rheotaxi*s) – здатність сперматозоїдів рухатися проти потоку рідини – потоку продуктів секреції епітеліоцитів маткових труб та маткових залоз.

РЕПРОДУКЦІЯ (лат. *reproductio*, лат. *re* – префікс, що означає повторення дії, *producere* – виготовляти, виробляти) – ромноження, відтворення клітин. Фізіологічна функція, яка необхідна для збереження білогічного виду. Процес розмноження в лдини починається із зачаття (запліднення), тобто з моменту проникнення чоловічої сттевої клітини (сперматозоїда) в жіночу сттеву клітину (яйце, або яйцеклітину). Злиття ядер цих двох клітин – початок формування нового індивіда. Людський зародок розввається в матці жінки під час вагітності, яка триває 265-270 днів. Розрізняють такі спсоби репродукції (лат. *modi reproductionis*): 1. Нестатева (безгаметна) репродукція (лат. *reproductio asexualis* (*agametica*)) – бруньквання (лат.

gemmatio), дроблення (лат. *fissio*), фрагментація (лат. *fragmentatio*), поліемріонія (лат. *polyembryonia*), стробіляція (лат. *strobilatio*); 2. Статева (гаметна) репродукція (лат. *reproductio sexualis* (*gametica*)) – яйцнародження (лат. *oviparietas*), яйцеживонардження (лат. *ovoviviparietas*), живонародження (лат. *viviparietas*), автогамія (лат. *autogamia*), ізогамія (лат. *isogamia*), гетерогамія (лат. *heterogamia*), андрогенез (лат. *androgenesis*), гіногенез (лат. *gynogenesis*); 3. Партеногнез (лат. *parthenogenesis*): природний (лат. *naturalis*), штучний (лат. *artificialis*), факульттивний (лат. *facultativa*).

РЕТАРДАЦІЯ (лат. *retardatio* – спізненя) – загальний дизморфічний термін, що означає сповільнення темпів ембріональнго розвитку або запізнення ембріонального зачатки органа в нащадків порівняно з преками. Термін уведений Е. Геккелем (1866) для означення однієї з форм ценогенезу – нгативної гетерохронії. На пізніших стадіях морфогенезу Р. компенсується прискореним розвитком зачатка, або призводить до фталізації – недорозвитку відповідних ознак дорослого організму, порівняно з їх станом у нащадків.

РЕТЕНЦІЯ (лат. *retentio*) – загальний диморфічний термін, що означає затримку ровитку тої чи іншої структури організму.

РЕФЛЮКС (лат. *refluo* – текти назад) – 1) зворотний потік рідини порівняно з номальним її напрямком; 2) у медицині та фізології – пересування вмісту порожнистих органів у напрямку, протилежному прироному. Може бути нормальним для даного фізіологічного процесу явищем або стати причиною розвитку захворювань. Поширною причиною патологічних Р. є дисфункції сфінктерів, що

обмежують порожнисті оргни. Субстанція, що рухається у зворотному напрямку в результаті Р., називається релюксат.

РЕЦЕСИВНИЙ – термін використовється для опису гена (або його відповідної ознаки), який проявляється в індивідуума тільки в разі наявності однакових алелів, тобто коли в його організмі наявні два таких алеля. Причиною багатьох спадкових захврювань (включаючи фіброзно-кістозну дегнерацію) є наявність дефектного гена в пдвійній рецесивній парі.

РИБОСОМА (лат. *ribosome*) – не мемранна органела клітини, що складається з рРНК та рибосомних білків (протеїнів). Здіснює біосинтез білків, транслюючи мРНК пліпептидний ланцюг. У клітині дозрілі Р. знходяться переважно в компартментах для активного білкового синтезу. Вони можуть бути вільно плаваючими в цитоплазмі або прикріпленими до цитоплазматичного боку мембран ендоплазматичного ретикулума чи ядра. Активні (ті, що здійснені в процесі трансляції) Р. знаходяться переважно у вигляді полісом.

розташовані на базальній мембрані серед росткового шару шкіри. Їх основною функцією є вироблення пігменту меланіну. Синтезваний ними меланін захоплюється епітеліоцтами, і ступінь насиченості останніх пігментом визначає колір шкіри людини. У представників різних рас кількість меланоцитів практино однакова, але для темні чорношкірих людей характерне збільшення розмірів М. і більш інтенсивне насичення меланіном клтин всіх шарів епідермісу.

РОФЕОЦИТОЗ – поглинання великмолекулярних суспензій (наприклад, поглнання еритробластами молекул феритину). Проміжне місце між фагоцитозом і піноцитзом замають Р. і атроцитоз – ультрамікрфагоцитоз.

С

СПЛЕТЕННЯ ЛІМФАТИЧНЕ (лат. *plexus lymphaticus*) – сукупність анастомзуючих лімфатичних судин травної трубки; розрізняють внутрішньослизове, підслизове та підсерозне С. л. Розвиток лімфатичних кпілярів, судин, стовбурів, проток починається на 6-му тижні утробного розвитку, коли з мезодерми, розташованої поблизу сформваних вен, утворюються щілиноподібні прстори, які в подальшому перетворюються в ендотеліальні клітини лімфатичних судин. Щілиноподібні простори зливаються і утврюють систему каналів, які розростаються і перетворюються в лімфатичні мішки.

САРКОМЕР (гр. *sarx*, родовий відмінок, *sarkós* – м'ясо і *meros* – частина, частка) – сегмент фібрили поперечносмугастого м'язового волокна, обмежений двома телорагментами; будова С. описується формулою: Z(телофрагма) + 1.2 диска I (ізотропного) + 1.2 диску A (анізотропного) + 1.2 смужки H (Гензна) + M (мезофрагма) + 1.2 H +1.2 A + 1.2 I + Z. Кожен саркомер включає один темний анізтропний диск A і два світлих ізотропних диски I. У середині саркомера розташований вузкий світлий субдиск H, що містить центральну темну смужку M.

СЕГМЕНТНІ НІЖКИ (лат. *crura segmentales*) – ембріональні структури, що з'єднують соміти зі спланхнотомом; одним своїм кінцем сегментна ніжка з'єднується з порожниною тіла – целомом, а інший кнець – із сомітом. Вони найбільш чітко виржені і відмежовані одна від одної в передніх відділах; у міру віддаленні до заднього кінця зародка розташовуються все ближче одна до іншої і в кінцевих відділах об'єднуються в загальну несегментовану масу. Із сегменних ніжок, що знаходяться в тулубових

віддлах зародка, розвивається первинна нирка, яка спочатку функціонує в зародка, а потім із канальців первинної нирки утворюються прямі канальці, канальці мережі сім'яника, вносні канальці придатка сім'яника. Сегментні ніжки каудального відділу зародка формують нефрогенний тяж, з якого розвивається кінцва нирка.

СЕГМЕНТНІ НІЖКИ (лат. *pedunculi segmentalis*) – невеликі ділянки мезодерми між спланхнотомом та сомітами, вони є зачатками канальців переваги та первинної нирки.

СЕГРЕГАЦІЯ (лат. *segregatio* – відділеня) – перерозподіл цитоплазматичного мтеріалу зиготи (ооплазматична С.). Є основою для початкової диференціації зародка: у прцесі дроблення яйця ділянки цитоплазми, які відрізняються за своїми властивостями, птрапляють у різні бластомери; їх взаємодія з однаковими за своїми потенціями ядрами призводить до диференціальної активації генома. Під час руху чоловічого пронуклеса в яйці відбуваються складні переміщення цитоплазми. У результаті вона стає більш неднорідною. Ці процеси отримали назву оплазматичної С. (поділу). Вони добре помітнів тих випадках, коли різні ділянки цитоплазми містять різнокольорові гранули (жовток, тений пігмент та ін.).

СЕКРЕЦІЯ (лат. *secretio* – виділення, віокремлення) – утворення та виділення клтиною речовин специфічної дії (секретів), що беруть участь у регуляції різних процесів життєдіяльності організму, або ж кінцевих продуктів обміну речовин. Продукт С. називють секретом. За допомогою С. відбувається утворення і виділення молока, слини, поту, підшлункового та шлункового соку, жовчі, гормонів; різновидом С. є нейросекреція. Секреторна клітина може виділяти власне секрет (тобто продукт

внутрішньоклітинного синтезу), екскрет (кінцевий продукт життдіяльності клітини, що підлягає видаленню) і рекрет (тобто продукт, що поглинається клітною і виділяється з неї в незміненому вигляді). За рахунок поєднання процесів С., екскреції і рекреції секреторні клітини здатні транспотувати або виділяти з крові продукти обміну речовин інших клітин і тканин, екскретувати ці речовини і, таким чином, брати участь у збезпеченні гомеостазу всього організму. Іноді розрізняють зовнішню і внутрішню С. (екзгенну і ендогенну).

СЕЛЕЗІНКА (лат. *lien*, гр. *splen*) – розвивється з мезенхіми периферичної частини дрсальної брижі майбутнього великого чепця. У плода людини з'являється на 4-му тижні ровитку у вигляді скупчення мезенхімних клітин, розташованого на стінці шлунка. На 5–6-му тижні серед мезенхімних клітин з'являються поодинокі макрофаги, ретикулярні клітини, формується мережа ретикулярних волокон. Судини нечисельні, їх просвіти ледве помітні. Упродовж 9–10-го тижнів розвитку у ворота органа вростають судини, які швидко галзяться з формуванням чисельних тонкостінних судин типу синусоїдів. Кров надходить у селезінку, відбувається фізіологічний крвовилив в тканину органа, що формується. Відтоку крові не відбувається, спостерігаются дуже дрібні і рідко розташовані вогнища еритроїдного кровотворення і мегакаріоцтів, масовий розпад еритроцитів. В органі ще не сформовані лімфоїдні фолікули, превалює функція депонування крові. На 11–12-му тині розвитку навколо судин формуються трбекули, з'являються В-лімфоцити. На 13–14- му тижні з'являються скупчення лімфоцитів навколо артерій, формується Т-залежна зона. Серед судин можна розрізняти трабекулярні, пульпарні і центральні.

Утворюється ретиклярний остов, ретикулярні клітини і волокна розташовуються циркулярно навколо цетральної артерії. З того часу пульпу можна розділити на білу і червону. На 17-му тижні формується маргінальний синус.

СЕРЕДОСТІННЯ (лат. *mediastinum*) – комплекс органів між лівим і правим плеральними мішками, похідне мезодерми. Центральний орган – серце з перикардом. Спереду воно обмежене грудниною (*sternum*), ззаду грудним відділом хребта (*columna vertebralis pars thoracica*), знизу – діафрагмою (*diaphragma*), верхня межа утворена апертрою грудної клітки (*apertura thoracis superior*). С. умовно ділять на верхнє і нижнє, а нижнє – на переднє, середнє і заднє.

СЕРОЗНА ОБОЛОНКА (лат. *tunica serosa*) – тонка щільна сполучнотканинна мембрана товщиною близько 1 мм, що вистилає внутрішню поверхню порожнин тіла людини та інших тварин (черевну, перикардіальну, плевральні, порожнини піхви, яєчок), а також органи, що покривають розташовані в них.

СЕРЦЕ (лат. *cor*) – головний орган серцевсудинної ситеми, у своєму утробному ровитку проходить 7 основних етапів, а саме: формування серцевої трубки; розділення передсердя; утворення правого передседя, утворення лівого передсердя; утворення передсердно-шлуночкового каналу; утврення шлуночків; розділення тракту для відтоку. Первинним зародком С. є серцева пластинка, яка розташовується на краніалному кінці ембріона. Скупчення ангіогенних клітин, які лежать у підковоподібній пластні, з’єднуються, щоб сформувати дві серцеві трубки. Ці трубки направляються в грудну ділянку завдяки згортанню головної та боквих частин ембріона, де вони між собою злваються в єдину внутрішньосерцеву трубку. Трубка

представляє собою наступні серцеві зачатки, що починаються від хвостового кіця: венозний синус, примітивне передсердя, шлуночок і цибулину С. Серцева трубка від швидкого зростання починає згинатися, внаслідок чого утворюється бульбовентркулярна петля. Одночасно починають виротати перегородки в передсерді, шлуночку і цибулині С., які сформують праве і ліве пересердя, правий і лівий шлуночки і дві великі сдини – легеневу артерію і аорту. Наприкінці 8-го тижня внутрішньоутробного розвитку розділення завершується і С. плода сформване, серцева трубка вигинається, утворює порожнину перикарда і прикріплюється до стінки дорсальної мезодерми (див. також *Канал передсердно-шлуночковий*, *Передсердя*, *Серцева трубка*, *Шлуночки*).

СЕЧОВИЙ МІХУР (лат. *vesica urinaria*) – непарний порожнистий м'язовий орган вдільної системи, який лежить у передній чатині порожнини малого таза і служить для накопичення сечі і періодичного її виведення через сечовивідний канал. На 2-му місяці емріонального розвитку сечовий міхур формється з частини клоаки і алантоїса.

СЕЧОВІД (лат. *ureter*) – парний поронистий орган у вигляді трубки, розвивається зі середньої (проміжньої) частини мездерми (з ніжок мезодерми). Від дорсальної стінки мезонефральної протоки, біля місця її впадіння в клоаку, утворюється сліпе впинання (сечовідний дивертикул), яке росте вгору до нефрогенної тканини і вростає в неї. З цього випинання утворюється С., ниркова миска, ниркові чашечки, збиральні трубочки. З нефрогенної тканини розвиваються капсула клубочка, скручені та прямі канальці нефрна.

СИМПЛАСТ (гр. *sym* – разом, *plastos* – утворений) – нерозділена на окремі клітни маса протоплазми з великою

кількістю ядер; утворюється в результаті злиття клтин (наприклад, таку будову мають волокна поперечно-смугастої м'язової тканини – мосимпласт).

СИМПЛАСТОТРОФОБЛАСТ (лат. *syncytiotrophoblastus*) зовнішній шар трофобласта, який, розростаючись, втрачає клітинну будову і набуває 34 симпластичної структури (суцільна маса цитоплазми з розкиданими по ній численними ядрами). С. – поверхнева багатоядерна куля трофобласта, що покриває ворсинки хоріону, утворюється шляхом злиття клітин трофобластичного епітелію. С. являє собою моношар плоского епітелію, зазвичай містить шар цитоплазми. Форма клітин залежить від типу клітин тканини, з якої складається шар епітелію. С. містять множину прикріплених цитоплазматичних виступів між клітинами. Синцитарні клітини зазвичай виробляють сполучну тканину, в якій знаходяться ворсинки або волоски.

СИНКАРІОН (гр. *syn* – разом, *karyon* – ядро) – ядро зиготи або ядро дроблення, що утворюється в результаті злиття чолвічого і жіночого пронуклеусів, оболонки яких у ділянці контакту руйнуються і їх вміст об'єднується під спільною ядерною оболокою.

СИНКАРІОН (лат. *syncaryon*) – об'єднання двох пронуклеусів, що призводить до відновлення диплоїдного набору хромосом.

СИНУС ВЕНОЗНИЙ (лат. *sinus venosus*) – тонкостінний задній відділ серця, який збирає венозну кров і перекачує її в передсердя. До моменту появи бруньок кінцівок серце розміщується ще дуже високо і в ході розвитку зміщується в каудальному напряку. Тому ділянка С. в. серця, а разом з нею і загальні кардинальні вени, змінюють своє пложення по відношенню до бруньок передніх кінцівок. Розташований спочатку краніальньше бруньок передніх

кінцівок С. в. згодом роміщується каудальніше їх. Кров від передніх кінцівок раніше відтікає в задні кардинальні вени, а пізніше відводитися по венах, що впдають у передні кардинальні вени.

СИНУС СЕЧОСТАТЕВИЙ – в ембріонів чоловічої і жіночої статі формується неоднаково. Якщо зародок розвивається за чоловічим типом, алантоїс і верхня чатина сечостатевого синуса дають початок сечовому міхуру і простатичній частині уртри. Парамезонефральні канали на великому протязі редукуються. Мезонефральні канали беруть участь в утворенні тіла і хвоста прдатків яєчка, але здебільшого перетворються на сім'явиносні протоки. У зародків жіночої статі сечовий міхур і уретра цілком є похідними алантоїса і його шийки, тому сечвипускальний канал залишається коротким. Внутрішні статеві органи розвиваються між прямою кишкою і сечовивідними шляхами. Мезонефральний канал атрофується. Пармезонефральні канали подовжуються донизу в товщу мезобласта уроректальної перегродки, середні і нижні їх відділи зближуються і зливаються в загальну порожнину. З верхніх відділів, які не сполучилися, утворюються маткові труби, із середніх відділів – матка, із нижніх – піхва.

СИНЦИТІЙ (гр. *sync* – з і *cytos* – клітна) – з'єднання багатьох клітин в одне згальне утворення різної величини і форми; сюди відносять як з'єднання сусідніх клітин протоплазмовими анастомозами різної шрини (синдесмій), так і злиття їх в одну згальну багатоядерну масу (синцитіальна маса, плазмодії). С. виникає шляхом знищення меж між окремими клітинами або в результаті клтинного поділу, який не доходить до кінця.

СИНЦИТІЙ (лат. *syncythium*) – це спеціалізований шар клітин у плаценті, який відіграє ключову роль у розвитку та

функціонуванні плода. Він утворюється внаслідок злиття клітин трофобластів, які вистилають внутрішню поверхню матки. С. складається з багатьох клітин, які утворюють синцитій – єдину багатоядерну структуру. С. забезпечує обмін речовин між материнським організмом та плодом, а також захищає плід від інфекцій та інших шкідливих факторів. Однією з основних функцій С. є синтез білків, необхідні розвитку плода. Також він бере участь в утворенні плацентарних судин, які забезпечують доставку кисню та поживних речовин до плоду. С. також відіграють важливу роль в імунній відповіді матері на плід. Вони виробляють антитіла, які захищають організм матері від інфекції та відторгнення плода.

СИНЦИТІОТРОФОБЛАСТ (лат. *syncytiumtrophoblast*; син.: симпластотрофбласт, плазмодіотрофобласт) – поверхневий шар трофобласта зародка людини, що представляє собою симпласт із гігантськими і фрагментованими ядрами; виконує фунцію всмоктування поживних речовин з крові матері, виробляє гістолітичні ферменти, що сприяють зануренню ворсин хоріона в тканни матки.

СИСТЕМА ВЕНОЗНА (лат. *systema venosum*) – частина кровоносної системи, має порівняно просту будову. На початку плацентарного кровообігу, коли серце знходиться в шийній ділянці і ще не поділене перегородками на венозну і артеріальну пловини, уздовж тіла зародка проходять вликі вени: у ділянці голови і шиї – передні кардинальні вени (права і ліва), у решті чатини тіла – права і ліва задні кардинальні вени. Підходячи до венозного синуса серця, передні і задні кардинальні вени на кожному боці зливаються, утворюючи загальні карднальні вени (праву і ліву) які, маючи спочатку строго поперечний хід, впадають у

венозний синус серця. Поряд з парними кардиналними венами є ще один непарний венозний стовбур – первинна нижня порожниста вена (*vena cava inferior*), яка у вигляді незначної сдини впадає також у венозний синус.

СИСТЕМА ДИХАЛЬНА (лат. *systema respiratoria*) – відкрита система організму, яка забезпечує газообмін, формування гомеостзу в трахеобронхіальних шляхах, очищення повітря, яке вдихається, від чужорідних чаток і мікроорганізмів, а також аналіз пахучих речовин в атмосферному середовищі. Почнає розвиватися з виросту черевної стінки передньої кишки на 3–4-му тижні ембріоналної стадіїі; продовжує свій розвиток протягом перших двох років життя і пізніше. Епітелій трахеї, бронхів і альвеоли формується з етодерми; м язи, хрящі й сполучна тканина формується з мезодерми. Трахеобронхіальне дерево розвивається між 24-м і 36-м днями вагітності. Серединна опуклість розвивається на черевній стінці зіва в ларинготрахеальній борозні на 24–26-й день. Коли формується ларинго-трахеальна борозна, відбувається проліферація мезенхіми примітивної брижі (середостіння) – із цієї мезенхіми в майбуньому, розвивається хрящ, м'язи сполучної тканини легенів. На 28-й день опуклість пертворюється на правий і лівий зародки легенів. Оскільки вони видовжуються, бічна інвагінція мезодерми створює трахеостравохідну перегородку, яка відокремлює стравохід від трахеї, однак розділення травних і дихальних структур не завжди завершується успішно. Дефектне або неповне розділення – одна з найчастіших причин виникнення уроджених аномалій. На 28–30-й день зародки легені, які продовжують збільшуватися, утворюють певинний бронх; останній утворює спочатку мноподіальні відростки, які далі продовжуются в сегментальні бронхи. Водночас судинні

тканини переміщуються від селезінкового сплетення до певних легеневих артерій.

СИСТЕМА ЕНДОКРИННА (лат. *systema endocrina*) – система регуляції діяльності внутрішніх органів за допомогою гормонів, що виділяються ендокринними клітинами безпосередньо в кров, або дифундують чрез міжклітинний простір у сусідні клітини. Ділиться на гландулярну (або гландулярний апарат), в якій ендокринні клітини зібрані разом і формують залозу внутрішньої секрції, і дифузну. Залози внутрішньої секреції виробляють гландулярні гормони, до яких відносяться всі стероїдні гормони, гормони щитоподібної залози та багато пептидних гормонів. Дифузна С. е. представлена росіяними по всьому організму ендокринними клітинами, що продукують гормони, названі агландулярними – (за винятком кальцитролу) пептиди. Практично в будь-якій тканині організму є ендокринні клітини (див. також *Ендокриноцити*).

СИСТЕМА ЕНДОКРИННА ДИОЦІЙОВАНА, APUD-СИСТЕМА (лат. *APUD systema*; APUD – від анг. Amiune Precursors Uptake and Decarboxylation – нгромадження і декарбоксилювання попредників амінів) – сукупність ендокринних клітин, здатних поглинати і декарбоксилювти попередників біологічно активних амінів; включає більш як 20 різновидів ендокриноцтів – похідних нейробластів нервового грбеня, дифузно розсіяних в організмі – у склді стінки травної трубки, дихальних шляхів, нирки, статевих та деяких ендокринних залоз.СИС

СИСТЕМА ІНДУКЦІЙНА (лат. *inductio* – збудження, гр. *systema* – ціле, склдене з частин) – система, яка складається з організатора та матеріалу, який на нього регує, коли детермінація відбувається за типом «розходження кіл на

воді», тобто здатність до утворення відповідного органа зменшується від центра до периферії.

СИСТЕМА ЛІМФАТИЧНА (лат. *system lymphatica*) – складова частина судинної, як додаткове русло венозної системи (наявність клапанів, напрям струму лімфи від тканин до серця). Розвиток шляхів транспорту ліфи (лімфатичних капілярів, судин, стовбурів, проток) починається на 6-му тижні утробного розвитку, коли з мезодерми, розташованої поблизу зачатка великих вен, формуються щілиноподібні простори, які обмежені мезехімними клітинами і надалі перетворюються в ендотеліальні клітини лімфатичних судин. Щілиноподібні простори зливаються і утврюють систему каналів, які розростаються і перетворюються в лімфатичні мішки – првий і лівий яремні, підключичні, клубові, з яких розвиваються лімфоносні протоки. Лацюжок лімфатичних мішків, розташованих біля дорсальної стінки зародка, дає початок грудній протоці, яка на 9-му тижні розвитку відкривається в лівий яремний мішок. Яремні і підключичні мішки (праві і ліві) з'єднуються з венами в ділянції шиї (впадають у венозні кути). З парних клубових лімфатичних мішків розвиваються лімфатичні судини таза і нижніх кінцівок. С. л. утворюється як похідна мезенхми, починаючи з 6-го тижня утробного розвтку. Виникають лімфатичні капіляри у вигляді порожнистих мішків, утворених ендотелієм. У стінках капілярів безліч щілин. Надалі вібувається диференціація *tunica muscularis* та *tunica adventitia*. Формуються клапани – похідні ендотелію. Тісного функціонального зв'язку з кровоносною системою (а саме – венозною) С. л. набуває за трьох основних причин: 1. Розподіл лімфатичних судин підкряється тим же законам, що і розподіл веноних – йдуть по найкоротшій відстані;

судини соми розташовані паралельно кісткам, сементарна будова у тих ділянках тіла, де збергається сегментарність і ін. 2. На лімфатичні і кровоносні судини діють однакові лімфі гмодинамічні умови – рухи, в основному, здіснюються проти сили тяжіння. Тому є чимало чинників, що «допомогають» току лімфи і крві: скорочення скелетної мускулатури (прскорюють рух лімфи при фізичній активності приблизно у 20 разів), рухи діафрагми, наяність клапанів, присмоктувальна сила серця. 3. Тісний функціональний взаємозв'язок ліфатичної і кровоносної систем.

СИСТЕМА М'ЯЗОВА (лат. *systema muscularis*) –частина опорно-рухового апрату, що складається зі скелетних м'язів, які походять переважно з мезодерми. Мезодема ембріона по відношенню до серединної лінії ембріона ділиться на навколоосьову, проміжну і бічну. На 3-му тижні з навколсьової мезодерми по обидва боки нерввого поглиблення виникають «кульки», які називаються сомітами (сегментами). Соміти з'являються одночасно по обидва боки від хорди, вони формують спочатку краніальний (ростральний, мозковий) кінець, а пізніше – каудальний кінець ембріона. Формування сомітів відбувається настільки регулярно, що ембріон називають за кількістю тих сомітів, що виникли. Соміти, у свою чергу, диференцюються в дермоміотом, який дає початок шкрі. Міотом дає початок скелетній поперечнсмугастій мускулатурі.

СИСТЕМА НЕРВОВА ВЕГЕТАТИВНА (лат. *systema neuralis vegitatica*) – частина єдиної нервової системи, що спеціалізується на адаптаційно-трофічній функції по відншенню до всіх органів і тканин. У ній розріняють центральну і периферичну частини, симпатичну та

парасимпатичну (органозбрігаючу) частини. Центральна частина преставлена сегментарними і надсегментарними центрами. Джерелом розвитку сегментарних центрів є мантійний (плащовий) шар нервової трубки. Джерелом формування надсегметарних вегетативних центрів є внутрішній (епендимний) шар, що оточує порожнину нервової трубки. У результаті спрямованої мграції клітин цього шару формуються вегеттивні центри мозкового стовбура, підкіркових ядер і кори головного мозку. В ембріогенезі С. н.в., як і інші відділи нервової системи вищих тварин та людей, розвивається з ектодерми. Із загального зачатка нервової системи виникють симпатобласти, з яких утворюються вузли та сплетення С. н. в.

СИСТЕМА НЕРВОВА ЦЕНТРАЛЬНА (лат. *systema nevosum centralis*) – частина нервової системи, яка представлена головним та спинним мозком; координує функціонування та взаємозв'язок всіх інших органів та систем організму, інтеграцію його в навколишнє середовище, інтелектуальний потенціал особистості. Поділяється на: пікулі мозку (ліва та права), проміжний мозок, середній мозок, мозочок, довгастий мозок, спинний мозок; при цьому перші шість чатин об'єднуються під назвою головного моку. Через всі ці структури проходить система порожнин, заповнених мозковою рідиною, або ліквором – мозкових шлуночків. Розввається із зовнішнього зародкового листка – ектодерми, яка в дорсальних відділах тулуба зародка над хордою утворює потовщення; тут проліферуючі клітини утворюють нервву (медулярну) пластинку (стадія нервової пластинки). Надалі клітини цієї пластинки розвиваються в нейробласти – (майбутні нрвові клітини) і спонгіобласти – попереднки опорної тканини – нейроглії. У результаті інтенсивного розмноження клітин

медулярна пластинка прогинається і поступово набуває вигляду борозенки або жолоба (стадія нерввого жолоба). Ріст бічних відділів цього жолба призводить до зближення і зрощення його країв, у результаті чого утворюється нервова трубка (стадія нейруляції), яка відокремлється від ектодерми і занурюється в прилеглу мезодерму.

СИСТЕМА НЕРВОВА, ПАРСИМПАТИЧНА ЧАСТИНА (лат. *pars parasympathica systema nervorum*) – частина автономної нервової системи, яка предсталена парасимпатичними ядрами III, VII, IX та X пар черепно-мозкових нервів (краніальний сегментарний центр), та парасимпатичними ядрами крижових сегментів спинного моку (сакральний центр), а також зв'язаними з ними гангліями, прі постгангліонарними нервовими волокнами. Її периферична чатина складається з парасимпатичних вузлів (краніальних, органних) та волокон, що йдуть у складі різних нервів до органів та сплетень. В ембріогенезі вузли розвиваються у кранальному відділі зародка з нервових плакод і нервового гребеня (1–7 соміти), а в люмбсакральній частині ембріона – із нервового гребеня каудальніше 28-го соміту. У морфгенезі при формуванні нервового гребеня спостерігаються послідовні фази: утворення, конденсація і міграція клітин. Спочатку ганглії парасимпатичної природи формуються в длянці голови. Зачаток інтрамуральних нерввих вузлів у грудній і черевній порожнинах дещо запізнюється порівняно з примежовими симпатичними стовбурами, оскільки мігруючі попередники нейрі гліобластів досягають серця, стінок травного тракту й інших органів, коли частина клітин нервового гребеня вже пройшла коротший шлях до місць формуваня симпатичних гангліїв.

СИСТЕМА СКЕЛЕТНА (лат. *systema ossea*) – система, що об’єднує всі кістки організму. Ембріональна кістка утворюється або через внутрішньоперетинкове (періотальне), або через енходральне скостеніння. У першому випадку виникають плоскі кіски – утворюються вони з мезенхімних клітин, що формують мембрани в місцях майбутнього розташування кісток. Вони виділяють матрцю колагену й основну речовину, виникають остеобласти. Далі відбувається набухання мтриці, у ній осідають мінеральні солі. Первина кістка, таким чином, формується в межах точок осифікації, в який вростають кровононі судини. Осифікація продовжується в мемрані і так виникає пластинка кістки, оточена мезенхімними клітинами, поверхнева частина яких перетворюється на окістя (періост). Певинна кістка перетворюється в губчасту кіску, поверх якої періост утворює компактний шар (тільки внутрішній шар періосту (камбій) здатний формувати кісткову тканину). Довгі кістки кінцівок формуються шляхом ендоходральної осифікації хряща, починаючи з 18-ї стадії розвитку, вздовж всього ембріону. Зміна хряща на кістку відбувається протягом 5–12-го тижня утробного розвитку.

СИСТЕМА ТРАВЛЕННЯ (лат**.** *digestivus system*). Відділи та органи травної системи в ембріогенезі розвиваються з усіх 3 зародкових листків: ектодерми (епітелій ротової та анальної ямок або бухт), ентодерми (епітелій первинної кишки або кишкової трубки) та мезодерми (власна платівка слизова, содинна). Наприкінці третього тижня внутрішньоутробного розвитку з ентодерми утворюється трубка – первинна кишка, замкнута на передньому і задньому кінцях. Наприкінці 4-го тижня внутрішньоутробного розвитку на головному та каутальному кінцях ембріона з'являються поглиблення, які

відповідно називаються ротовою та задньопрохідною (анальною) бухтами (ямками). Поглиблення, що утворилися, відокремлюються від первинної кишки глоткової та анальної мембранами, що складаються з двох шарів: зовнішнього – ектодермального та внутрішнього – ентодермального. У первинній кишці виділяють глоткову та тулубову кишку. Межню між ними є випинання – закладення органів дихання. У тулубовій кишці у свою чергу виділяють три частини: передню, середню та задню. З різних відділів первинної кишки формуються такі утворення: з глоткової кишки – задня частина порожнини рота, язик, слинні залози, піднебінні мигдалики, залози – похідні епітелію глоткових кишень (щитовидна, навколощитоподібна, вилочкова); з передньої кишки - стравохід і шлунок; із середньої кишки – тонка кишка, печінка та підшлункова залоза; із задньої кишки – сліпа кишка та червоподібний відросток, висхідна ободова, низхідна ободова, сигмовидна ободова та пряма кишка; похідні тулубної кишки. З передньої кишки розвиваються стравохід та шлунок. Частина передньої кишки нижче глотки закладається на 4-му тижні ембріогенезу. Спочатку короткий, а потім, у міру усунення шлунка донизу, подовжується. У процесі стравоходу формується 3 звуження: 1) верхнє – у сфері переходу глотки в стравохід; 2)- середнє – у місці його зіткнення з дугою аорти; 3) нижнє при проходженні стравоходу через діафрагму та при переході в шлунок. На ранніх стадіях його м'язова оболонка складається з гладкої мускулатури (похідне мезенхіми). Після прориву ротоглоткової мембрани на стравохід нашаровуються м'язи мезодермального походження, утворюючи поперечно-смугасту мускулатуру (верхня третина). Епітелій стравоходу в процесі ембріогенезу

трансформується: спочатку одношаровий, потім двошаровий (4-й тиждень), на 3-му місяці –багаторядний війчастий, а з 6-го місяця – багатошаровий плоский. Шлунок закладається на 4-му тижні ембріогенезу у вигляді веретеноподібного розширення; до 6-го тижня орган має форму, як у дорослого. Спочатку шлунок, як і інші частини первинної кишки, покритий серозною оболонкою і підвішений на вентральній і дорсальній брижі так, що мала кривизна звернена допереду, велика – ззади; кардіальна частина – догори, пилорічна – донизу. У процесі диференціювання та зростання органів черевної порожнини, шлунок робить 2 повороти: 1) навколо вертикальної осі (ліва стінка стає передньою, права – задньою; мала кривизна звернена вправо, велика кривизна – вліво); 2) навколо сагітальної осі (кардіальний відділ розташований ліворуч від серединної площини, пілоричний відділ – праворуч). Епітелій шлунка та його залози розвивається з ентодерми, інші шари стінки з мезенхіми (спланхноплеври).

СИСТЕМА ТРАВНА (лат. *systema digestoria*) – життєзабезпечуюча система, яка складається з травної трубки та розміщених за її межами залоз, секрет яких надходить до травного каналу. Органи С. т. в ембріогензі розвиваються з усіх трьох зародкових листків: ектодерми (епітелій ротової і анальної ямок або бухт), ентодерми (епітелій первиної кишки або кишкової трубки) і мезодеми (власна пластинка слизової, підслизова основа, м'язова, сполучнотканинна і серозна оболонки). У первинній кишці виділяють дві частини: головну і тулубову. Головна кишка, у свою чергу, ділиться на ротову частину і глоткову кишку. Ділянка травної трубки тлуба ділиться на передню, середню та задню кишки. З ротової частини, вистеленої епітлієм

ектодермального походження, утворється ділянка ротової порожнини. З глоткової кишки, вистеленої ентодермальним епітелієм, формуються глибокі відділи порожнини рота і глотки. З передньої кишки формуються стрвохід, шлунок і початкова ділянка дванадцтипалої кишки. Із середньої кишки – тонка, сліпа, висхідна і поперечна ободова кишки, печінка і підшлункова залоза. Із задньої кики – низхідна і сигмоподібна ободова та прма кишки.

СКЕЛЕТ (лат. *sceleton*) – опорна кісткова структура, джерелом розвитку в людини є пхідне соміту – склеротом, який складається з великої кількості клітин мезенхіми. Напркінці 1-го місяця розвитку ембріона ці клітни розмножуються, витягуються в різні боки, зростаються між собою і утворюють перетичасту сполучнотканинну основу, з якої почнає формуватися осьовий скелет. Наприкінці 2-го і на початку 3-го місяців розвитку сплучна тканина перетворюється на хрящ, який починає заміщуватися кістковою тканиною. У зародка людини процес скостеніння може розвиватися за повним циклом (перта ехондрально) або ж за скороченим, минаючи хрящову стадію (ендесмальний тип скостеніня).

СКЕЛЕТ КІНЦІВОК (лат. *sceleton membri*) – зачаток відбувається в різний час для верхніх і нижніх кінцівок. У середині 4-го тижня утробного розвитку ембріона спочатку виникає зачаток верхніх кінцівок, а через два дні – зачаток нижніх кінцівок. Верхні кінцівки спочатку виникають на рівні шийних сементів C_5-C_8, а нижні – на рівні поперекових L_3-L_5. Упродовж 6-го тижня термінальна частина бруньки, з якої утворюється кисть або стопа, починає збільшуватися і ущільнюватся, на вільному краї невеликого розширення виникають перші ознаки утворення пальців. На 8-му тижні

великий палець руки постпово відокремлюється від решти пальців. Великий палець стопи розвивається також під кутом до решти частин ноги. На початку 6-го тижня зачатки кінцівок і відповідних пясів представлені лише нечітко окресленими скупченнями мезенхіми. До кінця 6-го тижня ці передхрящові скупчення вже сформовані настільки, що стає можливим розрізнити дякі великі кістки. Протягом 7-го тижня формються зачатки багатьох дрібніших кісток рук і ніг, а до восьмого тижня хрящові зачатки вже представляють більшу частину вільних кінцвок і відповідних поясів. Протягом восьмого тижня з'являються первинні центри скостніння в довгих кістках рук і ніг. Найшвидше звапнуються ключиця, так що до 8-го тижня вона вже добре скостеніла. Жодна з інших частин плечового чи тазового пояса не вияляє ознак скостеніння до початку 9-го тижня. На цей час з'являються центри скостеніння в лопатці і в клубовій кістці.

СКЛЕРА І РОГІВКА (лат. *sclerae et cornea*) – фіброзна оболонка очного яблка, яка утворюється з мезенхіми, що оточує ззовні очний келих. Тут формується щільна сполучна тканина, яка виконує функцію опри. Передня частина склери перетворюється в рогівку, основу якої становить прозорий волокнистий шар мезенхімного походження, а зовнішній шар рогівки формується за рахнок епітелію ектодерми.

СКЛЕРОТОМ (гр. *scleros* – твердий, жосткий + *tome* – розріз, відрізок) – нижня внутрішня частина первинного сегмента (сміту) у зародків хордових тварин і людини. Являє собою скелетогенну мезодерму, яка в процесі розвитку зародка виділяється із сміту, оточує хорду і центральну нервову ситему, утворюючи осьовий скелет.

СКОСТЕНІННЯ ЕНДЕСМАЛЬНЕ (лат. *ossificatio endesmales; en* – всередині, *desmo* – зв'язка) – характерне для певинних покривних кісток. На певній ділянці ембріональної сполучної тканини, що має контури майбутньої кістки, завдяки діяльноті остебластів з'являються острівці кісткової речовини (точки скостеніння). З первинного центру процес скостеніння розповсюджується на всі боки променеподібно шляхом нкладення (апозиції) кісткової речовини по приферії. Поверхневі шари сполучної тканини, з якої формується покривна кістка, залишються у вигляді окістя, з боку якого відбувється збільшення кістки в товщину. Процес здійснюється в чотири етапи: 1) утворення скелетогенного острівця: у місцях розвитку майбутньої кістки відбувається осередкове (вогнищеве) розмноження мезенхімних клтин; 2) диференціювання клітинних острівців: формується оксифільна речовина з колагновим волокном – органічна матриця мабутньої кісткової тканини; 3) кальцифікація (імпрегнація солями кальцію); 4) формування пластинчастої кістки.

СКОСТЕНІННЯ ЕНХОНДРАЛЬНЕ (лат. *ossificatio enchondrales;* гр. *endo* – всердині, *chondros* – хрящ) – процес скостеніння характерний для губчастих кісток. Здійснється всередині хрящових зачатків за участю охрястя, яке віддає відростки, що містять сдини, всередину хряща. Проникаючи вглиб хряща разом із судинами, кісткоутворююча тканина руйнує хрящ, що піддався звапнінню, і утворює в центрі хрящової моделі кістки осрівець кісткової тканини (точка скостеніння). Розповсюдження процесу енхондрального скостеніння з центру до периферії призвдить до формування губчастої кісткової рчовини. Відбувається не пряме перетворення хряща в кістку, а його руйнування і заміщення новою кістковою тканиною.

СКОСТЕНІННЯ ПЕРИХОНДРАЛЬНЕ (лат. *ossificatio perichondrales; peri* – навколо, *chondros* – хрящ) – відбувається у вторинних кістках, що проходять сполунотканинну, хрящову і кісткову стадії. До них відносяться кістки основи черепа, тулуба і кінцівок. У ході ембріогенезу з мезенхіми формується хрящова модель майбутньої кістки, яка утворюється гіаліновим хрящем, що покритий охрястям. Відразу ж починється С. п.– у ділянці діафіза, між охрястям і хрящем, з мезенхіми формується периходральна грубоволокниста кісткова манжетка. Процес відбувається на зовнішній поверхні хрящових зачатків кістки за участю охрястя (*perichondrium*). З переходом хрящової мделі кістки в кісткову, охрястя стає окістям (*periosteum*) і подальше відкладення кісткової тканини йде за рахунок окістя – періосталне скостеніння.

СКОСТЕНІННЯ ТОЧКИ ВТОРИННІ (лат. *ossificatio punctum secundum*) – з'являється незадовго до народження або в перші роки після народження. З них шляхом енхондрального остеогенезу утворюються кінці кісток, що беруть участь у зчленуваннях, тобто епіфізи трубчастих кісток. У центрі хрщового епіфіза формується ядро скостеніння, яке розростається і стає кістковим епіфізом, що побудований із губчастої речовини. Від первинної хрящової тканини залишається тільки тонкий шар на поверхні епіфіза, фомуючи суглобовий хрящ. Кістки і частини кіток, що складаються переважно з губчастої кісткової речовини (хребці, груднина, кістки зап'ястка і передплесна, епіфізи трубчастих кісток та ін.) костеніють енхондрально, а кіски і частини кісток, побудовані одночасно з губчастої і компактної речовини (основа чрепа, діафізи трубчастих кісток та ін.), розвваються шляхом енді перихондрального скостеніння.

СКОСТЕНІННЯ ТОЧКИ ДОДАТКОВІ (лат. *ossificatio punctum accessorius*) – з'являються в дітей, підлітків та інколи дорослих; розташовуються в апофізах (відростках, виступах, гребенях та ін.) Скостеніння закічується в 16–21 рік із закінченням ростових та синостозуючих процесів.

СКОСТЕНІННЯ ТОЧКИ ПЕРВИННІ (лат. *ossificatio punctum primum*) – виникають на 2-му місяці онтогенезу. З них розвиваються основні частини кісток, що несуть на собі найбільше навантаження, тото тіла, або діафізи, (*diaphysis*) та метафізи (*metaphysis* – позаду, після) трубчастих кіток. Вони костеніють шляхом пері енходрального остеогенезу.

СМУЖКА ПЕРВИННА – ділянка зродкового диска птахів або зародкового щитка ссавців; потовщена ділянка централної зони ектодерми зародкового щитка в кудальній ділянці, з якого мігрують клітини, що утворюють мезодерму. Є джерелом пзазародкової мезодерми, ембріональних ентодерми і мезодерми. Зародок, з якого вібувається утворення найважливіших ембрінальних зачатків – спинної струни (хорди) і нервової пластинки. З'являється на початку другої фази гаструляції після утворення звнішнього і внутрішнього зародкових лисків. Формується в період гаструляції. На предньому кінці С. п. утворюється скупчення клітин – гензеновський вузлик. Через нього та передній відділ первинної смужки всредину зародка спочатку мігрують клітини презумптивної ентодерми, які занурюються у внутрішній шар бластодиска (гіпобласт), вітісняючи його клітини до периферії прозорої зони; потім у ділянці гензеновського вузлика концентруються клітини майбутньої хорди, які мігрують всередину зародка, рухаються вперед у вигляді щільного тяжа – головного, або хордального, відростка. Клітини презумтивної мезодерми оточують цей тяж і згодом

диференціюються на соміти і бічні пластинки. Через задній відділ С. п. мігрують клітини пзазародкової мезодерми. Внаслідок масової міграції клітин у центрі гензеновського вулика по середній лінії С. п. утворюються пглиблення, названі відповідно первинною ямкою і первинним жолобком. Попереду від гензеновского вузлика розташовується матріал хордальної пластинки, його оточує ектдерма майбутньої нервової пластинки. Решта ектодерми з ділянки зародкового щитка ровивається в шкірний покрив. Рух матеріалу не обмежується утворенням С. п. і гензеноского вузлика. Клітини смужки починають мгрувати всередину зародка, в результаті чого в середині С. п. з'являється поздовжнє поглблення – первинна борозенка. Після завешення міграції клітин презумптивної енті мезодерми С. п. редукується. Гензеновський вузлик та передній відділ П. с. при міграції в іншу ділянку епібласта індукують у ній утврення нейральних структур.

СОМІТИ (гр. *soma* – тіло) – первинні сегменти, парні метамерні утворення в зродків всіх хордових тварин і людини. Мзодерма розростається досить інтенсивно, формуючи кожен день по 2–3 пари С. До 35-го дня утворюється максимальна їх кількість – 43–44 пари. Вони диференціюються на три ділянки: дорсолатеральний – дерматом (мзенхімний зачаток сполучної тканини влане шкіри); медіовентральний – склеротом (створюючи скелетогенну мезенхіму, що дає початок хрящовим і кістковим тканинам осьвого скелета) і розташований між ними мітом (зачаток скелетної поперечносмугастої мускулатури). С. розташовані по поздовжній осі тіла і прилягають із боків до нервової трубки і хорди. Джерелом утворення осьвого скелета є склеротом, який являє собою ділянку соміту, що складається з мезенхімних клітин, які

концентруються навколо хорди і нервової трубки. У безхребетних тварин сементує вся мезодерма, а в хордових та людни тільки спинний (дорсальний) відділ її, а ршта мезодерми утворює бічні пластинки, або спланхнотоми.

СОСОЧКИ ЯЗИКОВІ (лат. *papillae linguales*; син.: язикові бруньки) – вирости слизової оболонки язика; розділяють на татильні (ниткоподібні, конусоподібні) та смкові (грибоподібні, листоподібні, жолобчасті). Починають формуватися на 8–9-му тижні емріогенезу. Розвиток смакових сосочків прходить паралельно з проростанням в епітлій язика нервових волокон. Диференціація клітинних елементів починається одночасно з появою скупчень безмієлінових нервових волокон безпосередньо під ділянкою розтшування майбутнього смакового сосочка.

СПАДКОВІСТЬ (лат. *haereditas*) – одна з основних властивостей живих організмів, здатність передавати з покоління в покоління спадкові ознаки, збереження й відтворення у нащадків основних ознак зовнішньої та внтрішньої будови, фізико-хімічних особливотей і життєвих функцій батьків. Забезпечується відтворенням матеріальних одиниць спадковості – генів.

СПЕРМАТИДИ (лат. *spermatidae*) – клітини, які утворюються в результаті періоду дозрівання сперматогенезу, мають гаплоїдний набір хромосом. Є два види сперматид: перший – несе у собі Х–хромосому і з нього може утворитися зародок жіночої статі; і другий несе в собі Yхромосому і з нього може розвинутися зародок чоловічої статі при злитті з яйцеклітиною.

СПЕРМАТОГЕНЕЗ (лат. *spermatogenesis*) – процес розвитку чоловічих статевих клітин, що відбувається у чоловічих статевих залозах – яєчках. Включає 4 періоди: розмноження, зростання, дозрівання та формування.

Сім'яник складається з безлічі канальців. На поперечному перерізі крізь канадець можна спостерігати кілька шарів клітин. Це послідовні стадії розвитку сперматозоонів. Зовнішній шар (зона розмноження) утворений сперматогоніями — клітинами кулястої форми, з відносно великим ядром і значною кількістю цитоплазми. У період ембріонального розвитку і після народження до статевого дозрівання сперматогоії діляться шляхом мітозу, внаслідок чого збільшується кількість клітин і розміри сім'яника. Після настання статевої зрілості частина сперматогоній також продовжує ділитися мітотично й утворює клітини, частина з яких переміщується у наступну зону – зону росту, яка розташована ближче до просвіту канальця. Тут відбувається значне збільшення розмірів клітин внаслідок підвищення кількості цитоплазми. На цій стадії їх називають первинними сперматоцитами. Третя зона розвитку чоловічих гамет називається зоною дозрівання. У цей період відбуваються два поділи, які швидко проходять один за одним, у результаті зазнає перебудови хромосомний апарат З кожного первинного сперматоцита (мейоз) спочатку утворюються два вторинних сперматоцити, а потім чотири сперматиди, які мають овальну форму і значно менші розміри. Сперматиди перемішуються ближче до просвіту канальця, де з них формуються сперматозоони.

СПЕРМАТОГОНІЇ (лат. *spermatogonial)* – чоловічі статеві клітини у стадії розмноження (І–стадія сперматогенезу), які утворюються у статевих залозах, діляться мітозом та мають подвійний набір хромосом (2п).

СПЕРМАТОЗОЇДИ (лат. *spermatozoa*; гр. *sperma* – сім’я + гр. *gone* – покоління) – чоловіча статева клітина, чоловіча гамета, яка служить для запліднення жіночої гамети, яцеклітини. Є спеціалізованою клітиною. Має голівку,

проміжну частину та хвіст (джгутик). Ядро велике, кількість цитоплазми невелика. С., зливаючись з яйцеклітиною, запліднює її. Розрізняють С., які несуть статеву Y-хромосому (андрспермії), які дають початок організмові чоловічої статі, та носіїв Х-хромосоми (гінекоспермії), які при злитті з яйцеклітиною започатковують жіночий організм.

СПЕРМАТОЗОЇДИ (лат. *spermatozoon*) – зрілі чоловічі статеві клітини, в ядрі яких містяться 23 хромосоми, одна з них є статевою (Х або Y), решта – аутосоми. Утворюються в результаті сперматогенезу, мають гаплоїдний набір хромосом та здатність до запліднення.

СПЕРМАТОЦИТИ (I та II порядку) (лат. *spermatocytos*) – чоловічі статеві клітини, які утворюються в результаті мейотичного поділу.

СПЛАНХНОЛОГІЯ (лат. *splanchnologia*; гр. *splanchna* – нутрощі + *logos* – наука) – вчення про нутрощі – органи, які перевано розташовані в порожнинах тіла: черепа, шиї, грудній, черевній і тазовій. Об'єднання в системи відбувається за функціональнми, топографо-анатомічними і генетичними ознаками. Вивчає наступні системи органів: травну систему (лат. *systema digestorium*); дхальну систему (лат. *systema respiratorium*); сечовидільну систему (лат. *systema urinarium*); статеву систему (лат. *systema ganitalium*).

СПЛАНХНОТОМ (лат. *splanchnotomus*; спланхн– внутрішній + гр. *tomos* – вірізок, пластинка; син. бічна пластинка) – несегментована вентролатеральна частина мезодерми. Середній зародковий листок (мезодерма), який спочатку представлений метрівномірно розташованими праворуч і ліворуч від хорди спинними сегментами, або сомітами. Вони, за допомогою сегментних нжок (нефротомів), пов'язані з вентральними

несементованими відділами мезодерми, що одержали назву спланхнотомів, або бічних пластинок. С. утворюють вторинну порожнну тіла – целом (гр. *coeloma* – порожнина), внаслідок чого кожен С. (правий і лівий) пірозділяється на два листки: пристінковий, або парієтальний, який прилягає до ектодерми (з боку черевної порожнини) та внутрішній, або вісцеральний листок (лат. *viscera* – нутрщі), який бере участь у формуванні серозної оболонки органів. Вісцеральний і парієталний листки С. дають початок целомічному епітелію (мезотелію), а порожнина між цими листками утворює вторинну порожнину тіла (целом), представлену у сформованому оргнізмі очеревинною, плевральною і перикардіальною порожнинами. Крім того, з листків спланхнотомів (вісцерального) виселяються в проміжки між зародковими листками клітни, що дають початок мезенхімі.

СПЛЕТЕННЯ ВЕНОЗНЕ ЗАДНЄ (лат. *plexus venosus posterior*) – ембріональне сплетення головного мозку, з якого фомуються потилична та інші пазухи основи черепа, а також базальні мозкові вени, утврюючи венозні ланцюжки первинних судин і петель.

СПЛЕТЕННЯ НЕРВОВЕ ВЕГЕТАТИВНЕ (лат. *plexus neuraticus vegetaticus*, *aunotomicus*) – сукупність нервових вгетативних вузлів та волокон; розрізняють первинні (судинні) сплетення – утворені симпатичними вузлами II порядку (сплетення атріальне), та вторинні (органні) сплетеня – утворені парасимпатичними вузлами III порядку (сплетення кишечнику, шлунка та ін.).

СПЛЕТЕННЯ (лат. *plexus*) – сукупність сполучених між собою кровоносних чи лімфтичних судин, нервових волокон і клітин; осбливо значного розвитку С. набувають у стінці травної трубки.

СПЛЕТЕННЯ АУЕРБАХА (лат. *plexus neuralis myentericus*; син.: внутрішньом'язове нервове сплетення, м'язово-кишкове нрвове сплетення, сплетення Драша) – скупність нервових волокон та гангліїв, що лежать між циркулярним і поздовжнім шрами м'язової оболонки травної трубки. Між собою вузли С. А. з'єднуються короткими нрвовими тяжами, що йдуть у поздовжньому і колового напрямках й утворюють безперервну мережу навколо органа. Нервові клтини С. А. іннервують обидва шари м'язової тканини: поздовжній і коловий і забезпечють регуляцію діяльності гладеньком'язової оболонки органів шлунково-кишкового тракту: перистальтику, ритмічну сегментцію, антиперистальтику та ін.

СПЛЕТЕННЯ ВЕНОЗНЕ (лат. *plexus venosus*) – сукупність анастомозуючих вен різного калібру. З ростом оболонок головнго мозку С.в., що впадають у першу головну вену, диференціюються в судини, що відвдять кров від твердої мозкової оболонки. С. в. сполучає обидві печеристі пазухи і обидві нижні кам'янисті пазухи, а внизу з'єднується з внутрішнім хребетним С. в., *plexus venosus vertebralis internus*.

СПЛЕТЕННЯ ВЕНОЗНЕ ПЕРЕДНЄ (лат. *plexus venosus anterior*) – ембріональне сплетення головного мозку, яке перетворється в менінгеальні вени, поверхневі вени мозку, зачатки верхньої, нижньої стрілових та прямої пазух, власні вени відростків тведої мозкової оболони.

СПЛЕТЕННЯ ВЕНОЗНЕ СЕРЕДНЄ (лат. *plexus venosus media*) – ембріональне сплетення головного мозку, що перетворється в кінцеві відділи глибоких мозкових вен, приток задніх третин поперечних, сигмподібних пазух. Розвиток стоку пазух трактється як злиття переднього та середнього С.в. первинної вени голови.

СПЛЕТЕННЯ МЕЙСНЕРА (лат. *plexus neuralis submucosus*; син.: підслизове нервве сплетення, сплетення Ремака) – мережа парасимпатичних нервових вузлів, що роташовується в підслизовому шарі порожнитого шлунково-кишкового тракту; частина ентеральної нервової системи. Складається з двох шарів: поверхневого і глибокого. Пверхневий шар є продовженням ауербахвого сплетення, розташовується поруч із циркулярним м'язовим шаром і складається з нервових пучків, що утворюють петлі, розташовані вздовж поперечної осі кишки. Розміри гангліїв С. М. значно менші гангліїв ауербахового сплетення. Його поверхневий шар регулює, в основному, моторику органів шлунково-кишкового тракту, а глибокий – секрецію.

СПЛЕТЕННЯ НЕРВОВЕ СОМАТИЧНЕ (лат. *plexus neuralis somaticus*) – сукупність передніх гілок спинномозкових нервів. Розрізняють шийне (*plexus cervicalis*), плечове (*plexus brachialis*), поперекове (*plexus lumbalis*), крижово-куприкове (*plexus sacrococcygeus*) сплетення, які забезпечують іннервацію верніх та нижніх кінцівок.

СПЛЕТЕННЯ НЕРВОВЕ ЧЕРЕВНЕ (лат. *plexus neuralis abdominalis*; син.: «соняне» сплетення, *plexus solaris*) – формується із вторинних симпатичних нервових вузлів (черевного, верхніх та нижніх брижового, бляаортальних) та прегангліонарних нервових волокон. Розташовується вздовж черевної аорти. Післявузлові волокна формують мерживо нервових сплетеннь внутрішніх органів.

СПЛЕТЕННЯ НЕРВОВІ (лат. *plexis neuralis*) – сукупність нервових волокон, що проходять у складі соматичних і вегетативних нервів, іннервують шкіру, мускулатуру, внтрішні органи. Нервові сплетення поділяють на анімальні, або соматичні (шийне, плечове, поперекове, крижово-

куприкове) й вегеттивні (первинні – судинні та вторинні – оганні).

СПЛЕТЕННЯ ШЛУНОЧКІВ МОЗКУ СУДИННЕ (лат. *plexus choroideus*, *plexus chorioideus*; син.: хороїдне сплетення, ворсичасте сплетення, судинно-епітеліальне сплтення) – утворення у шлуночках головного мозку хребетних для вироблення церебропінальної рідини, є похідним м'якої мозкової оболони, містить велику кількість кровносних судин і чутливих нервових закінчень. Присутнє у всіх частинах шлуночкової систми мозку, за винятком водопроводу серенього мозку, а також потиличного і лобового рогів бічних шлуночків. Має характерний чаточковий вигляд і складається із судинного внутрішнього шару, покритого безперервним шаром епітеліальних клітин, що походять від шлуночкової епендими. Його формування відбувається в ембріогенезі головного мозку, стінка мозкового міхура у відповідному місці не утворює нервової речовини і залишається у вигляді одношарової епітеліальної вистілки (епендими). У цілому формоутворення внозної системи головного мозку зумовлене різним ступенем розвитку процесів редукції та новоутворення первинних мозкових сплтень.

СТАТЕВЕ РОЗМНОЖЕННЯ (лат. *reproductio sexualis*) – розмноження, при якому дочірній організм виникає від злиття статевих клітин (жіночої та чоловічої), тобто після запліднення.

СТЕРОБЛАСТУЛА (гр. *sterros* – щілний) – бластула, що складається з великих клітин бластодерми, які заходять глибоко в порожнину бластули. Бластоцель не виржений. Такий тип бластули властивий деяким губкам, черв'якам, членистоногим та іншим. Зазвичай утворюється в результаті спірального дроблення.

СТІК ПАЗУХ (лат. *confluens sinuum*) – міце з'єднання пазух твердої мозкової оболони склепіння черепа, головний регулятор та роподільник венозної крові, що відтікає з прожнини черепа, має найбільш складну будву, форму та положення. Розміщений у ділянці внутрішнього потиличного виступу. У формванні С. п. безпосередньо беруть участь верня стрілова, пряма, поперечні, сигмоподібні та потилична пазухи. У нього впадають пртоки поверхневих вен мозку, мозочка, намету мозочка, вени потиличних відділів великого мозку та вени-випускники. Колектор приймає кров від пазух: верхньої стрілової, прямої, поперечної та потиличної. Із нього виходять парні поперечні пазухи. Стік пазух виконує важливі функції регулювання, транспорту та розподілення у кровопостачанні, розміщється між листками твердої мозкової оболони, в основі серпа великого мозку і простягується до рівня внутрішнього горба потиличної кіски. Трабекули та перетинки розташовуються переважно в центральних відділах С. п. Подинокі пахіонові грануляції локалізуються переважно на межі С. п. з прямою пазухою, де вони виходять з нижньої стінки.

СТІНКА КЛІТИННА (лат. *cellulae murus*) – досить жорсткий шар із полісахридів, що оточує клітину. Стінка розташовється за межами цитоплазматичної мембрани (у деяких випадках, як клітинна мембрана), забезпечує додаткову підтримку і захист. Вявлені у бактерій, архей, грибів і рослин. Тварини і більшість найпростіших не мають С. к. за межами клітинної мембрани (клітина, яка оточена клітинною мембраною, називається протопластом). На відміну від мембран, С. к. не в змозі контролювати транспорт молекул до клітини із зовнішнього середовища.

СТОВБУР АРТЕРІАЛЬНИЙ (лат. *truncus arteriosus*) – формується на 3-му тижні розвитку. Виходячи із серця, він дає початок двом коротким вентральним аотам – правій та лівій. Вони відходять від атеріального мішка в краніальному напрямку, досягаючи рівня глотки. Потім ці аорти згинються латерально і дорсально навколо стінок глотки, утворюючи первинні аортальні дуги або зяброві артерії, і, нарешті, повертають у каудальний бік, розташовуючись із боків хорди у вигляді дорсальних аорт. Дорсальні аорти поступово зближуються одна з одною і в середньому відділі зародка зливаються в одну непарну низхідну аорту. У міру розвтку на головному кінці зародка вісцеральних дуг, у кожній з них утворюється дуга аорти (зброва артерія). Наприкінці 8-го тижня в артріальному стовбурі, що виходить із спільного шлуночка, утворюється сполуночнотканинна спіральна складка, яка називається аортолгеневою перегородкою. Поступово розростючись, ця складка ділить артеріальний стобур на аорту і легеневий стовбур. На межі між конусом шлуночка і артеріальним стовбуром під ендокардом формуються чотири ендкардіальні валики, які після поділу стовбура диференціюються в півмісяцеві заслінки клпанів аорти та легеневого стовбура (по три в кожній судині). Аортолегенева перегородка артеріального стовбура розростається вниз, з'єднується з основною (м'язовою) частиною міжшлуночкової перегородки і формує її претинчасту частину.

СТОВБУР ЧЕРЕВНИЙ (лат. *truncus coeliacus*) – непарна гілка черевної аорти, яка формується наприкінці 5-го тижня; ветрально від зачатка склеротомів визначається дорсальна аорта, що йде паралельно їм і має тонку ендотеліальну стінку і широкий просвіт, утворений незначною кількістю гмоцитобластів. У зародків 6-го тижня спстерігаються

зачатки усіх трьох непарних вісцеральних гілок майбутньої черевної аорти. Остаточне розмежування целома на грудну та черевну порожнини відбувається напркінці 7-го та 8-го тижнів ембріогенезу. С. ч. на даному етапі розвитку відходить від преднього півкола аорти на рівні X – II груних хребців, прямуючи вентрально, попереду дванадцятипалої кишки і поділяється на три гілки – майбутні ліву шлункову, спільну пчінкову та селезінкову артерії. З вентральних сегментарних артерій формуються жовчні атерії, які дають початок С. ч., верхній і нижній брижовим артеріям. З нижніх вентральних сегментарних артерій утворюється пуповина артерія.

СТОВБУРИ СЕРЦЯ ВЕНОЗНІ (лат. *trunci venosus cordis*) – три венозних стобури: парні загальні кардинальні вени і нпарна первинна нижня порожниста вена, які упродовж 4–5-го тижнів розвитку впадають у серце. Подальші зміни в розташуванні внозних стовбурів пов'язані зі зсувом серця з шийної ділянки вниз і поділом його венозної частини на праве і ліве передсердя; після пділу серця обидві загальні кардинальні вени впадають у праве передсердя. Між правою і лівою передніми кардинальними венами з'являється анастомоз, по якому кров від глови відтікає в праву загальну кардинальну вену. Внаслідок цього ліва загальна карднальна вена перестає функціонувати, її стінки спадаються і вона облітерується, за винятком невеликої частини, яка стає вінцевим синусом серця, *sinus coronarius cordis*. Анастомоз між передніми кардинальними венами постпово збільшується, перетворюючись у *vena brachiocephalica sinistra*, а ліва передня карднальна вена нижче відходження анастомозу облітерується. З правої передньої кардиналної вени утворюються дві судини: частина вени вище впадіння анастомозу перетворється в

vena brachiocephalica dextra, а частина з правої загальної кардинальної вени пертворюється у верхню порожнисту вену. При недорозвиненні описаного анастомозу молива аномалія розвитку у вигляді двох верхніх порожнистих вен.

СТОВП ХРЕБЕТНИЙ (лат. *columna vertebralis*) – походить від клітин, які мігрують від сомітів у напрямку до хорди і до невової трубки. Оскільки маса склеротомних клітин збирається сегментарно на середиій лінії, оточуючи нервову трубку і хорду, склеродермальні клітини починають відкремлюватися і утворюють краніальну і кадальну частини. Краніальна частина кожного склеротома з'єднується знову з каудальною частиною верхнього склеротома в процесі повторної сегментації, відомої як метамене переміщення. Після метамерного перміщення спинні нерви залишають нервову трубку, йдуть у напрямку до центру склертома і проходять між хрящовими хребетнми тілами, щоб іннервувати сегментальні мотоми. Клітини від кожної пари склеротомів з'єднуються по середній лінії, навколо хрбетної струни. Кожен склеротом має кранальний і каудальний компоненти; в останьому клітини щільно упаковані, з нього частково розвивається міжхребетний диск. Залишок від цього стислого компонента пєднується з менш щільною краніальною пловиною каудального суміжного склеротома і формує тіло хребця. На дорсолатеральній поверхні склеротома менш стислі компонети дають початок поперечним відросткам, а з більш стислого компонента розвиваются міжхребцеві зв'язки. У кожному зачатку хребців виникають два центри хондрифікції, які з'єднуються по серединній лінії, утврюючи хрящове тіло хребця.

СТРАВОХІД (лат. *oesophagus*) – частна передньої кишки нижче глотки, закладється на 4-му тижні ембріогенезу.

Епітелій утворюється з прехордальної пластинки, розташованої в ентодермі передньої кишки, інші частини – з навколишньої мезенхіми. Після прориву ротоглоткової мембрани на С. нашаровуються м'язи мезодермального пходження, утворюючи смугасту мускулатуру (верхня третина). Епітелій С. у процесі емріогенезу трансформується: спочатку одношаровий, двошаровий (4-й тиждень), на 3-му місяці – багаторядний війчастий, а з 6-го мсяці – багатошаровий плоский.

СТРАВОХІДНО-ШЛУНКОВИЙ ПЕРЕХІД (лат. *oesophagus-gastrous coniunctio*). У зародків 6,0-7,0 мм ТКД стінка стравохідно-шлункового переходу складається із двох шарів: внутрішнього товщиною 10-12 мкм, представле-ного трирядним циліндричним епітелієм, зовнішнім – товщиною 75-80 мкм, який складається із мезенхіми, вкритий одним шаром кубічних клітин. Починаючи з зародків 8,5-9,0 мм ТКД, епітелій шлунка на всьому протязі стає чотирирядним і чітко відмежований від мезенхімального шару базальною мембраною. Краніальна межа зачатка шлунка відповідає II грудному сегменту, а каудальна – V грудному сегменту. Наприкінці передплодового періоду в ділянці стравохідно-шлункового переходу з'являються складки, які мають поперечне спрямування, які відходять від основних поздовжніх складок. У ділянці малої кривини шлунка в підепітеліальному шарі мезенхіми, ближче до зачатка м'язової оболонки, виділяється густий ланцюжок острівців внутрішньоорганного кровотворення, частина яких відмежована одним рядом ендотеліальних клітин, від оточуючої мезенхіми. В стінці шару ділянки малої кривини визначаються більш крупні судини, стінки яких складаються з ендотелію. Формування стравохідно-шлункового сфінктера починається на 5-му місяці внутрішньоутробного

розвитку. У цей період різко збільшується не тільки товщина м'язової оболонки, але й товщина, кількість складок слизової оболонки. Наприкінці 5-го місяця внаслідок добре розвиненої слизової оболонки формується кардіальна складка слизової оболонки в ділянці кардіальної частини шлунку.

СТРОМА (лат. *stroma*; гр. *stroma* – пістилка) – сполучнотканинна опорна струтура органа або пухлини. У ній проходять кровоносні та лімфатичні судини, нервові елементи. Між елементами С. міститься пренхіма органів.

СТРОМА РЕТИКУЛЯРНА (лат. *stroma reticulare*) – строма, утворена ретикулярною тканиною (наприклад, строма кісткового моку, селезінки, лімфатичних вузлів, мигдалин).

СТРУКТУРИ ТРАХЕОГОРТАННІ (лат. *structurae tracheo-llaryngeae*) –кільцподібне потовщення мезенхіми, яке утворється на 4–5-му тижні ембріонального ровитку навколо гортано-трахеального зачатка. На 8–9-му тижні утробного розвитку цей зчаток диференціюється в хрящі і м'язи трахеї. Раніше інших формується перснеподібний хрящ, потім черпакуваті, клиноподібні хрящі і пізніше інших – щитоподібний хрящ. Надготанник утворюється в товщі складки слизової оболонки, розташованої попереду від входу в гортань. Після утворення скелета гортані відбувається формування її стінок, голосових складок, складок присінка, шлуночків гортні. Із загального м'язового сфінктера навколо глоткової кишки, ззовні від хрящів, розвивються м'язи гортані.

СТРУНА СПИННА (лат. *chorda spinais*) – осьовий стрижень, який простягається від головного до каудального кінця тіла; фомується на ранніх стадіях розвитку, закладється після утворення зародкових листків у мезодермі, на межі з ектодермою. Мезодема, що

знаходиться навколо хорди, розротається і починає сегментуватися, утворюючи соміти. Перша пара сомітів у ембріона людни з'являється на 10-й день.

СУБСТАНЦІЯ ХРОМАТОФІЛЬНА (лат. *substantia chromatophylia*; син.: тигроїд, субстанція Ніcля, базофільна речовина) – одна зі спеціальних органел нейронів. Під світловим мікроскопом має вигляд різних за розмірами і формою грудочок і зерен, які забарвлюються базофільно, локалізовані в перикаріоні та дендритах нейронів і нікли не виявляються в аксонах та початкових сегментах останніх. Вперше описав Ф. Нісль у 1889 р. Під електронним мікроскопом ця структура виявляється гранулярною ендплазматичною сіткою з паралельним роташуванням її сплющених цистерн, де інтенсивно синтезується білок. С. х. є показником функціонального стану нейрона. Вона може зникати при виснаженні нервової клітини (так званий хроматоліз, або тигроліз), а потім віновлюватися.

СУГЛОБ АТЛАНТОПОТИЛИЧНИЙ (лат. *articulatio atlantooccipitalis*) – виростковий за формою, забезпечує згинаня та розгинання, нахили вправо та вліво. У новонародженого утворений двома хрящами потиличних виростків (*condyli occipitalis*) і хрящовими поверхнями верхніх суглобових ямок атланта (*foveae articulares superiores atlantis*). Суглобові поверхні вростків у новонароджених округліші ніж у дорослих, а суглобові ямки атланта плокіші, тонка суглобова капсула прикріплється по краю суглобових хрящів. При нродженні основа черепа ригідна, оскільки міжкісткові простори заповнені хрящовою тканиною. Між кістками основи та склпінням черепа є простори для швів; одні з цих просторів прямі і вузькі, інші ширші (3–5 мм), покриті фіброзними перетинками, які згодом стають швами.

СУГЛОБ ГОМІЛКОВОСТОПНИЙ (лат. *articulatio talocruralis*) – блокоподібний суглоб, забезпечує тильне згинання та рогинання стопи. Капсула в новонародженого дуже тонка, зв'язки розвинені слабко, осбливо медіальна (дельтоподібна). Лінія попречного суглоба передплесна майже пряма (у дорослого S-подібної форми). З моменту початку стояння, ходіння і скостеніння кісток стопи відбувається остаточне формування суглобових поверхонь, зв'язкового апарату і зведень стопи.

СУГЛОБ (лат. *articulatio*) – рухоме з'єднання кісток скелета, розділених суглбовою щілиною, що має суглобову капсулу та наповнена рідиною. Перервне з'єднання дозволяє кісткам, що зчленовуються, здіснювати рухи один відносно одного за дпомогою м'язів. Класифікацію С. проводять за кількістю суглобових поверхонь (прості, складні, комплексні, комбіновані), за формою суглобових поверхонь (шароподібний, плокий, блокоподібний та ін.) і за функцією (одно-, дво-, богатоосьовий).

СУГЛОБ КОЛІННИЙ (лат. *articulatio genus*) – блокоподібно-обертовий суглоб, забезпечує згинання-розгинання гомілки та її повороти при зігнутому коліні. Медіальний і латеральний виростки стегнової кістки новнародженого майже однакового розміру, сглобова капсула натягнута, щільна, підколінні зв'язки не сформовані, а менісками є тонкі сполучнотканинні пластинки. Короткі хрестподібні зв'язки в цей період обмежують ромах рухів у суглобі. Виростки стегнової кістки приймають форму, типову для дорослої людни, тільки в період другого дитинства.

СУГЛОБ КУЛЬШОВИЙ (лат. *articulatio coxae*) – горохоподібний суглоб, забезпечує повний об'єм рухів навколо трьох осей. Верлюжна западина в новонароджених

овальної форми, глибина її значно менша, ніж у дорослого, внаслідок чого велика частина голівки стегнової кістки розташована вище за цю западину. Суглобова капсула тонка, натягнта, клубово-стегнова зв'язка розвинена дбре; коротка сіднично-стегнова зв'язка ще не сформувалася. Із ростом тазової кістки у товщину і формуванням краю вертлужної западини в періоді першого дитинства, глівка стегнової кістки глибше занурюється в порожнину суглоба, кругова зона зміщується в бік шийки стегнової кістки. У підлітковму віці кругова зона вже займає положення, типове для дорослої людини (оточує шийку стегна).

СУГЛОБ ЛІКТЬОВИЙ (лат. *articulatio cubitis*) – гвинтоподібний суглоб, забезпечує згинання-розгинання передпліччя. У новонродженого ліктьова і променева колатеральні зв'язки пов'язані з фіброзними волокнами туго натягнутої суглобової капсули. Кільцева зв'язка променевої кістки в новонароджного слабка. Остаточне формування капсли і зв'язок ліктьового суглоба відбувається на початку підліткового періоду.

СУГЛОБ ПЛЕЧОВИЙ (лат. *articulatio brachialis*) – шаровий суглоб, забезпечує повний об'єм рухів. Суглобова западина лпатки в новонародженого плоска, овальної форми, суглобова губа невисока. Суглобва капсула натягнута, зростається з корокою і добре розвиненою дзьобоподібноплечовою зв'язкою, що обмежує об'єм рухів у суглобі. У період першого дитинства суглбова западина набуває форми, типової для дорослої людини; суглобова капсула стає вільнішою, дзьобоподібно-плечова зв'язка подовжується.

СУГЛОБ ПРОМЕНЕВОЗАП'ЯСТКОВИЙ (лат. *articulatio radiocarpalis*) – еліпсоподібний суглоб, забезпечує згинаннрозгинання та приведення-відведення кисті руки. У

новонародженого фіброзна мембрана капсули суглоба тонка, між окремими пучкми її волокон є проміжки, заповнені пухкою клітковиною. Суглобовий диск безпосереньо переходить у хрящовий дистальний епфіз променевої кістки.

СУГЛОБ СКРОНЕВО-НИЖНЬОЩЕЛЕПНИЙ (лат. *articulatio temporomandibularis*) – комбінований, елісоподібний суглоб, завдяки наявності внутрішньосуглобового диска можливі рухи у всіх трьох площинах. У новонароджених має ряд особливостей. Нижньощелепна ямка (*fossa mandibularis*) неглибока, суглбовий горбок (*tuberculum articulare*), що омежує висунення нижньої щелепи вперед, ще не розвинений. Суглобова голівка (*caput mandibulare*) частково хрящова, її суглобова поверхня округліша, ніж у дорослих. Внутріньосуглобовий диск складається з колагенвих волокон різного напряму.

СУДИНИ ХОРІОНІЧНІ (лат. *vasa chorionica*) – густа сітка кровоносних судин, які з'являються в сполучнотканинній стромі ворсинок хоріона і є кінцевими розгалуженями судин пупкового канатика. Ці судини приносять і виносять кров плода з капілярних сіток плацентарних ворсинок.

СУДИНИ КРОВОНОСНІ (лат. *vasa sanguinea*) – судини замкнутих трубок, по яких в організмі циркулює кров; поділяются на артерії, артеріоли, гемокапіляри, венли, вени та артеріоло-венулярні анастомози формуються поза тілом ембріона в мезодермі стінки жовткового пухирця. Зачаток їх виявлється у вигляді скупчень клітинного матерілу позазародкової мезодерми – так званих кров'яних острівців. Клітини, які знаходяться на периферії цих острівців, ангіобласти, ативно мітотично розмножуються. Трохи пізнше, подібним чином, виникають судини і в

мзенхімі тіла ембріона. Відмінності полягають в тому, що в кров'яних острівцях поза тілом ембріона ангіта гематогенні процеси йдуть паралельно, у тілі ж ембріона мезенхіма, як правило, утворює вільні від крові ендотеліальні трубочки. Невдовзі між сформованими, таким чином, ембріональними та позаембріональними судинами встановлюються зв'язки. Тільки в цей момент поза-ембріонально утворена кров надходить у тіло ембріона. Одночасно реєструються і перші скорочення сецевої трубки (див. також *Кровообіг ембріона*).

СУДИНИ ЛІМФАТИЧНІ (лат. *vasa lymphatica*) – судинне русло лімфатичної системи. Включають лімфокапіляри, інтрта ектраорганні виносні ті приносні лімфатичні судини, а також головні лімфатичні стовбури (поперекові, підключичні, яремні, бронхосредостінні), грудну та праву лімфатичну пртоки; стінка С. л. (за винятком лімфокапілярів) має три оболонки і подібна до стінки вени, але в них більша кількість клапанів і слабко ровинена м'язова оболонка.

СУМКА ЧЕПЦЕВА (лат. *bursa omentales*) – частина черевної порожнини, яка утворюється внаслідок повороту шлунка. При цьому змінюється положення його бриж. Після повороту шлунка і переміщення його із сагітальної площини у фронтальну права частина порожнини очеревини розташовється позаду шлунка. Внаслідок росту печінки та шлунка вона відокремлюється від загалної очеревинної порожнини і формує С. ч., яка сполучається із загальною порожниною очеревини через невеликий отвір.

СФІНКТЕР АНУСА ВНУТРІШНІЙ (лат. *musculus sphincter ani internus*) – гладеньком'язовий, мимовільний стискуючий сфінктер. Виникає при формуванні уроретальної перегородки з мезенхіми.

СФІНКТЕР СИГМО-РЕКТАЛЬНИЙ (син.: сфінктер Берна-Пирогова-Мутьє) – сфінктер відокремлює сигмоподібну кишку від прямої.

СФІНКТЕР СПІЛЬНОЇ ЖОВЧНОЇ ПРОТОКИ (лат. *musculus sphincter ductus choledochus*) – формується в зародків напркінці 6-го тижня і розвивається із мезенхімних клітин стінки внутрішньокишкового відділу протоки, які набувають колового спрямуваня і відмежовані від м'язової оболонки двнадцятипалої кишки.

СФІНКТЕР (лат. *musculus sphincter*; гр. *sphingo* – стягувати, міцно стискати: син.: жом) – структура, яка реалізує управління потоком речовини (рідини або газу) через певну ділянку порожнистого органа. Керванння потоками речовини здійснюється скроченням і розслабленням м'язової основи. С. є похідним мезонефрального листка.

СФІНКТЕР БАЛЛІ (син.: дистальний сфінктер низхідної ободової кишки) – сфінтер, розташований на межі низхідної ободвої і сигмоподібної кишок.

СФІНКТЕР БУЗІ (син.: колоцекальний сфінтер Бузі) – сфінктер, розташований на межі між сліпою і висхідною ободовою кишкою.

СФІНКТЕР ГІРША – потовщення м'язової оболонки висхідної ободової кишки на межі її середньої і верхньої третин.

СФІНКТЕР ІЛЕОЦЕКАЛЬНИЙ (син.: Баугінієва заслінка) – сфінктер між клубовою і сліпою кишками.

СФІНКТЕР КЕННОНА – сфінктер, що відокремлює центральну третину поперечної ободової кишки від дистальної (кінцевої).

СФІНКТЕР КЕННОНА-БЕМ – сфінктер, що відокремлює проксимальну (почакову) третину поперечної ободової кишки від центральної.

СФІНКТЕР ОДДІ (лат. *sphincter Oddi*) – гладеньком'язовий сфінктер, розташований у спільній печінково-підшлунковій ампулі, що утворюється при впадінні спільної жовчної та підшлункової проток. Його зачаток виявлється у товщі зачатка великого сосочка дванацятипалої кишки у передплодів середини 7-го тижня розвитку і складається із зачатків сфінтерів спільної жовчної протоки і печінковпідшлункової ампули. Регулює надходження жовчі та панкреатичного соку в дванадцятиплу кишку, а також захищає протоки від рефлюсів вмісту кишки. Включає у свій склад сфінктер Вестфаля (сфінктер великого дуоденального фтерового сосочка), що забезпечує роз'єднання протоки з дванадцятипалої кишкою.

СФІНКТЕРИ АНУСА ЗОВНІШНІЙ (лат. *musculus sphincter ani externus*) – утврений поперечносмугастою мускулатурою, сфінктер довільний (тобто управляється свдомістю).

СФІНКТЕРИ АНУСА. Сфінктер є продовженням внутрішнього циркулярного м'язового шару прямої кишки. Внизу сфінктер з'єднується зі шкірою ануса. Нижня частина внутрішнього сфінктера обхоплює м'язовими волокнами зовніш–нього сфінктера ануса. Хоча сфінктера контактують між собою, між ними є чітко виражена межа. Сфінктер не управляється свідомістю людини. Його скорочення і розслаблення відбуваються мимоволі. Звичайний стан сфінктера – скорочений. Його рефлекторне розслаблення викликається роздратуванням прямої кишки каловими масами під час

акту дефекації. На стан сфінктера також не впливає перистальтика товстої кишки.

СФІНКТЕРИ ПРЯМОЇ КИШКИ. У прямій кишці розташовані три сфінктера. У проксимальному відділі прямої кишки розташований третій сфінктер прямої кишки. В ділянці анального каналу прямої кишки потовщення м'язової оболонки кишки утво–рює внутрішній (мимовільний) сфінктер заднього проходу. Безпосередньо під шкірою розташований освічений поперечносмугастих м'язовими волокнами зовнішній (довільний) сфінктер заднього проходу. Тим часом, м'яз зовнішнього сфінктера заднього проходу відноситься вже не до м'язової оболонки стінки товстої кишки, а до м'язів промежини. Ці три сфінктера є головними виконавчими апаратом в управлінні актом дефекації.

СФІНКТЕРИ СТРАВОХОДУ (лат. *musculi sphincter esophagei*) – верхній, середній та нижній (син.: кардіальний сфінктер). Верхній сфінктер розташований на межі між глоткою і стравоходом, утворений коловими м’язовими волокнами проксимальної ділянки стравоходу. Функціонально є клапаном, пропускає грудки їжі і рідини з глотки в стравохід, не допускає їх зворотного переміщення і захищає стравохід від надходження повітря під час дихання і трхею від попадання їжі. Охоплює стравохід ззду і з боків і притискає його до задньої стінки пластинки перснеподібного хряща. Середній сфінктер розташований між середньою третною і нижньою третиною стравоходу. Нижній сфінктер забезпечує, з одного боку, пропуск їжі зі стравоходу в шлунок, а з іншого – виконує змикаючу функцію відносно попадання агресиного вмісту шлунка в стравохід.

СФІНКТЕРИ ШЛУНКА (лат. *musculi sphincter gaster*) – воротар шлунка (лат. *musculus sphincter pilori*) – м’яз у

пілорусі, що контролює евакуацію шлункового вмісту в дванадцятипалу кишку; сфінктер печери (лат. *musculus sphincter ateri*) відділяє розшрену та звужену частини пілоруса.

Т

ТАКСИС (гр. *taxis* – розташування) – рухова реакція у відповідь на стимули, які діють однобічно. Характерні для сперматозоїдів. Розрізняють: гальванотаксис, реотаксис, стигмотаксис, топотаксис, хемотаксис.

ТЕКА ФОЛІКУЛА ЯЄЧНИКА (лат. theca folliculi ovarii, гр. theca – коробка, вмістище) – сполучнотканинна оболонка фолікула яєчника, яка складається із зовнішньої теки (лат. theca externa – щільна сполучна ткани на) і внутрішньої теки (лат. theca interna), яка містить багато клітинних елементів і кровоносних судин.

ТЕКАЛЮТЕОЦИТИ (лат. *thecaluteocyti*, лат. *luteocyti* – клітини жовтого тіла яєчнка) – ендокриноцити жовтого тіла яєчника, що походять із клітин внутрішньої теки фолкула.

ТЕКОЦИТИ (гр. *theca* – коробка, вмістще, *cytus* – клітина; син.: текальні ендокрноцити) – клітини внутрішньої теки фолікула яєчника. Під впливом лютеїнізуючого гормну гіпофіза продукують тестостерон, який клтинами зернистого шару фолікула трансфомується в естрогени.

ТЕОРІЯ КЛІТИННА – фундаметальне узагальнення біології, яке визначає взаємозв'язок усіх проявів життя на Землі з клітиною, характеризує клітину одночано як цілісну самостійну живу систему та як складову частину багатоклітинних організмів рослин і тварин. На сьогодні основними положеннями клітинної теорії є: 1) клітина – елементарна жива система; 2) клітини різних організмів принципово подібні за своєю бдовою; 3) специфічні

відмінності будови між клітинами виникають у результаті пристосування до різних умов існування або виконаня різних функцій; 4) нові клітини виникають лише внаслідок поділу вихідної клітини; 5) у багатоклітинному організмі функціонуваня клітин підпорядковано інтересам цілісного організму.

ТЕОРІЯ ФАГОЦИТЕЛИ – гіпотеза похдження багатоклітинних тварин, запропоновна І. І.Мечніковим у 1886 р. Згідно з нею вихідною формою багатоклітинних є гіпотетична тварна – фагоцитела (інша назва – паренхімела), яка побудована, як і личинка сучасних нижчих хребетних – паренхімула, з шару поверхневих клітин – ектодерми (кінобласт) і внутрішньої клітинної маси – паренхіми (фагоцитобласт). Кінобласт виконує функцію відмежування, зовнішнього обміну і руху; фагоцитобласт – внутрішнього обміну і внутрішньоклітинного травлення. З кінобласта і фагоцитобласта в ході еволюції виникла вся різноманітність форм тканин багатоклітинних тварин.

ТИМУС (лат. *thymus*; син.: зобна залоза, загруднинна залоза) – центральний орган імуногенезу, в якому відбувається розмнження та антигеннезалежна диференціація Т-лімфоцитів, а також виробляються регляторні пептиди (тимозин, тимулін, тиопоетин), які забезпечують проліферацію та дозрівання Т-лімфоцитів у центральних і периферійних органах імуногенезу. Розмщений за грудниною, закладається на 2-му місяці ембріогенезу у вигляді невеликих впинань стінок III і IV пар зябрових кишень. На 6-му тижні зачаток залози має чітко вражений епітеліальний характер. На 7-му тижні він втрачає зв’язок із стінкою головної кишки, в епітеліальній стромі Т. з’являються перші лімфоцити. Епітелій зачатка залози утворює вирости в мезенхіму та набуває сіткоподібної

будови. Спочатку щільний епителіальний зачаток залози розпушується звдяки заселенню її лімфоцитами. Кількість їх швидко наростає, і залоза набуває струтуру лімфоепітеліального органа. Упродовж 8–11-го тижнів у зародок Т. вростає мезенхма з кровоносними судинами і ділить ці два епітеліальні тяжі на часточки. Заселення зчатка попередниками Т-лімфоцитів із жовкового мішка і печінки та розділення на зони відбувається на 3-му місяці. Протягом 3–5- го місяців спостерігається диференціювання стромальних клітин і поява прекілерів і пресупресорів, здатних продукувати лімфкіни. У кожній часточці розрізняють кіркову і мозкову речовину. При гістогенезі Т. у моковій речовині часточок утворюються тільця Гассаля. У їх складі визначаються щільні епителіальні клітини, що концентрично нашарвуються одна на одну. Ззовні залоза покрита сполучнотканинною капсулою. Відходять від неї перегородки – септи, які поділяють Т. на часточки. Основу часточки становлять епітеліальні клітини – епітеліоретикулцити, а в сіткоподібному остові знаходяться тимічні лімфоцити (тимоцити). Джерелом розвитку Т-лімфоцитів є кісткомозкові стобурові кровотворні клітини. Далі попереднки Т-лімфоцитів (претимоцити) надходять з кров'ю в тимус і перетворюються тут у ліфобласти.

ТІЛО ЖОВТЕ (лат. *corpus luteum*) – тичасова залоза внутрішньої секреції, яка ровивається в яєчнику ссавців після овуляції і виробляє, головним чином, гормон прогетерон. Утворюється на місці фолікула (графового міхурця) під впливом лютеїнізуючого гормону гіпофіза. Являє собою багатошарову масу змінених фолікулярних клітин – лютоцитів, в яку вростають кровоносні капіляри.

ТІЛОФАЗА (гр. *telos* - кінець і фаза) – зключна стадія мітозу. У Т. закінчується рух хрмосом; мітотичний апарат

руйнується, винкають ядерця, навколо кожної з дочірніх груп хромосом, розташованих на протилежних плюсах клітини, утворюється ядерна оболонка, поряд з реконструкцією дочірніх ядер відбвається поділ тіла клітини - цитотомія, або цтокинез, і утворюються дві клітини

ТІЛЬЦЯ УЛЬТИМОБРАНХІАЛЬНІ (гр. *ultimus* – останній, крайній, *branchia* – зябра) – скупчення епітеліальних клітин глотки, які в дорослих хребетних тварин (окрім круглоротих, костистих риб і ссавців) формують окремі залози; виробляють гормон кальцитонін.

ТКАНИНА РЕПРОДУКТИВНА – складається з клітин, що служать для розмнження, а саме з яйцеклітин у особин жіночої статі і сперматозоїдів, або сперміів, в особин чоловічої статі.

ТКАНИНА ВОЛОКНИСТА ПУХКА (лат. *textus connectivus collagenosus laxus*, від лат. *textus* – тканина, *connectivus* – сплучний, *collagenosus* – багатий колагеном і *laxus* – пухкий) – не щільно організована волокниста тканина, яка трапляється майже у всіх мікроскопічних зрізах. Складається з фіброцитів, макрофагоцитів та колагенових волокон; еластичні волокна, що створюють безперервну розгалужену мережу, є поріняно малопомітними. Ретикулярні волокна трапляються часто лише там, де тканина сплучається з іншими структурами.

ТКАНИНА ВОЛОКНИСТА ЩІЛЬНА (лат. *textus connectivus collagenosus compactus*, від лат. *textus* – тканина, *connectivus* – сплучний, *collagenosus* – багатий колагеном і *compactus* – щільний) – тип сполучної тканини, що характеризується щільно розтшованими колагеновими волокнами. Оснвна аморфна речовина і клітини тут менші, ніж у пухкій волокнистій сполучній тканині. У щільній неоформленій сполучній тканині волокна переплетені між собою без

певної орієнтації (більшість фасцій, власне шкіра, капсули яєчок, печінки і лімфатичних вузлів, періост і перихондрій). В оформленій Т. в. щ. волокна лежать паралельно одна одній (сухжилля, зв'язки, апонервози), будучи розділені за допомогою сполучної тканини на первині, вторинні і третинні пучки.

ТКАНИНА ЕПІТЕЛІАЛЬНА (*лат. textus epitelium*) – шар клітин, що вистилає поверхню (епідерміс) і порожнини тіла, а також слизові оболонки внутрішніх органів, траного тракту, дихальної системи, сечостатеві шляхи, формуючи більшість залоз організму. Із Т. е. побудовані нирки, майже усі залози організму, за винятком окремих відділів злоз внутрішньої секреції. Епітелій складється з клітин, які щільно розташовані одна біля одної, міжклітинної речовини мало. Т. е. є пограничною тканиною між організмом і довкіллям та забезпечує захист організму від впливу зовнішнього середовища. Крізь неї здійснюється обмін речовин між організмом і довкіллям. Т. е. розвивається з усіх трьох зродкових листків. З ектодерми утворюється епітелій шкіри, ротової порожнини, рогівки ока, найнижчих відділів сечостатевого шляху і залоз цих відділів. Із ендодерми розвивається епітелій, що вкриває внутрішню поверхню шлунково-кишкового тракту, його залози, печінка, підшлункова залоза. Із мезодерми виникає увесь епітелій серозних оболонок порожнин тіла і епітелій сечостатевих шляхів. Існують наступні види епітелію: покривний та залозистий. Генетична класифікація епітеліїв:
1) епідермальний тип (розвивається з ектдерми);
2) ентодермальний тип (розвивається з ентодерми);
3) целонефродермальний тип (розвивається з мезодерми);
3) епендимоглальний тип (розвивається з нейроектодерми);
3) ангіодермальний тип, або ендотелій судин (розвивається

з мезенхіми). Топографічна класифікація епітелію: 1) шкірний тип (епідеміс шкіри); 2) шлунково-кишковий; 3) нирковий; 4) печінковий; 5) дихальний; 6) судинний (ендотелій судин); 7) епітелій серозних прожнин (очеревини, плеври, перикарда); 8) залозистий епітелій.

ТКАНИНА ЕПІТЕЛІАЛЬНА ПОВЕРХНЕВОГО ТИПУ – представляє собою шар (рідше тяжі) клітин – епітеліцитів. Між ними майже немає міжклітинної речовини, клітини тісно пов'язані одна з оною за допомогою різних контактів. Епітелій розташовується на базальних мембранах, що відокремлюють епітеліоцити від прилеглої сполучної тканини, не містить кровоносних судин. Епітелій має полярність. Два відділи клітин – базальний (що лежить в основі) і апікальний (верхівковий) – мають різну бдову. Живлення епітеліоцитів здійснюється дифузно через базальну мембрану. Епітелію властива висока здатність до регенерації внслідок мітотичного поділу і диференціювання стовбурових клітин.

ТКАНИНА ЖИРОВА (лат. *textus adiposus*) – це скупчення жирових клітин, що трапляється в багатьох органах. Буває двох різновидів – біла і бура. Біла Т. ж. у людини розташовується під шкірою, особливо в ниній частині черевної стінки, на сідницях і стенах, де вона утворює підшкірний жировий шар, а також у чепці, брижі і заочеревинному просторі; бура Т. ж. трапляється, головним чином, у новонароджених дітей. Кровоносні і лімфатичні капіляри, розташовуючись у пршарках пухкої волокнистої сполучної тканини між жировими клітинами, тісно охоплюють своїми петлями групи жирових клітин або часточки Т. ж.

ТКАНИНА ЖИРОВА БУРА – трапляється в новонароджених дітей, складається з жирових клітин,

густо обплетених гемокаплярами. Ці клітини беруть участь у процесах теплопродукції. Адипоцити Т. ж.б. мають у цтоплазмі велику кількість дрібних жирових включень. Порівняно з клітинами білої жирвої тканини в них значно більше мітохондрій. Бурий колір жировим кліткам надають залзовмісні пігменти – цитохроми мітохондрій. Окиснювальна здатність бурих жирових клтин приблизно у 20 разів вища від білих і маже у два рази перевищує окиснювальну зданість м'яза серця. При зниженні температури навколишнього середовища підвищується ативність окисних процесів у Т. ж.б. При цьому виділяється теплова енергія, яка зігріває кров у кровоносних капілярах.

ТКАНИНА КІСТКОВА (лат. *textus osseus*, від лат. *textus* – тканина і *os*, *ossis* – кістка) – один із видів сполучної тканини; є головним будівельним компонентом кісток. Здійснює функцію опори і механічного захиту, а також є депо кальцієвих солей в організмі. До складу Т. к. входять кісткові клітини, або остеоцити, і основна (міжклітинна) речовина. Остеоцити забезпечені тонкими відростками (розміщені в кісткових канальцях), які гілкюються і здійснюють зв'язок остеоцитів один з одним. У зрілій Т. к. міжклітинна речовина може мати грубоволокнисту або пластинчату структуру. У першому випадку основна речовина побудована з розташованих без особливого порядку колагенових волокон, спаяних аморфною речовиною в пучки. Така будова трапляєтьсяя лише в окремих діляках скелета (у місцях прикріплення сухожиль). Пластинчаста структура Т. к. зумовлена розтшуванням основної речовини у вигляді платинок.

ТКАНИНА НЕРВОВА (лат. *textus nervosus*) – тканина, яка сприймає подранення, що йдуть з внутрішнього і

навколинього середовища, трансформує їх у нервові імпульси і направляє в корегувальну ділянку, імпульси спрямовує в ефекторні органи. Т. н. розповсюджується у всі частини тіла і тісно пов'язана з більшістю тканин і органів. Голвними структурними одиницями Т. н. є нйрони і клітини глії. Нейрони складаються з тіла, або соми, і з пов'язаних з ним відростків; відростки нейронів називаються дендритами, а спеціалізовані ниткоподібні відростки – аксонами, або нейритами. Тіла аферентних нейронів розміщуються поза центральною нервовою системою, у спинальних і черепних гангліях. Всі тіла проміжних і ефекторних нйронів (виключаючи деякі нейрони автономної нервової системи) розташовуються в срій речовині центральної нервової системи. Міжнейронні взаємні контакти називаються синапсами.

ТКАНИНА НЕФРОГЕННА (лат. *textus nephrogena*) – це ділянка мезодерми кадальної частини зародка, що не поділена на сегментні ніжки. З нефрогенної тканини утворюються усі ниркові канальці нефронів, із проксимального відділу яких розвивається капсула клубочка (капсула ШумлянськогБоумена), охоплюючи судинний клубочок ниркового тільця, а дистальні їх кінці сполчаються зі збірними нирковими канальцями.

ТКАНИНА РЕТИКУЛЯРНА (лат. *textus reticularis*) – є різновидом сполучної тканини, має сіткоподібну будову і складається з віросткових ретикулярних клітин і аргірофілних волокон, утворюючи тривимірну мережу. Утворює строму кровотворних органів і мкрооточення для розвитку в них клітин крові. Серед ретикулярних клітин трапляються фгоцитувальні і малодиференційовані клітинпопередники (ретикулоцити). Ретикулярні влокна (діаметр 0,1-2 мкм) – продукт синтезу ретикулярних клітин.

Вони виявляються при імпрегнації солями срібла, тому називаються ще аргірофільними. Розрізняють власне реткулярні і преколагенові волокна. Ретикулярні волокна, порівняно з колагеновими, містять високі концентрації сірки, ліпідів і вуглеводів. Преколагенові волокна являють собою почакову форму утворення колагенових волокон в ембріогенезі і при регенерації.

ТКАНИНА ХРЯЩОВА (лат. *textus cartilagineus*, від лат. *textus* – тканина + *cartilago* – хрящ) – негнучка форма сплучної тканини, що складається з трьох елментів: клітин, волокон і основної речовини; останні два разом утворюють міжклітинну речовину, або матрикс. Хрящові клітини – хондроцити, займають маленькі порожнини, або лакуни, у матриксі. Групи хондроцитів, що є нащадками єдиної материнської клітини, називаються хондроцитарним агрегатом (ізгена група). Кровоносні і лімфатичні судини і нерви в Т. х. відсутні. За характером і кількістю волокон у матриксі Т. х. розділяється на гіалнову, еластичну і волокнисту. Хрящ, як орган, вкритий (окрім суглобових поверхонь) шаром щільної сполучної тканини – перихондрієм.

ТКАНИНА(И) (лат. *textus*) – це філогентично сформовані системи клітин і неклітиних структур, що володіють спільністю будви, у ряді випадків – спільністю походження, і спеціалізовані на виконанні певних функцій. Провідними елементами тканинної системи є клітини. Крім цього розрізняють клітинні пхідні і міжклітинну речовину. До похідних клтин відносять симпласти (наприклад, м’язові волокна, зовнішня частина трофобласта), синцитій, а також позаклітинні структури (еритроцити, тромбоцити, рогові лусочки епдермісу і т.д.).

ТКАНИНИ ВНУТРІШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА – сполучні тканини, включаючи скелетні, кров і лімфу, розвиваються з так званої ембріональної сполучної тканни – мезенхіми. Характеризуються наявнітю великої кількості міжклітинної речовини і містять різні клітини. Вони спеціалізуються на виконанні трофічної, пластичної, опорної і захисної функцій.

ТКАНИНИ ПОЗАЗАРОДКОВИХ ОРГАНІВ – відносять ряд епітеліальних або епітеліоморфних (наприклад, амніотиний, жовтковий епітелій, трофобластичне вистилання) і сполучних тканин (мезенхіма, позаембріональна сполучна тканина амнона, алантоїса, жовткового мішка, хоріона, пуповини). Загальні властивості Т. п. о. і їх відмінності від дефінітивів зводяться до нступного: 1) диференціація таких тканин є скороченою і прискореною; 2) «провізрний» епітелій виконує функції різних епітліїв дефінітивів (покривну, гормонпродукючу, всмоктуючу, секреторну); 3) сполучна тканина відрізняється мізерним набором клтинних форм і містить багато аморфної рчовини, насиченої глікозаміногліканами; 4) старіння тканин позазародкових органів вібувається дуже швидко – до кінця утробнго розвитку.

ТКАНИНИ М'ЯЗОВІ (лат. *textus muscularis* від лат. *textus* – тканина і *musculus* – м'яз) – спеціалізовані на вконанні функції руху тканини, розвиваються в основному з мезодерми (поперечносмугата тканина) і мезенхіми (глаенька м'язова ткнина). Гладеньком'язова тканина складається з порівняно коротких клітин – несмугастих міоцитів, що звужуються з обох кінців, з цетрально розташованим ядром. Цей тип тканни трапляється в м'язових шарах і оболонках внутрішніх органів, регулюється автономною нервовою системою. Багатоядерні структурні елементи скелетної м'язової тканини – смгасті міоцити

утворюють паренхіму скелетних м'язів, і їх функція контролюється з боку сматичної нервової системи. Серцеві м'язові волокна (кардіальні міофібрили) є мимовільними, але покресленими і складаються з бгатьох м'язових клітин (кардіальних міоцитів), з'єднаних між собою своїми кінцями за дпомогою спеціалізованої замикаючої зони – проміжного диска. Елементами міоцитів є тонкі внутрішньоцитоплазматичні тяжі – пмітних тонких і товстих міофіламентів.

ТКАНИНИ СКЕЛЕТНІ (лат. *textus skeletales*) – різновид сполучних тканин з вираженою опорною, механічною функцією, зумовленою наявністю щільної міжклітинної речовини. До них відносять: хрящові, кісткові тканини, дентин і цемент зуба. В ембріоналному періоді Т. с. утворюються з мезенхіми, а у формуванні кісток і хрящів осьового скелета (хребетний стовп) беруть участь і склеротоми.

ТКАНИНИ СПОЛУЧНІ (лат. *textus connectivus*, від лат. *textus* – тканина та *connectivus* – сполучний) – тканини, що складаються з популяції різних клітин, оточних колагеновими і еластичними волокнами і аморфною основною речовиною. Забезпечує майже всі органи тіла опорним і живильним матриксом. Розділяють колагенову, еластину, ретикулярну, жирову і пігментну Т. с. У ширшому сенсі до неї зараховують також і кров, хрящову і кісткову тканини, виконують різні функції: трофічну, захисну, опорну, платичну, морфогенетичну.

ТОТИПОТЕНТНИЙ (фр. *total*; лат. *totalis* – весь, повний, цілий, лат. *potentia* – сила, тут у розумінні «приховані можливості розвитку») – частина зародка, яка при її ізляції здатна утворювати цілий зародок. Зигота і наступні бластомери є тотипотентні, оскілки вони можуть

диференціюватися в будь-яку клітину, у тому числі і в зовнішні ембріональні тканини.

ТРАНСВЕРСІЯ (лат. *transversus* – повернутий вбік, відвернутий) – переміщення азотистих основ із одного полінуклеотидного ланцюга в інший, при якому пуринові основи (аденін, гуанін) заміщуються на піримідинові (тимін, цитозин) або навпаки. Т. зумовлює гені мутації.

ТРАНСГРЕСІЯ (лат. *transgressio* – перхід, переміщення) – сумарна дія генів, яка викликає збільшення або зменшення певної ознаки.

ТРАНСДЕТЕРМІНАЦІЯ (лат. *trans* – префікс, що означає через, за, пре, по той бік, лат. *determinatio* – обмеження, визначеня) – здатність імагінального диска, детермнованого в розвиток певного органа, утворвати інший (наприклад, генітальні імагінальні диски здатні утворювати зачаток для розвтку ніг).

ТРАНСДИФЕРЕНЦІЮВАННЯ (лат. *trans* – через, *differentio* – різниця) – зданість дорослої регіональної стовбурової клтини диференціюватися в клітини іншого огана або іншого зародкового листка.

ТРАНСДУКЦІЯ (лат. *transductio* – перміщення) – перенесення генетичного мтеріалу від однієї бактерії (донора) до іншої (реципієнта) за допомогою помірного бактріофага або ж за допомогою вірусного вектра. Розрізняють Т. абортивну, загальну (неспцифічну), спеціалізовану (специфічну).

ТРАНСКРИПЦІЯ (лат. *transcriptio* – преписування) – перший етап реалізації гнетичної інформації у клітині, внаслідок чого відбувається біосинтез молекули і-РНК на мтриці ДНК.

ТРАНСЛОКАЦІЯ ХРОМОСОМНА (лат. *trans* – через, *locatio* – розміщення) – тип хромосомних мутацій, у ході

яких вібувається обмін ділянками негомологічних хромосом, без зміни загального числа генів. Т. х. призводять до розвитку лімф, сарком, лекемії, шизофренії.

ТРОФОБЛАСТ (гр. *troph* – їжа, харчуваня і *blastos* – зародок, росток) – зовнішній шар клітин у зародків ссавців, який відокрелюється на стадії бластоцисти і забезпечує контакт між зародком і материнським оргнізмом. Через нього поживні речовини переходять від матері до зародка. Частина Т., яка розташована над зародковим щитком, називається рауберовим шаром. Т., що вистелений зсередини мезенхімними клітинами, називється хоріоном; бере участь у імплантації зродка в стінку матки та утворення плаценти. Внутрішня поверхня Т. повернута до ембрібласта, що утворюється з великих бластомрів. Т. разом з ембріобластом складають зродковий пухирець. Розвивається зі світлих бластомерів, забезпечуючи імплантацію емріона і його трофіку, формуючи зовнішній пкрив хоріальних ворсинок.

ТРОФОЦИТИ (гр. *trophe* – їжа, живленя, *cytos* – клітина) – клітини, які забезпечють живлення в яєчниках тварин. Розвиваются в процесі овогенезу з овогоній. Сполучені з овоцитами цитоплазматичними містками. Постачають овоциту рибосомну РНК (у склді рибосом та їх попередників), яка у великій кількості синтезується в ядрі Т.Разом з ооцтом Т. оточені фолікулярним епітелієм.

ТРУБА(И) МАТКОВА(І) (лат. *tuba uterina*; гр. *salpinx*; син.: яйцепровід, труба Фаллопія) – парний трубчастий орган жінчої статевої системи, служать для проведення яйцеклітин і сперматозоїдів у матку, забепечуючи умови для запліднення і розвитку зародка на ранніх стадіях, а також транспорт зародка до порожнини матки. Утворюються із верхніх (проксимальних) частин парамзонефральних проток (мюллерових); одним кінцем

сполучаються з маткою, іншим – розширеним у вигляді лійки відкривається – в порожнину очеревини біля поверхні яєника. Як анатомічні структури визначаються на 12-му тижні утробного розвитку. Критиними періодами пренатального розвитку Т. м. є кінець 6-го тижня, коли відбувається ітенсивне формування парамезонефральних проток; 8-й тиждень, як стадія їх реканалізації та 10-й тиждень, коли формується матковпіхвовий канал.

ТРУБКА КИШКОВА ПЕРВИННА (лат. *tubus intestinum archenteron*) – трубка між складками тулуба, які відокремлюють зродок від позазародкових органів і утворються з боків зародка. Кишкова ентодерма тлуба згортається в первинну кишку. Проміжна частина кожного мезодермального крила ткож сегментується (за винятком каудального відділу – нефрогенної тканини) на сегментні ніжки (або нефротоми, нефрогонотоми). Ветральна частина кожного мезодермального крила не сегментується. Вона розщеплюється на два листки (вісцеральний та парієтальний), між якими розташовується порожнина – цлом і носить назву «спланхнотом».

ТРУБКА КИШКОВА (лат. *tubus intestinorum*) – виникає з ентодерми склпіння жовткового мішка і прилеглого до неї вісцерального листка мезодерми в процесі відокремлення тіла ембріона від позазарокових частин. При цьому в міру утворення головного та хвостового відділів і бічної склаки тулуба, виділяються спочатку передній (через 18 днів після овуляції, або на стадії Канегі VIII), потім задній (через 20 днів, на стадії Карнегі IX) і, нарешті, середній (через 22 дні, на стадії Карнегі X) відділи вторинної кишки. З передньої кишки формується стравохід (у процесі утворення на 26–32-му днях утроного життя трахеостравохідної перегородки), шлунок, який виявляється наприкінці 4-го тижня у вигляді

веретеноподібного розшрення, і дванадцятипала кишка з її похідними до місця впадіння в неї спільної жовчної пртоки. На 28–37-й день після овуляції із задньої кишки нижче селезінкового кута формується товста кишка (низхідна, сигмоподібна, пряма), яка відділяється від урогенітального синуса уроректальною перегородкою. Інші відділи шлунково-кишкового тракту виникають із середньої кишки, яка вентрально сполучається з жовчним мішком за допомогою жовчної протоки, яка зникає в нормі на 2-му місяці утробного розвитку. Краніальний і каудалний кінці Т. к. спочатку замкнені, однак на XI стадії Карнегі (24-й день після овуляції) утврюється ротовий отвір, а до кінця 8-го тижня ембріогенезу відбувається перфорація аналної мембрани.

ТРУБКА НЕРВОВА (лат. *tubus neuralis*) – ембріональний зачаток нервової системи, який виникає з потовщення ектдерми на спинній поверхні зародка в процесі нейруляції. Її утворення відбувається уже піля утворення мезодерми і хорди; у середній частині ектодерми утворюється поглибленя – нервова пластинка. Нервова пластинка занурюється під ектодерму, а краї ектодерми змикаються, утворюючи Т. н. У людини вона відокремлюється від шкірної ектодерми на 4-му тижні ембріонального розвитку. У пперечному перерізі в ній можна виділити три шари, зсередини назовні: 1) епендима – псевдобагатошаровий шар, що містить зарокові клітини; 2) мантійна зона, або плащовий шар – містить мігруючі, проліферуючі клітни, що виселяються з епендимного шару; 3) зовнішня крайова зона – шар, у якому утврюються нервові волокна. У центрі Т. н. знходиться первинний шлуночок. Розвиток Т. н. відбувається за наступним механізмом: клтини епендими, що діляться, виходять у матійну зону, де розвиваються, або

за нейрбластним типом, закріплюючи і відпускаючи відростки, що виходять у зовнішню крайову зону, або за гліобластичним типом – не пркріпляючись і перетворюючись у гліальні клтини.

ТРУБКА СЕРЦЕВА (лат. *tubus cordis*) – поділяється на: венозний синус, який складється з правого і лівого рогів; подвійне прмітивне передсердя, яке пізніше об'єднається і сформує спільну порожнину; передсердншлуночкову перегородку, яка відокремить передсердя від примітивного шлуночка. Прмітивний шлуночок розшириться, щоб стати лівим шлуночком. Міжшлуночкова перегродка відділить примітивний шлуночок від цибулини серця, що сформує правий шлунчок, конус серця; артеріальний стовбур, аотальний мішечок

ТРУБКИ ЯЙЦЕВІ (лат. *chorde sexuales*; син.: статеві тяжі, яйценосні тяжі, мішки Пфлгерові) – тяжі, що складаються з овогоній і клітин целомічного епітелію, розміщеного на поверхні первинної нирки (Вольфове тіло). Вростають у мезенхімну основу майбутнього яєчника в процесі його ембріонального розвтку і розпадаються на примордіальні фолікули.

ТЯЖ БОТАЛЛОВИЙ (лат. *ligamentum arteriosum Botalli*; син.: артеріальна зв'язка) – залишок облітерованої боталлової (артеральної) протоки. З початком легеневого дхання (при народженні) баталлова протока перетворюється в сполучнотканинну зв'язку

ТЯЖ МЕТАНЕФРОГЕННИЙ (лат. *tractus metanephrogenicus*; анат. *metanephros* – кіцева нирка + гр. *genos* – рід, народження; син.: метанефрогенна тканина) – парний ембрінальний зачаток кінцевої нирки, утворюється з мезодерми протягом 2-го місяця ембріогенезу.

ТЯЖ МОЗКОВИЙ ЛІМФАТИЧНОГО ВУЗЛА (лат. *chorda medullaris noduli lymphatici*) – стрічкоподібне скупчення В-лімфоцитів, плазмоцитів і макрофагів, втягнуте від воріт лімфатичного вузла до його кіркової речовини; сукупність мозкових тжів, трабекул і синусів, які формують мозкову речовину лімфатичного вузла.

ТЯЖІ КЛІТИННІ ВАЛЬДЕЙЄРА (лат. *chordae sexuales*; син.: статеві тяжі) – тяжі епітеліальних клітин, що вростають від целмічного епітелію зачатка яєчника в його мзенхімну основу під час індиферентної стадії розвитку гонад; підлягають редукції після восьмого тижня ембріогенезу.

У

УВОМОРУЛІН (лат. *uva*, *uvae* – грно, виноградна китиця, *morula*, зменш. від *morum* – тутова ягода, ожина) – білок адгезії клітин, який з'являється в концептуса людини і сприяє зближенню та ущільненню бластомрів. Поява увоморуліну – достовірна ознака 8-клітинної стадії дроблення зиготи людини.

УНІПОТЕНТНИЙ (лат. *unus*, *uni* – один, *potentia* – сила, могутність, можли-вість) – термін, яким позначають процес, явище, структуру, при яких головну роль вдіграє один чинник (наприклад, уніпотентна теорія кровотворення, згідно з якою в оснві гемоцитопоезу лежить одна стовбурова клітина).

УРАХУС (лат. *urachus*; гр. *uron* – сеча + гр. *cheo* – ллю; син.: сечова протока, сечвий хід) – трубчасте утворення в зародка, що з'єднує передній відділ верхівки сечового міхура і пупок між очеревиною і поперечною фасцією живота. Утворюється з верхнього віділу алантоїса, виводячи сечу плода в навклоплідні води. З 5-го місяця утробного життя починається облітерація протоки, яка завешується до

моменту народження з перетвренням його в серединну пупкову зв'язку. При неповному перекритті формуються його аномалії.

Ф

ФАГОЦИТИ (гр. *phagos* – пожирач, *kythos* – клітина; син.: макрофаги, макрфагоцити, гістіоцити, плазмоцити) – спецалізовані захисні клітини сполучної тканини тварин і людини, які здатні до фагоцитозу. У безхребетних фагоцитоз здійснюють амбоцити. У людини Ф. відіграють важливу роль як у природному, так і в набутому імунітеті організму. Ф. в організмі утворюють так звну макрофагічну систему, до якої належить сукупність усіх клітин, які здатні виконувати фагоцитоз і походять із промоноцитів чевоного кісткового мозку. До таких клітин належать гістіоцити-макрофагоцити пухкої сполучної тканини, вільні та фіксовані макрфаги кровотворних органів, зірчасті клітини (клітини Купфера) синусоїдних судин печінки, альвеолярні макрофаги легень, перитонеалні макрофаги, гліальні макрофаги нервової тканини (мікроглія), остеокласти, гігантські клітини сторонніх тіл. На відміну від цих Ф. – макрофагів (за І.І. Мечніковим «професійних макрофагів») здатність до факультативного фагоцитозу мають інші види клітин – фібрбласти, ретикулярні клітини, ендотеліоцити, нейтрофільні гранулоцити. Останні не налжать до макрофагічної системи, відрізняються своїм походженням і не здійснюють специфіного імунного фагоцитозу.

ФАГОЦИТОЗ (гр. *phagein* пожирати + гіст. *cytus* – клітина + гр.– *os* (*is*) – суфікс) – прцес активного захоплення і поглинання живих клітин і неживих частинок одноклітинними організмами або особливими клітинами – фагоцитами; одна із захисних реакцій оргнізму, головним

чином при запаленні. Явище виявив І.І. Мечніков (1882). Активно фагоцитують також ооцити деяких тварин, клітини плценти, порожнини тіла, пігментний епітелій ока. Ф. складається з послідовних стадій: нближення об'єкта Ф. до фагоцита, атракції – розташування об'єкта на поверхні фагоциту-вальної клітини, поглинання і перетравлення. У процесі Ф. активна роль належить клітинній мембрані, яка обволікає часточку, що фагцитується, і втягує її в глибину цитоплазми з утворенням фагосоми. З лізосом клітини до фагосом надходять гідролітичні ферменти, які перетравлюють поглинуту часточку. Непретравлені рештки можуть лишатись у клітині довгий час. Ф. відіграє важливу роль, голвним чином, при запаленні, загоєнні ран, як фактор неспецифічного імунітету.

ФАЗА (И) (лат. *phasis* (*es*); гр. прояв) – окремий період того чи іншого біологічного чи фізіологічного процесу. Наприклад, Ф. гструляції, Ф. клітинного циклу.

ФАЗА ОВОГЕНЕЗУ (лат. *phasis oogenesis*) – розрізняють три етапи: розмнження (здійснюється мітотичний поділ овогній), росту (охоплює профазу мейозу первиного овоцита і нагромадження ним жовтка) та дозрівання (здійснюється два послідовних поділи мейозу з утворенням вторинного овцита, зрілої яйцеклітини, полярних тілець).

ФАЗА ПРОЛІФЕРАЦІЇ (лат. *proliferatio;* лат. *proles* – потомство *+ ferre* – носити, прносити) – проміжок з 5-ї до 11-ї доби меструального циклу, під час якого у результаті проліферації клітин товщина функціональнго шару ендометрія збільшується і досягає 2–3 мм; є другим періодом постменструальної фази, регулюється естрогенами.

ФАЗА РЕГЕНЕРАЦІЇ (лат. *regeneratio* – відродження) – проміжок з третьої до п'ятої доби менструального циклу, в

час якого віновлюється функціональний шар ендометрія; є першим періодом постменструальної фази, регулюється естрогенами.

ФАЗА СЕКРЕЦІЇ (лат. *phasis conditus*; син.: пременструальна фаза, лютеїнова фаза, прогестинова фаза) – проміжок з 15-ї до 28-ї доби менструального циклу; настає після овуляції з початком функціонування жовтого тіла. Для фази секреції характерні високий рвень прогестерону, розростання і значна скреторна активність залоз ендометрія; фаза секреції є підготовчою фазою до імплантації зародка (бластоцисти).

ФАЗА СПЕРМАТОГЕНЕЗУ (лат. *phasis spermatogenesis*) – розрізняють чотири етпи: розмноження (мітотичний поділ сперматогоній), росту (охоплює профазу мейозу первинного сперматоцита), дозрівання (два послідовних поділи мейозу з утворенням вторинних сперматоцитів і сперматид) і фомування (перетворення сперматид у спермтозоїди).

ФАЗА ЯЄЧНИКА АТРЕТИЧНА (лат. *phasis* (*es*); лат. префікс, що означає відсуність + гр. *tretos* проколотий) – фолікул яєника, який у процесі росту і дозрівання підається зворотному розвитку: у міру атрезії фолікула овоцит гине, його прозора зона збрігається довший час, розростаються клітини внутрішньої теки.

ФАЗИ МЕЙОЗУ (лат. *phasises meiosis*; гр. *meiosis* – зменшення) – тип поділу гаметцитів, який характеризується виникненням з одної клітини чотирьох гамет з гаплоїдним набором хромосом. Мейоз складається з двох послідовних поділів з короткою інтефазою між ними. Профаза I – центріолі мігрють до полюсів клітини, формуються нитки веретена поділу, руйнується ядерна мембрна і ядерця. Метафаза I – бівалентні хромсоми шикуються уздовж екватора клітини. Анафаза I – мікротрубочки скорочуються.

За кон'югацією хромосом у зиготені до плюсів розходяться цілі хромосоми, що склдаються з двох хроматид кожна, а не окремі хроматиди, як під час мітозу. Телофаза I – хромосоми деспіралізуються і з'являється ядерна оболонка. Другий поділ мейозу настає безпосередньо за першим, без вираженої ітерфази: S-період відсутній, оскільки перед другим поділом не відбувається реплікації ДНК. Профаза II – відбувається конденсація хромосом, клітинний центр ділиться і продути його поділу розходяться до полюсів ядра, руйнується ядерна оболонка, утворюється веретено поділу. Метафаза II – унівалентні хромосоми (складаються з двох хроматид кожна) розташовуються на екваторі (на рівній відстані від «полюсів» ядра) в одній площині, утворюючи метафазну пластинку. Анафаза II – унівалентні хромосоми діляться, хромтиди розходяться до полюсів. Телофаза II – хромосоми деспіралізуються і виникає ядена оболонка. У результаті з однієї диплоїдної клітини утворюються чотири гаплоїдних клтини. У тих випадках, коли мейоз пов'язаний із гаметогенезом (наприклад, у багатоклітиних тварин), при розвитку яйцеклітин перший і другий поділи мейозу різко нерівномірні. У результаті формується одна гаплоїдна яцеклітина і два абортивні деривати першого і другого ступенів (див. також окремі статті по кожній з фаз мейозу).

ФАЗИ МІТОЗУ – див. *Фази мейозу*, пеший поділ.

ФАКТОРИ РОСТУ – клас природних пептидів та білків, що беруть участь у сигналних системах організму еукаріотів, зв'язуючись із рецепторами на поверхні клітин із метою стимулювання їх росту та диференціації. Ф. р. важливі для регулювання різноманітності клтинних процесів. Конкретний ефект на клітну та тип клітин, на які діє Ф. р., залежить від фактора. Наприклад, білок морфогенезу кісток стимулює диференціацію клітин кісток, тоді як Ф. р.

фібробластів і васкулоендотеліальний Ф. р. Стимлюють диференціювання кровоносних судин (ангіогенез). Термін часто використовується рівноцінно із термінами «цитокіни» та «гормони». Ф. р. секретуються локально та мають обмежену ділянку дії, тоді як гормни переносяться кровотоком і мають ефект на віддаленні тканини організму. Термін Ф. р. зберігає значення факторів, що впливають на ріст та диференціацію, а термін «цитокіни» має нейтральне значення і означає сигнальні фактори, що діють на інші клітини. У цьому знченні деякі цитокіни можуть одночасно бути і Ф. р., але окремі цитокіни депресують ріст клтини та їх диференціацію.

ФАЛАНГИ ПАЛЬЦІВ (лат. *phalanges*) – див. *Кістки плеснові*, *Кістки п'ястка*.

ФАСЦІЯ (лат. *fascia* – пов'язка, смуга) – сполучнотканинна оболонка, яка покриває органи, судини, нерви і утворює футляри для м'язів у хребетних тварин і людини; виконує опорну і трофічну функції. Поверхневі або підшкірні фасції розташовуються під жирвим підшкірним шаром, у людини під шкірою підошви, долоні, волосистої частини голови вони перетворюються в апоневрози. Глибокі, або власні Ф., покривають окремі м'язи або їх групи. Відростки глибоких Ф. утворюють міжм'язові перегородки, які можуть служити місцями початку і прикріплення м'язів. Утврення Ф. відбувається паралельно розвитку м'язів. На 4-му тижні ембріогенезу з мезенхіних клітин утворюються зачатки Ф., спочатку окремими невеликими ділянками, які постпово збільшуються і розміщуються навколо м'язів та між ними.

ФЕНОТИП (гр. *phaino* – являю, виявляю, *thypos* – тип) – сукупність усіх ознак і влативостей особи, які формуються в

процесі взаємодії її генетичної структури (генотипу) і зовнішнього середовища.

ФЕРОМОНИ (гр. *phero* – несу, *hormao* – привожу до дії, збуджую) – біологічно активні речовини, які виділяються тваринами в навколишнє середовище і специфічно вплвають на поведінку або фізіологічний стан інших осіб того ж виду. Розрізняють статеві Ф. (статеві атрактанти, афродизіаки), які забепечують зустріч і пізнавання осіб різної статі і стимулюють статеву поведінку; Ф. тривоги; слідові Ф.; агрегаційні Ф. (викликають скучення багатьох осіб), Ф. для мітки території. Вважається, що під дією статевих Ф. відбувється збудження рецепторних клітин вомроназального органа, яке по центральних відростках передається у додаткову нюхову цибулину, потім у гіпоталамус, активує певні структури гіпоталамо-гіпофізарної нейроскреторної системи, що викликає викидання в кров гонадотропних гормонів і призводить до сексуальної реакції особи.

ФЕРТИЛЬНІСТЬ (лат. *fertilis* – родчий) – родючість, плодоносність, плодовтість, репродуктивна здатність особини.

ФІБРИНОЇД ЛАНГХАНСІВ (лат. *fibra* – волокно, гр. *eidos* – вид, *eides* – подбний) – фібриноподібна аморфна оксифілна субстанція, яка утворюється на місці редкованого трофобласта в частини ворсин, що розміщені на поверхні синцитіотрофобласта.

ФІБРИНОЇД (лат. *fibrinoid*) – білковвуглеводний комплекс, який утворюється у сполучній тканині в результаті руйнування колагену; в патології фібриноїдне перетворення є різновидом дистрофії. При Ф. появлється гомогенний неклітинний матеріал, схжий на фібрин, який формується на

стінках кровоносних судин і в інших місцях під час деяких хворобливих процесах.

ФІБРОБЛАСТИ (лат. *fibroblastocyti*; лат. *fibra* – волокно + гр. *blastos* – зародок; син.: фібробластоцити, механоцити) – клітини сполучної тканини організму, які синтезують позаклітинний матрикс. Основні клітинні елменти сполучної тканини мають веретенподібну або відростчасту форму, базофільну цитоплазму, у якій містяться добре розвинені гранулярна ендоплазматична сітка та елемети комплексу Гольджі; є продуцентами влокнистих структур та компонентів основної міжклітинної речовини. В ембріогенезі фомуються із стовбурових клітин мезенхімного походження. На 6–8-му тижні розвитку навкло судин диференціюються макрофаги, Ф., клагенові волокна. Основна функція Ф. полягає у формуванні волокнистих структур, а саме колагену, який є неоднорідним за своїм похдженням, будовою і антигенними властивотями. Крім Ф., волокнисті структури можуть виробляти й інші клітини мезенхімного похдження. Значну роль у складі строми багатьох органів відіграють міофібробласти.

ФІБРОЗ (лат. *fibrosis*) – ущільнення сполуної тканини з появою рубцевих змін у різних органах, що виникає, як правило, у резултаті хронічного запалення. Причинами мжуть бути опромінення, травма, інфекційналергічні та інші процеси. Одним із механізмів утворення Ф. є епітеліально-мезенхімний прехід, при якому епітеліальні клітини набувють фенотипічних властивостей мезенхімних клітин. Останні здатні активно секретувати компоненти позаклітинного матриксу – клаген, фібронектин, що може сприяти утвренню рубця.

ФІБРОКЛАСТИ (лат. *fibroclastocyti*; лат. *fibra* волокно + гр. *klastos* – розтрощений; син.: фіброкластоцити) – різновид фібрбластів, які мають розвинений лізосомний апарат і здатні до руйнування міжклітинної речовини сполучної тканини; утворюються в матці після закінчення вагітності, сприяють її інволюції.

ФІБРОНЕКТИН (лат. *fibra* – волокно, *nexus* – сполучення) – фібрилярний глікпротеїн міжклітинного матриксу сполучної тканини; синтезується фібробластами, забепечує зв'язок клітин з їх мікрооточенням, ргулює пересування клітин сполучної тканини, бере участь у процесі ущільнення клітин смітомерів.

ФІБРОЦИТИ (лат. *fibrociti*; лат. *fibra* – влокно + гіст. *cytus* – клітина) – високодференційовані клітини фібробластичного диферону, що втратили здатність до поділу та активної продукції міжклітинної речовини.

ФІЛАМЕНТИ (лат. *filamenta* – нитки) – органоїдні ниткоподібні структури цитоплами клітини. Тонкі актинові Ф. діаметром 7 нм, товсті міозинові Ф. діаметром 15 нм. В оснвному Ф. сконцентровані біля зовнішньої мембрани клітини, відповідають за форму клітини і утворюють виступи на її поверхні (псевдоподії і мікроворсинки), які часто викристовуються для руху; беруть участь у міклітинній взаємодії, передачі сигналів і, разом з міозином,– у м'язовому скороченні. Прміжні філаменти є стійкішими від актинових філаментів і складаються з цілого ряду різних білків. Вони організовують внутрішню тривмірну структуру клітини, є структурними копонентами ядерної оболонки та саркомера, беруть участь у взаємодіях з іншими клітинами та з міжклітинною матрицею. Проміжні Ф. є компонентом механічної підтримки багатьох клітин. Кератинові Ф.

виявлені переважно в клітинах шкіри, волосся і нігтів. Нейрофілменти – складова частина нервових клітин.

ФІЛЕМБРІОГЕНЕЗ (гр. *phyle* – плем'я, рід, вид + ембріогенез) – еволюційне пертворення організмів шляхом зміни ходу ембрінального розвитку їх нащадків, які позначаются на організації дорослого індивідуума і мають філогенетичне значення. За стадією, на якій відбуваються ці зміни, розрізняють: анаболію, девіацію та архалаксис. Теоретична розробка проблеми Ф. пов'язана з ім'ям О.М. Северцової (1935). Головний висновок цієї теорії: онтогенез не тільки відбиток філогенезу, а й самостійний етап розвитку, на якому можуть виникати нові властивості. Зміни можуть відбуватися на раніх стадіях розвитку індивідуума (архалаксис), докорінно змінюючи весь хід онтогенезу. Зміни можуть відбуватися, починаючи із середніх стдій розвитку (девіація), або виникати лише нприкінці онтогенезу (анаболія).

ФІЛОГЕНЕЗ (лат. *phylogenesis*, гр. *phyle* – плем'я, рід, вид, *genesis* – розвиток; син.: флогенія) – історичний розвиток як окремих видів і систематичних груп організмів, так і органічного світу в цілому. Взаємозв'язаний з онтогенезом. Еволюція виду, тобто розвток будь-якої групи споріднених організмів, у процесі якого види, що виникають з тих, що існували раніше, розташовані в ряду послдовно. Ф. характеризується мутаційними змнами наступаючих один за одним онтогенезів, тобто прогресуючою несхожістю послідовних членів гологенетичного ланцюга.

Х

ХЕМОТАКСИС (лат. *chemotaxis*, гр. *chymeia* – хімія, *taxis* – порядок) – цілспрямований рух сперматозоїдів у статевих

шляхах жінки назустріч яйцеклітині під дією хімічних сигналів-подразників.

ХОНДРОБЛАСТИ (лат. *chondroblastocyti*; гр. *chondros* – хрящ + гр. *blastos* – паросток + гіст. *cytus* – клітина; син.: хондробластоцти) – малодиференційовані клітини хрящвої тканини, які активно продукують міжклі-тинну речовину, локалізуються поодиноко переважно у глибокому шарі охрястя. Х. сплщені, злегка витягнуті клітини з базофільною цитоплазмою, здатні до размноження і в пдальшому перетворюються в хондроцити. Збезпечують апозиційний (поверхневий) ріст хряща з боку окістя.

ХОНДРОКЛАСТИ (лат. *chondroclastocyti*; гр. *chondros* – хрящ + гр. *klao* – ломаю + гіст. *cytus* – клітина; син.: хондрокластоцити) – багатоядерна хрящова клітина, здатна до лзису, похідна хондробласта.

ХОНДРОЦИТИ (лат. *chondrocyti*; гр. *chondros* хрящ + гіст. *cytus* – клітина; син.: хрщові клітини) – зрілі овально-округлі клітини хрящової тканини, які утворюються в резултаті диференціації хондробластів, продукують міжклітинну речовину хряща, формують ізгенні групи клітин. Можуть ділитися мітозом, при цьому дочірні клітини не розходяться, залишаються разом, утворюються так звані ізогенні групи. Спочатку вони лежать в одній спільній лакуні, потім між ними формується міжклітинна речовина і в кожній клітині даної ізогенной групи з’являється своя капсула.

ХОРДА СПОЛУЧНОТКАНИННА (лат. *chorda tendinea*) – тяж, зв’язка. Являє сбою сполучнотканинні тяжі, які починаються від сосочкових м’язів стінок шлуночків серця і прикріплюються до країв стулок мітрального і тристулкового клапана. Їх розрив внаслідок травми,

ендокардиту або дегенеративних змін в організмі може призвести до розвитку у людини недостатності клапана.

ХОРДА (лат. *chorda*; гр. *chorda* – струна, шнур; син.; спинна струна) – осьовий тяж клітин на спинному боці зародка, навколо якого формується хребетний стовп. Хорда розвивається із середньої частини первинної кишки (хордомезодерми) у вигляді виросту, який потім відокремлюється в поздовжній циліндричний тяж. Клітини зачатка Х. ваколізуються. На периферії зберігається шар невакуолізованих клітин, так званий епітелій Х., з якого потім утворюються оболонки Х. Спочатку утворюється тонка еластична облонка, потім під нею формується волокнита оболонка, яка складається з колагенових волокон. У ній розвиваються хрящові тіла, з яких потім утворюються хребці. Вони спочаку доповнюють Х., а потім витісняють її. Х. вникає у 2,5-тижневого ембріона людини у вгляді округлого тяжа із загостреними кінцями, який дуже рано оточується ембріональною сполучною тканиною, а потім зародком гіалнового хряща, що формує порожнину, в якій залягає Х. Навколо новоствореної Х. і між зродковими листками виникає і поширюється ембріональна зародкова сполучна тканина, яка заміщується хрящовою. Остання, у свою чергу, остаточно перебудовується в кісткву, а залишки Х. перетворюються в драглисті ядра міжхребцевих дисків.

ХОРДОМЕЗОБЛАСТ (гр. *chorde* – струна, шнур, *meso* – середній, *blastos* – зродок) – клітини хордомезодерми, що розтшовані в передній губі бластопора, з яких під час нотогенезу в краніальному відділі зарока розвивається спинна хорда і частина среднього зародкового листка – мезодерми.

ХОРДОМЕЗОДЕРМА (гр. *chorde* – струна, шнур + *mesoderma*) – індиферентний матеріал передньої губи

бластопора, який розташований між власне ектодермою і етодермою в ділянці їх стику; багатоклітинний зачаток майбутніх хорди і осьової мезодеми, який відокремлюється на стадії бластули і розташовується на спинній поверхні зародка хребетних. У процесі гаструляції хордомездерма підстилає зсередини ектодерму та ідукує утворення в ній зачатка нервової систми –нервової пластинки.

ХОРДУЛЯЦІЯ (гр. *chorde* – струна, шнур) – процес зачатку і утворення хорди.

ХОРІОН (лат. *chorion*, гр. *chorion* – оболока; син.: ворсинчаста оболонка) – зовнішня зародкова оболонка, яка повністю оточує ембріон, починає формуватися відразу піля імплантації. Утворюється з трофобласта і щільно з'єднується з алантоїсом, який пкритий ворсинками, багатими кровоносними судинами, які вростають у слизову оболонку матки, утворюючи плодову частину плаценти. У просторі між ворсинками і слизовою облонкою матки відбувається утворення лакун. У них циркулює материнська кров, яка находить з уражених судин слизової оболонки. Це ж утворення забезпечує ембріона пожиними речовинами і киснем. Тяжі трофобласта, призначені для розділення лакун, називаются первинними ворсинами. З бластоцисти, у свою чергу, формується плодовий міхур. Після цього до первинних ворсин приєднється мезодерма, що сприяє формуванню вторинних ворсин.

ХОРІОН ВОРСИНЧАСТИЙ (лат. *chorion frondosum*, лат. *frondosum* – кудлатий; син.: пишний хоріон, кудлатий хоріон) – поверхня хоріона, звернена до основної відпадаючої оболонки матки, несе розгалжені вторинні і третинні ворсинки, які беруть участь у формуванні плаценти. Третинні восинки добре розвинені на боці, зверненій до міометрія. У Х. в. капіляри наближені до

бзальної мембрани трофобласта і утворюють поверхневу капілярну мережу. Серед клітиних елементів строми третинних ворсинок наявні макрофаги – клітини Хофбауера. Від верхівки ворсинок убік децидуальної тканни відходять клітинні стовпчики (колони), що складаються з клітин цитотрофобласта, які контактують з поверхневою компактною зною децидуальної оболонки. У ділянці котакту формується зона коагуляційного некрзу. Далі клітини цитотрофобласта проникають у губчасту зону ендометрія, міометрій і стінку судин матки. Вростання цитотрофобласта на 6-му тижні вагітності в стінку спіральних артерій призводить до розтину їх просвіту і встановлення циркуляції материнської крві між ворсинками хоріона. Ворсинки, тісно пов'язані з материнською тканиною, називють якірними, або закріплюючими. Але білшість ворсинок у порожнинах базальної чатини децидуальної оболонки лежать вільно.

ХОРІОН ГЛАДЕНЬКИЙ (лат. *chorion laeve*, лат. *laeve* – лисий) – більша частина поверхні хоріона, звернена до пристінкової оболонки матки, яка не має ворсинок.

ХОРІОНА ВОРСИНКИ ЯКІРНІ (лат. *villi ancorales*) – частина ворсинок хоріона, які зрослися зі сполучнотканинними септми плаценти, що служить зміцненню строми плаценти і розмежуванню її на окремі частоки – котиледони, які є структурнофункціональними одиницями плаценти.

ХОРІОНБІОПСІЯ (гр. *chorion* – оболока, *opsis* – роздивлятись) – метод гістологіного аналізу ворсинки хоріона, яка вивчається прижиттєво методом хоріонцентезу.

ХРЕБТОВИЙ СТОВП (лат. *collumna vertebralis*; син.: хребетний стовп) – остовий скелет, який розвивається із мезенхімних клітин, що виселяються із склеротомів і

збраються в густі скупчення навколо хорди, відмежовуючи її від нервової трубки та дрсальної аорти. Джерелом утворення хрящвої та кісткової тканини є мезенхіма. На ранніх стадіях розвитку увесь скелет зародка складється із мезенхімних зачатків, які лише за фомою віддалено нагадують обриси майбутніх кісток. У подальшому ця мезенхіма або безпсередньо перетворюється в кісткову тканину, або попередньо заміщується гіаліновим хрщем, на місці якого розвивається кістка.

ХРЕБЦІ (лат. *vertebrae*) – кісткові елементи, що складають хребетний стовп; скосеніння починається наприкінці 2-го місяця розвтку заміною хрящової тканини на кісткову. Скостеніння відбувається енхондрально із трьох ядер. Одне з них виникає у тілі Х., два інших – у дузі (справа і зліва). Кісткові ядра поступово розростаються, проте перебіг прцесу є повільний. Праве і ліве ядра дуги зротаються лише після народження на 1-му році життя дитини. Зрощення з тілом відбувається пізніше, на 3-му році життя. Додаткові точки скостеніння у верхній і нижній частинах тіл Х. з'являються після 5–6 років. В остистих і пперечних відростках також виникають додакові точки скостеніння. Тут кісткова тканина утворюється найпізніше (20–25 років). Процес осифікації Х. направлений від голови до кржового відділу, тобто спочатку відбувається скостеніння шийних, потім грудних, попереквих і крижових Х. Скостеніння I і II Х. відрізнється від інших. Атлант має по одній точці скотеніння в майбутніх латеральних масах, звідки кісткова тканина розростається в задню дугу. У передній дузі точка скостеніння з'являється лише на I-му році життя. Частина тіла I хребця ще на стадії хрящового періоду відділяється від нього і з'єднується з тілом II хребця, пертворюючись на зубоподібний відросток (зуб). Останній

має самостійну точку скостеніння, яка зливається з кістковим тілом II хребця на 3–5-му році життя дитини. У зародка людни відбувається зачаток 43–44 пар сомітів, але каудальні 5–6 сомітів безслідно розсмоктуются. Решта сомітів формує зачатки 38 хребців. У шийному відділі утворюється 7 шийних Х., у грудному – 13 грудних і 13 пар ребер. Птім спостерігаються зачатки 5 поперекових і 13 крижово-куприкових Х. У процесі розвитку 13-та пара грудних ребер розсмоктується, а відповідний Х. стає І поперековим. У цей же час останній поперековий Х. входить до склду крижової кістки. Таким чином, у грудному відділі утворюється 12 грудних Х. з ребрами, а в поперековому відділі залишається 5 Х. Внслідок розсмоктування решти Х., у крижовій длянці формується 5 Х., а в куприку залишається 3–5 Х. На час народження у плода є 32–34 Х. На 17–25-му році крижові Х. зростаються в єдну кістку. У куприкових (рудиментарних) Х. з'являється по одній точці скостеніння в різний час (у період від 1 року до 20 років). У дорослої людини є 24 передкрижових Х. Справжнє зменшення їх кількості до 23 трапляються від 1 до 3% випадків. Збільшення передкрижових Х. до 25 спостерігається у 4–5% випадків. При зміні кількості передкрижових Х. трапляються такі аномалії: асиміляція атланта проявляється у зрощенні І шийного Х. з потиличною кісткою (0,1–0,4%). При цьому рухи голови не страждють, бо компенсуються шийним відділом хрета; маніфестація (прояв) атланта виражається у виявленні на потиличній кістці елементів Х. (проатланта), який з'єднується з атлантом. Наявність проатланта характерна для деяких рептилій; сакралізація V поперекового Х. відбвається на основі зрощення його з крижовою кісткою, внаслідок чого він входить до складу крижової кістки (3% випадків); люмбалізація І крижового Х.

проявляється у його незрощенні з крижовою кісткою і наявністю міжхребцевого диска між I і II крижовими Х. (1% випадків). При цьому кількість крижових Х. може компенсувтися за рахунок зрощення їх з I куприковим Х.

ХРОМОСОМА СТАТЕВА (лат. *chromosoma sexuale*, син.: гетерохромосома, гетеросома, гоносома, алосома) – хромсома, що визначає стать особи. Нормальні клітини людини мають 46 хромосом: 22 пари автосом і дві Х. с. По одній хромосомі в кожній парі людина одержує від кожного батька. Рорізняють жіночу (Х-хромосома) та чоловічу (Y-хромосома) Х. с. Генетична стать може бути встановлена при дослідженні каріотипу (цей метод є найточнішим) або при дослідженні клітин на наявність тілець Барра. Коли в клітні є наявними дві Х хромосоми (як у нормалної жінки), одна з них (тільце Барра) інактивється і конденсується на ядерній мембрані. Відсутність тільця Барра свідчить про наяність тільки однієї Х-хромосоми (у нормалного чоловіка (XY) і при синдромі Тернера – XO). Тільця Барра найлегше визначаються в мазках багатошарового епітелію, які одежують шляхом вишкрібання букальної слзової оболонки. Y-хромосому можна виявити в інтерфазному ядрі внаслідок сильної її флуресценції в ультрафіолетовому світлі після ппереднього забарвлення квінакрином. Даний метод є одним із засобів визначення генетиної статі (див. також *Автосома*).

ХРОМОСОМА (лат. *chromosoma*; гр. *chroma* – забарвлення + гр. *soma* – тіло) – велика молекулярна структура, де міститься близько 90% ДНК клітини. Х. еукаріот складються з лінійної макромолекули ДНК, що нмотана на специфічні білки-гістони, формуючи хроматин. У клітинах прокаріот звичайно міститься єдина Х., яка, на відміну від еукаріот, є кільцевою та позбавленою гістонів.

Існують бактерії з більше, ніж одною Х.; у деяких бактрій Х. є лінійними; у кількох видів архей виялені специфічні гістони. Х. можуть перебувати у двох структурно-функціональних станах: у конденсованому (спіралізованому) та декоденсованому (деспіралізованому). В інтерфазі Х. живої клітини невидимі, спостерігати можна лише гранули хроматину, бо в цей період Х. частково або повністю деконденсовані. Це є їхнім робочим станом, бо в більш дифузному хроматині активніші процеси синтезу. Під час мітотичного поділу клітини, коли відбувається конденсація хроматину, Х. добре помітні.

Ц

ЦЕЛОБЛАСТУЛА (гр. *koilos* – поронина, *blastos* – зародок; син.: типова бластла) – бластула, в якій бластодерма складється з одного шару клітин майже однакових за розмірами і з досить великим бластоцелем.Властива багатоклітинним тваринам із голбластичними яйцями. Утворюється в результаті повного дроблення. Має вигляд міхурця, стінка якого (бластодерма) складається з оного або кількох шарів клітин і оточує бластоцель. В ізолецитальних яйцях при подальшму розвитку бластоцель посідає центральне положення.

ЦЕЛОМ (лат. *ceeloma*; гр. *koiloma* – поронина; син.: вторинна порожнина тіла, дейтерцель, метацель) – вторинна порожнина тіла, простір між стінкою тіла і внутрішніми оргнами у вищих багатоклітинних тварин, обмжений власними епітеліальними оболонками мезодермального походження: містить целмічну рідину і зазвичай відкривається назовні спеціальними протоками – целомодуктами. Первинний Ц. утворюється в результаті рощеплення бічної мезодерми на кожному боці тіла на два листки – паріє-тальний (пристіковий) та вісцеральний

(внутрішній листок, який вистилає органи черевної порожнини). Таким чином, початково первинний Ц. є паною порожниною, обмеженою з одного боку спланхномезодермою, а з іншого – соматмезодермою. У ссавців, живлення зародків яких залежить від зв'язків, що встановлюються між маткою і позазародковими оболоками, ці оболонки розвиваються дуже рано. Саме тому розщеплення мезодерми в них відбувається спочатку поза зародком і потім вже розповсюджується в зародок. Коли в рзультаті формування складок тіло зародка ніби відсікається від позазародкових оболнок, відбувається розділення зовнішніх і внтрішньозародкових частин Ц. Він вистелений мезотелієм порожнини зародка, що виникає при злитті клітин щільного мезодермального зачатка; трансформується в перикардіальну, плевральну та черевну порожнини. Головна і первинна функція Ц. – опорна, оскільки скорочення мускулатури стінки тіла можливе тільки за наявності внутрішньої опорної рідни, що відіграє не стискуючу роль, але легко змінює форму «гідроскелета». Ц. підтримує біохімічну сталість внутрішнього середовища організму (сольовий, іонний, водний, газовий, температурний режими). Крім того, виконує різноманітні вторинні функції: трофічну, дхальну, видільну, статеву та ін.

ЦЕЛОМАЦІЯ (гр. *koilos* – порожнина) – процес утворення целома.

ЦЕМЕНТОБЛАСТИ (лат. *cementoblasti*; цемент + гр. *blastos* – зачаток) – клітини, що диференціюються з мезенхімних клітин зуного мішечка і продукують цемент зуба, є ппередниками цементоцитів.

ЦЕМЕНТОЦИТИ (лат. *cementocyti*; цмент + гіст. *cytus* – клітина) – зрілі клітини цемента зуба; за будовою нагадують остеоцти (мають витягнуту веретеноподібну форму з

чисельними розгалуженими відростками), утворюються при диференціації цементбластів.

ЦЕНОГАМЕТИ (гр. *kainos* – новий + гмета) – багатоядерні гамети.

ЦЕНОЗИГОТА (лат. *zygote* – з'єднання до пари, пара; гр. *kainos* – новий) – зигота, яка утворена ценогаметами.

ЦЕНОЦИТ (лат. *coenocytus*; гр. *kainos* – новий, *kytos* – клітина) – багатоядерна маса, яка виникає внаслідок незавершеного амітзу.

ЦЕНТР (лат. *cetrum*; гр. *kentron* – середина кола) – у гістології – ділянка органної струтури, де здійснюється той чи інший біологіний процес.

ЦЕНТР ГЕРМІНАТИВНИЙ (лат. *centrum germinale*; син.: світлий центр, реативний центр, центр розмноження) – цетральна світла зона лімфатичного вузлика; містить В-лімфобласти, які проліферують під впливом антигенної стимуляції.

ЦЕНТР СКОСТЕНІННЯ (лат. *centrum ossificationis*; син.: точка скостеніння, ядро скостеніння) – місце утворення кісткової ткнини в мезенхімній або хрящовій основі мабутньої кістки.

ЦЕНТР СКОСТЕНІННЯ ДІАФІЗАРНИЙ (лат. *centrum ossificationis diaphysiale*; син.: первинний центр скостеніння) – вонище утворення кісткової тканини всередні хрящового зачатка діафіза; одна із стадій хрящового остеогенезу при розвитку довгих трубчастих кісток.

ЦЕНТР СКОСТЕНІННЯ ЕПІФІЗАРНИЙ (лат. *centrum ossificationis epiphysiale*; син.: вторинний центр скостеніння) – вогнище утворення кісткової тканини всередині хрящвого зачатка епіфіза; одна із стадій остеогенезу при розвитку довгих трубчастих кісток.

ЦЕНТР ШПЕММАНІВ (син.: організтор в ембріогенезі) – ділянка ембріона, яка здатна до самоорганізації і шляхом індукціної дії на той індиферентний матеріал, де вона локалізована, може утворити організаційне поле певних розмірів, завдяки чому встанолюється напрямок розвитку залежних ділнок бластеми і органогенезу. Індуковані дією організатора, в ембріоні з'являються "органзатори вищого порядку" (вторинні, третинні організатори, або організатори другого прядку, організатори третього порядку тощо), які посідають більш обмежені ділянки дії, вкриваючи організм своїми організаційними або детермінаційними полями. Від дії органзатора залежить напрямок і диференціація длянок ембріона. Функція організатора прямо чи опосередковано залежить від активності генетичного матеріалу. Речовини організтора не є високоспецифічними, не обмежені певною стадією розвитку і не пов'язані з явщами життя.

ЦЕНТРИ ОРГАНІЗАЦІЙНІ (фр. *organisateur* – той, хто щось влаштовує, лат. *centrum*, гр. *kentron* – рівновіддалена частна кола) – ділянки ембріона, в яких локалзовані важливі організатори, звідки виходять впливи (евокатори), що організують недетемінований зародковий матеріал.

ЦЕНТРОМЕРА (лат. *centromerum*; лат. *centrum* – центр + гр. *soma* – центр; син.: клітинний центр) – ділянка хромосоми, що характеризується специфічною послідоністю нуклеотидів та структурою; відіграє важливу роль у процесі поділу клітинного ядра і в контролі експресії генів, бере участь у з'єднанні сестринських хроматид, формванні кінетохора, кон'югації гомологічних хрмосом і залучена до контролю експресії генів. Саме в ділянці Ц. з'єднані сестринські хромтиди в профазі і метафазі мітозу й гомологічні хромосоми в профазі і метафазі першого пділу

мейозу, відбувається формування кінтохорів – білків, що, зв'язуючись з Ц., формють точку прикріплення для мікротрубочок веретена поділу в анафазі і телофазі мітозу й мейозу. Відхилення від нормального функцінування Ц. призводить до проблем у взаємнму розташуванні хромосом при діленні ядра, і в результаті – до порушень процесу сегрегації хромосом (розподілу їх між дочірніми клітинми), що призводить до анеуплоїдії, яка може мати важкі наслідки (наприклад, синдром Дана в людини, пов'язаний з анеуплоїдією – трсомією по 21-й хромосомі).

ЦЕНТРОСОМА (лат. *centrosoma*; лат. *centrum* – центр + гр. *soma* – тіло; син.: клтинний центр) – мікроскопічна немембранна органела, утворена двома (рідше – трьома і більше) центріолями, які локалізується перважно в центральній частині клітини; під час мітозу і мейозу забезпечує рівномірний роподіл генетичного матеріалу між дочірніми клітинами.

ЦИКЛ ЖИТТЄВИЙ (гр. *kyklos* – коло; син.: цикл розвитку) – сукупність усіх фаз розвитку від зиготи до смерті, коли організм здатний дати початок наступному поколіню. Тривалість життєвого циклу визначається числом поколінь (генерацій), які розвваються протягом одного року або кількістю років, протягом яких здійснюється один Ц. ж. Тривалість Ц. ж. залежить також від терміну обов'язкового періоду спокою або діапаузи. Одиницею виміру може бути як один онтогнез, так і низка онтогенезів, які змінюють один одного.

ЦИКЛ КЛІТИННИЙ (лат. *ciclicus cellulis*) – існування клітини від поділу до пділу або смерті. У клітинах, які здатні до ромноження, клітинний цикл складається з чотирьох періодів (три перших включають інтерфазу), які послідовно змінюються. Пеший період інтерфази – пресинтетичний,

або постмітотичний, другий – синтетичний, третій – постсинтетичний, або премітотиний. За інтерфазою настає четвертий період циклу – мітоз.

ЦИКЛ МІТОТИЧНИЙ (лат. *ciclicus mitoticus*) – частина життєвого циклу клітини; сукупність процесів у клітинних популяціях, у результаті яких з однієї клітини утворюються дві нові. Охоплює період мітозу й частину інтерфази – періоду між розподілами, коли відбувається підготовка до наступного мітозу.

ЦИРКУЛЯЦІЯ КРОВІ У СЕРЦІ ПЛОДА – має особливості завдяки наявності євстахієвої заслінки та овального отвору. Нижня порожниста вена, яка несе змішану кров, впдає в праве передсердя. Крім неї сюди впадає і верхня порожниста вена, яка збирає венозну кров з верхніх кінцівок, голови, шиї і грудної стінки. Завдяки тому, що нижня порожниста вена має добре розвинуту заслінку. з нижньої порожнистої вени кров прямує до широкго овального отвору, через який потрапляє в ліве передсердя. Потік венозної крові з верхньої порожнистої вени проходить через передсердно-шлуночковий отвір і потрапляє в правий шлуночок, а потім – у легеневий стовбур. Завдяки високого тиску крові й осбливостям впадіння у передсердя порожнитих вен, у правому передсерді не відбувається значного змішування крові, яка надходить сюди з верхньої та нижньої порожнистих вен. Змішуванню крові двох порожнистих вен перешкоджає також міжвенний горбик (tuberculum intervenosus).

ЦИТОГОНІЯ (гр. *kytos* – клітина, *gonos* – народження) – розмноження поодинокими клітинами (гаметами, агаметами), тобто шляхом простого поділу клітини на дві нових. Завжди являє собою основний процес розмноження.

ЦИТОКІНЕЗ (лат. *cytokinesis*, гр. *kutos* – клітина + *kynetis* – рух) – процес ділення цитоплазми, який проходить під дією скорчувального кільця і починається зазвичай у пізній анафазі або телофазі. Мембрана в середній частині клітини (між двома дочірнми ядрами) починає втягуватися всередину в площині метафазної пластинки під прямим кутом до довгої осі мітотичного веретена; утворюється борозна поділу, яка поступово поглиблюється, поки не дійде до вузького злишку веретена, розташованого між двома дочірніми ядрами. Цей місток називається «залишкове тільце». Воно може існувати декий час, після чого звужується, а потім повнітю руйнується, у результаті чого утворюються дві повністю розділені дочірні клітини. Місце, де відбувається поділ цитоплазми, визначає мітотичне веретено.

ЦИТОПЛАЗМА (лат. *cyto* – клітина, *plasma* – рідина) – частина клітини, яка омежена плазмолемою і ядерною оболонкою, включає в себе гіалоплазму – основна прозора речовина Ц., обов'язкові клітинні копоненти – органели, що знаходяться в ній, а також різні непостійні структури – вклчення. До складу Ц. входять всі види органіних і неорганічних речовин, розчинені у воді. У ній наявні також нерозчинні відходи омінних процесів і запасні поживні речовини. Ц. постійно рухається, перетікає усередині живої клітини, переміщуючи разом із собою різні речовини, включення і органели. Цей рух називається циклоз. У ній проходять всі процеси обміну речовин. Ц. здатна до росту і відтворення, при частковому видаленні може відновитися. Проте нормально функціонує Ц. тільки за наявністі ядра і навпаки.

ЦИТОСКЕЛЕТ (лат. *cyto* – клітина + *skeleton* – каркас) – клітинний каркас або скелет, побудований з мікротрубочок

і мікрофламентів, які утворюють тривимірну сітку в цтоплазмі. Він наявний у всіх клітинах еукаріот і прокаріот. Це динамічна структура, що постійно змінюється, до функцій якої входить підтримка й адаптація форми клітини до зовнішніх дій, екзі ендоцитоз, забезпечення руху клітини як цілго, активний внутрішньоклітинний транспорт і клітинний поділ. Утворений білками; у ньому виділяють декілька основних систем, названих за основними структурними елементами, пмітними при електронно-мікроскопічних дослдженнях (мікрофіламенти, проміжні філаменти, мікротрубочки), або за основними білками, що входять до їхнього складу (актиново-міозинова система, кератинова система, тубулиндинеїнова система).

ЦИТОТОМІЯ (гр. *kytos* – клітина, *tome* – розріз; син.: цитокінез) – розділ у телофазі мітозу або мейозу тіла материнської клітини на дві дочірні; типове, але не обов'язкове звершення мітозу. У клітинах тварин здійснється шляхом клітинної перетяжки. Як правло, площина Ц. збігається з екваторіальною площиною веретена поділу.

ЦИТОТРОФОБЛАСТ (гр. *kytos* – клітна, *trophe* – живлення, *blastos* – зародок) – внутрішній шар трофобласта бластоцисти, який під час імплантації зародка в слизову облонку матки в місці тісного контакту з останьою розмножується, зберігаючи клітинну бдову. У другій половині вагітності зникає.

Ч

ЧЕПЕЦЬ ВЕЛИКИЙ (лат. *omentum majus*) – складка, що складається з чотирьох листків очеревини; утворюється з дорсальної брижі шлунка. При повороті шлунка його влика кривина зміщується разом із дорсалною брижею, яка до неї

прикріплена. При цьому брижа зміщується, витягується вліво і сильно розростається. Дійшовши до поперчної ободової кишки і її брижі, задні два листки Ч. в. можуть зростатися з ними. Розростачись вниз, Ч. в. покриває петлі тонкої кишки. Довший час між передніми двома листками чепця і його задніми двома листками існує порожнина, яка вгорі сполучається із чепцвою сумкою. У подальшому всі чотири листки між собою зростаються і порожнина зникає. У чепці відкладається велика кількість жирвої клітковини.

ЧЕПЕЦЬ МАЛИЙ (лат. *omentum minus*) – похідна вентральної брижі шлунка, включає в себе дві зв'язки, які направлені від воріт печінки до шлунка та дванадцятиплої кишки. Містять у собі печінкову артерію, ворітну вену, жовчну протоку. Похідне вісцральної брижі.

ЧЕРЕП ПЕРЕТИНЧАСТИЙ (лат. *cranium membranaceus*) – покривний череп, який на базальній поверхні ембріонального головного мозку на 2-му місяці ембріогенезу заміщується хрящовою тканиною (хрящова стадія розвитку черепа). Хрящова тканина в перетичастому черепі закладається поблзу хорди у вигляді відокремлених хрящових пластин (смуг). Поряд з хордою з'являються навколохордові (парахордальні) хрящі, ппереду від хорди – передхордові (переходальні) хрящі, поряд з ямкою гіпофіза – хрщові черепні перекладини.

ЧЕРЕП (лат. *cranium*) – частина скелета, яка захищає головний мозок та органи чуття і створює опору обличчю, початковим віділам травного апарату. У ранньому ембрінальному періоді закладається первинний Ч., який представлений, в основному, хрящем. З вентрального боку до нього примикають хрящові вісцеральні дуги. Надалі відбувається скостеніння всіх хрящових елементів, і Ч. доповнюється покривними кістками, які спчатку

розвиваються самостійно і лише потім з'єднуються між собою. У зародка людини кістки черепа утворюються з хорди та мезехіми, при чому з хорди розвивається тільки його задня частина. У зв'язку з цим, в зачатку черепа розрізняють задню – хордальну і предню – прехордальну частини. У сполучній тканині перетинчастого черепа виникають ядра скостеніння, які розростаються і утврюють кістки, що дістали назву первинних, або покривних. До первинних кісток відно-сять верхню частину потиличної луски, тім'яні та лобові кістки, а також лускоподібні частни скроневих кісток, носові, виличні, слізні кістки, верхню та нижню щелепи. З хрящової тканини формуються потилична (за винятком частини луски), клиноподібна та решітчаста кістки, а також кам'яниста та барабанні частни скроневих кісток, тіло під'язикової кістки тощо. До кісток різного походження слід вінести потиличну та скроневі кістки. Ч. умовно поділяють на мозковий та лицевий відділи. Обидва відділи поєднані анатомічно, але мють різне походження (див. також *Дуги зябрві*, *Кістки первинні*, *Череп мозковий*, *Череп всцеральний* та статі, що відповідають кожній кістці окремо).

ЧЕРЕП ВІСЦЕРАЛЬНИЙ (лат. *cranium visceralis*; син.: череп лицевий – *cranium facialis*) – лицева частина черепа, яка склдається з кісток, які формують утвори – очні ямки, порожнини носа й рота, скроневу, піскроневу і крилопіднебінну ямки; а також частинами кісток мозкового черепа: лобової, решітчастої, клиноподібної, скроневої, потличної (основною частиною). До складу Ч. в. входить леміш і перпендикулярна пластинка решітчастої кістки, верхня та нижня щелепи, що з'єднуються по серединній лінії, і п'ять пар окремих кісток (носові, сльозові, піднебінні, виличні та нижні носові раковини). Розвивється з перших

двох парних вісцеральних дуг головного відділу первинної кишки. Перша всцеральна дуга, що межує з ротом, називається щелепною (мандибулярною), складається з двох відділів: верхнього, який з'єднується з мозковим черепом і названий піднебіннквадратним хрящем (*palatoquadratum*), і нинього – меккелевого хряща. Обидва ці віділи служать щелепами. Друга вісцеральна дуга, названа під'язиковою (гіоїдною), також поділяється на два відділи: верхній, гіомандбулярний хрящ (*hyomandibulare*) і нижній, гіїдний (*hyale*). З нюхової капсули розвиваються слізні і носові кістки, леміш. У своєму розвитку всі кістки, за винятком нижньої носової раквини і під'язикової кістки, проходять дві стадії скостеніння: мезенхімну та кісткову.

ЧЕРЕП МОЗКОВИЙ (лат. *cranium cerebralis*) – покрівна частина черепа, яку утврюють непарні кістки: потилична, клиноподіна, лобова, решітчаста, і парні: тім'яні та скрневі. Деякі кістки (клиноподібна і решітчаста), розташовані на межі мозкового і лицевого відділів, функціонально беруть участь і у фомуванні обох частин. Навколо зачатка голоного мозку на 1-му місяці утробного розвитку з мезенхіми формується сполучнотканинна облонка (перетинчаста стадія розвитку черепа). Ч. м., представляючи продовження хребетного стовпа, розвивається зі склеротомів головних сомітів, які закладаються в кількості 3–4 пар у потиличній ділянці навколо переднього кіця *chorda dorsalis* з мозкової капсули. З ранніх стадій ембріогенезу в черепі є отвори і канали. Це пояснюється тим, що мозок, судини і нерви розвиваються до виникнення перетинчастого і хрящового черепа. Тому всі канали і отвори в кістках формуються навколо цих утворень (див. статті окремо по кожній з перелічених кісток).

Ш

ШИЗАМНІОН (лат. *schizo* – подрібнюю, поділяю, розколюю, гр. *amnion* – оболонка; син.: схізамніон) – амніон, який виникає внслідок дегісценції амніобластів (амніогенних клітин). Характерний для розвитку зародка людини і деяких ссавців.

ШИЗОГОНІЯ (гр. *schizo* – подрібнюю, поділяю, розколюю, *gone*– сім'я; син.: схізогнія) – різновид безстатевого розмноження, що притаманне одноклітинним організмам (кров'яні споровики, корененіжки), при якму відбувається багаторазовий поділ ядра, а пізніше організм розпадається на чисельні особини (відповідно до числа ядер); спосіб безстатевого розмноження шляхом поділу на статеві та безстатеві зооїди (у найпростших).

ШИЗОЦЕЛЬ (гр. *schizo* – подрібнюю, пділяю, розколюю, *koiloma* – заглибина, прожнина) – порожнина шизамніона (схізаніона).

ШКІРА (лат. *derma*, гр. *cutis*) – загальний звнішній покрив тіла, складається з епі-дермісу і дерми; розвивається з двох зачатків – ектдермального і мезодермального зародкових листків. Під час гаструляції проспективна. Епідермальна частина Ш. утворюється з ек-тодерми. Спочатку ембріональний епідерміс складається з одного шару сплощених клітин, а на 2-му місяці в ембріона утворюється двшаровий епідерміс. Поверхневі плоскі клітни епідермісу (перидерма) зберігаються від 5-го тижня до 6-го місяця утробного розвитку, після чого відокремлюються; призматичні клтини глибокого другого шару при цьому псилено діляться, у результаті чого епідерміс стає багатошаровим. На 4–5-му місяці утроного розвитку в епідерміс вростають нервові закінчення і виникає здатність до сприйняття зовнішніх подразнень.

Однак рефлекси ровиваються пізніше – після розвитку іннервції м’язів та власне дерми.

ШЛУНОК (лат. *ventriculus*, гр. *stomach*, *gaster*) – порожнистий орган травного каналу, розташований між стравоходом і дванадцятипалою кишкою. Закладається на 4-му тижні ембріогенезу у вигляді веретноподібного розширення; на 6-му тижні має форму як у дорослих. Спочатку покритий серозною оболонкою і підвішений на ветральній і дорсальній брижах так, що мала кривина звернена вперед, велика – назад, кардіальна частина – догори, пілорична – донизу. Ріст кишкової трубки призводить до вздуття її в дорсально-вентральному вимірі, ріст продовжується уздовж дорсальнго краю. У процесі диференціювання і росту органів черевної порожнини, Ш. робить два повороти: 1) навколо вертикальної осі (ліва стінка стає передньою, права – задньою; мала кривина звернена вправо, велика крвина – ліворуч; 2) навколо сагітальної осі (кардіальний відділ розташований ліворуч від серединної площини, пілоричний віділ – праворуч). Епітелій Ш. і його залози розвиваються з ентодерми, інші шари стіки – з мезенхіми (спланхноплеври). Кінцвим результатом є те, що кардіальний кінець шлунка знаходиться ліворуч від серединної лінії, його тіло лежить майже під прямим ктом до серединної лінії, а пілорус знаходится праворуч від серединної лінії. У результаті росту шлунка вентральна брижа проходить майже вертикально від печінки до малої крвини, формуючи малий чепець. Дорсальна брижа (великий чепець) розширюється, пкриває кишку і проходить назад, де прикрплюється до задньої стінки живота.

ШЛУНОЧКИ ГОЛОВНОГО МОЗКУ (лат. *ventriculi cerebri*) – порожнини в голоному мозку заповнені спинномозковою

рідною. На 6-му тижні ембріонального розвитку передній і ромбоподібний міхури діляться кожен на два, і настає п'ятиміхурова стадія. Передній міхур диференціюється з утвореням кінцевого мозку, який розділяється пздовжньою щілиною на дві півкулі. Порожнна також ділиться, утворюючи бічні шлуночки (*ventriculi laterali*). Кожна півкуля розділяється на чотири частки; у відповідності з цим, прожнини бічних шлуночків діляться також на чотири частини: центральний відділ і три роги шлуночків. Лівий боковий шлуночок вважається першим, правий –другим. Бічні шлуночки сполучаються з третім шлуноком за допомогою міжшлуночкових отворів (Монро). Розташовуються нижче мозолистого тіла, симетрично по боках від серединної лнії. Третій шлуночок мозку (*ventriculus tertius*) знаходиться між зоровими буграми, має кілцеподібну форму, тому що в нього проростає проміжна маса зорових горбів; сполучається мозковим водопроводом середнього мозку з IV шлуночком (*ventriculus quartus*) – порожниною ромбоподібного мозку (міст, мозочок, довгастий мозок).

ШЛУНОЧКИ СЕРЦЯ (лат. *ventricili cordis*) – порожнини серця, які з'являються як артеріальні розширення в серцевій трубці. Ззовні міжшлуночкова борозна відокремлює правий і лівий шлуночки, а всередині вони відокремлені бульбовентрикулярним вистпом. Правий шлуночок походить із найбличої серцевої цибулини. Протягом змін в атровентрикулярному каналі проксимальна серцева цибулина формує правий шлуночок. Обидва шлуночки продовжують розширювтися до 7–8-го тижня. М'язова міжшлуночкова перегородка формується в результаті рошрення шлуночків. Стінки правого і лівого шлуночків

ростуть у напрямку діаметрально протилежному, що і утворює м'язову перегородку.

ШЛУНОЧОК СЕРЦЯ ЛІВИЙ (лат. *ventriculus sinister*) – відділ серця, який отрмує кров з лівого передсердя і виштовхує її в аорту.

ШЛУНОЧОК СЕРЦЯ ПРАВИЙ (лат. *ventriculus dexter*) – відділ серця, який отрмує кров з правого передсердя і виштовхує її в легеневий стовбур.

ШЛЯХИ ДИХАЛЬНІ (лат. *tractus respiratorius*) – органи, по яких повітря птрапляє до легень; починаються з ніздрів і ротової порожнини, далі повітря проходить в горло і гортань За гортанню іде трахея, яка роздвоюється на бронхи. Бронхи багаторазво діляться на дрібні дихальні трубки – брохіоли. Найтонші бронхіоли закінчуються мкроскопічними міхурцями – альвеолами. Ш. д. розвиваються з двох зачатків: ентодермалної і мезодермальної. Зачаток Ш. д. з'являється на 3-му тижні ембріонального розвитку у вгляді випинання епітелію вентральної поверні глоткової кишки. З неї формується трубка, каудальній кінець якої йде на формування трахеї і головних бронхів, а також їх епітелію. З мезенхіми на 8-му тижні утробного розвитку утворюються хрящі, сполучна тканина, м'язи, судини. Наприкінці 4-го місяця починається зачаток слизових залоз і поява еластичних волокон. Таким чином, до кінця 5-го місяця ембріонального розвитку всі основні елемети трахеї і головних бронхів майже сформвані. На 4-му тижні каудальний полюс легневого зачатка розділяється за допомогою поздовжньої борозни на праву і ліву легеневу бруньки. На 5-му тижні на кожному із зачатків з'являються кулясті виступи, аналоги майбуніх часток легені; на зачатку правої легені їх три, а на лівому – два. На кінцях цих виступів утворюються нові випинання, а

на останніх – ще нові, так що картина нагадує розвиток алвеолярної залози. На 6-му місяці формується бронхіальне дерево, на кінцях розгалужень якого утворюються ацинуси з альвеолами. Кожний зачаток легені окутує мезенхіма, яка проникає між частинами, що формуються, утворюючи сполучну тканину, гладенькі м'язи і хрящові пластинки в бронхах. До моменту народження альвеолярна фаза не закінчується і утворення альвеол продовжується і в пстнатальному періоді.

ШЛЯХИ ЛАНГМАНОВІ (лат. *tractus langmani*) – шляхи міграції первинних сттевих клітин. Згідно з уявленням J. Langman (1981), шлях міграції первинних статевих клтин починається з місця їх першого виявлення в жовтковому мішку поблизу сполучення здньої кишки і алантоїса вздовж кишки і пізнше в дорсальному напрямку вздовж дорсалної брижі в статевий гребінь. Вважають, що гонада, яка розвивається, секретує хемотасичний фактор. Він є атрактантом для первиних статевих клітин і затримує їх у кровононих капілярах гонад. Крім того, можливо, що ендотеліоцити гемокапілярів несуть на своїй поверхні речовину, яка зумовлює специфічну адгезію первинних статевих клітин.

ШЛЯХИ СЕЧОВИВІДНІ (лат. *tractus uropoeticus*) – наприкінці 4-го тижня з дрсальної стінки протоки мезонефроса в його каудальній частині виникає випинання, яке являє собою зачаток сечовода. Незабаром на кінці цього випинання утворюються роширення, які відповідають нирковій мисці і чашкам. Зачаток росте в краніальному нпрямку і вростає в каудальний відділ нефргенного тяжа. Метанефрогенна тканина у вгляді ковпачка оточує цей зачаток з усіх боків. У подальшому із зачатків ниркових чашок вростають сосочкові протоки і збірні трубочки

ШМІДТОВА КЛАСИФІКАЦІЯ ПРІОДІВ ЕМБРІОНАЛЬНОГО РОЗВИТКУ – класифікація, за якою розрізняють не два, а три періоди ембріонального розвитку: зародковий, передплодовий і плдовий. У зародковому періоді із запліднего яйця виникає організм, який має примітивні зачатки різних систем і органів. У передплдовому періоді (з 46-ї до 76-ї доби) відбувється інтенсивна анатомічна диференціація органів, що виникають у зародковому періоді, а також формуються нові зачатки – дифереціюється шлунок і м'язова тканина. Зачатки кишечнику розчленовуються на відділи, ровивається осьовий і периферійний скелет. У другій половині передплодового періоду виникають центри скостеніння в хрящових зчатках скелета, формуються частини обличчя, утворюється шия, розвивається кровоносна система і органи чуття, ускладнюється будова головного мозку, диференціюється печінка і підшлункова залоза, зачатки яких виникли в зародковому періоді; формуються ранні зачатки молочних залоз, утворюється фізілогічна пупкова грижа. До кінця передплодвого періоду відбувається диференціювання статевих залоз і стать зародка можна розрінити морфологічно. У плодовому періоді відбувається морфологічна і функціональна диференціація тканинних структур важливих систем і органів. Дозрівання цих структур рбить новонародженого життєздатним.

Щ

ЩЕЛЕПА ВЕРХНЯ (лат. *maxilla*) – пана кістка лицевого черепа, яка є похідним першої вісцеральної дуги (меккелевого хрща). У максилярних відростках мезенхімні клітини внаслідок диференціації перетврюються в остеобластні, які утворюють кіст-кову тканину Щ. в.

Наприкінці 2-го місяця з’являються піднебінні виступи. В утворенні піднебіння беруть участь середні носові і верхньощелепні відростки. З міжщелепної ділянки формується невелика трикутна средня частина піднебіння. Основна частина піднебіння утворюється з тієї ділянки Щ. в., яка виникає з верхньощелепних відростків. На кожному боці з’являються виступоподіні відростки, що ростуть до середньої лінії, приходять у контакт і зростаються один з одним, утворюючи основну частину піднбіння. Із первинного центру скостеніння поширюється дозаду, нижче очної ямки, до переду – у ділянці майбутніх різців і дгори – до лобового відростка, починається у верхній щелепі. Скостеніння поступово поширюється і на піднебінні відростка, у рзультаті чого формується тверде піднебіння. ЩЕЛЕПА НИЖНЯ (лат. *mandibila*) – парна кістка лицевого черепа, є похідною першої вісцеральної дуги. У міру злиття ниньощелепних відростків один з одним у їх мзенхімі відбуваються процеси диференціації з утворенням великої паличкопдібної платинки гіалінового хряща – меккелевий хрящ. Цей хрящ розташовується від ділянки вуха до ділянки злиття нижньощелепних відротків. По присередній лінії хрящі з обох боків трапляються, але не зростаються – між ними зберігається шар мезенхіми. На латеральній поверхні меккелевого хряща в ділянці його середньої третини на 6-му тижні формується потовщення мезенхіми. На 7-му тижні в діляці цього потовщення виявляються остеогенні острівці, які поширюються до серединної лінії і дозаду, і починається розвиток кісткової ткнини. Кістка, що розвивається, оточує нерви, які проходять уздовж меккелевого хряща, створюючи внутрішньокісткові канали. Оночасно формуються медіальна і латеральна кісткові пластинки коміркової

частини, які охоплюють зубні зачатки, що розвиваються. Гілка Щ. н. утворюється унаслідок швидкого поширення кісткової тканини дозаду в нпрямку І зяброві дуги; за такої умови відбвається відхилення її від ходу меккелевого хряща. Таким чином, Щ. н. формується до 10- го тижня шляхом розвитку кісткової тканини з остеогенних відростків мезенхіми та за бепосередньої участі меккелевого хряща. У пдальшому велика частина меккелевого хряща дегенеративно змінюється, порушується і розсмоктується, замінюючись кістковою ткниною.

ЩІЛИНИ ЛІМФАТИЧНІ (лат. *rima lymphatica*) – це міжклітинні простори, куди через тонку стінку кровоносних кпілярів надходить рідка складова частина крові з домішкою поживних речовин і фомених елементів крові (крім еритроцитів). До них, крім того, відносять: серозні прожнини (очеревини, плеври, навколосецевої сумки), порожнини шлуночків мозку, центральний канал спинного мозку, міоболонкові простори головного та спиного мозку, простори внутрішнього вуха, ока, периваскулярні і периневральні прстори, синовіальні порожнини суглобів і сухожильних піхв, порожнини підшкірних і міжм’язових сумок. З міжтканинних щілин лімфу виносять лімфатичні капіляри. Вони, зливаючись між собою, утворюють лімфтичні судини різних діаметрів. Лімфатичні судини більш чисельні і більш тонкостінні, ніж кровоносні, вони меншого діаметра і наповнені майже прозорою рідиною – лімфою. На 9–10-му тижнях ембріогенезу щілини стають синусами, а навколишня мзенхіма дає початок сполучно тканинним перегородкам і ретикулярній стромі. У прегородки проникають кровоносні судини. Заселення строми і В-лімфоцитами і

мкрофагами починається з 12–13-го тижня. Упродовж всього ембріогенезу переважають Т-лімфоцити. До 15–16-го тижня формється капсула і помітний крайовий синус. З 19–20-го тижня скупчення лімфоцитів утврюють дифузну кору, первинні лімфатичні вузлики (без центрів розмноження) і мозкві тяжі. Причому розвиток вузлів соматичної і змішаної груп дещо випереджає розвиток вузлів вісцеральної групи.

ЩІЛИНИ ЗЯБРОВІ (лат. *fissurae branchiales*) – непостійний ембріональний канал, що утворюється в результаті розротання ектодерми зябрових борозен, тимчсово прориває зяброві перетинки і сполучає зяброві борозни з зябровими кишенями. У людини Щ. з., що сполучають перші пари зябрових борозен і зябрових кишень, беруть участь у формуванні зовнішнього слухового проходу.

Я

ЯДЕРЦЕ (лат. *nucleolus*, син.: нуклеола) – щільне тільце всередині ядра в більшості клітин еукаріот. Складається з рибонуклепротеїдів – попередників рибосом. Зазвчай в ядрі міститься одне Я., яке формується на визначених локусах хромосом – ядерцвих організаторах, де розташовуються серії генів, які кодують рибсомальну РНК (рРНК).

ЯДРО ІНТЕРФАЗНЕ (лат. *nucleus interphasus*) – ядро клітини, яка знаходится в інтерфазі. Має оболонку (нуклеолему), яка складається з двох біологічних мембран та не є суцільною, а має ядерні пори – отври діаметром 80–90 нм, заповнені складними глобулярними та фібрилярними структурами (комплекс пори). В Я. і. спостерігаються зерна (грдочки) хроматину, що є структурним анлогом хромосом,

які можна побачити лише під час мітозу. Найбільш щільною структурою є ядерце.

ЯДРО(лат.*nucleus*,гр.*karyos*) – обов'язковий компонент клітини в багатьох одноклітинних і всіх багатоклітинних організмах. За наявнітю або відсутністю в клітинах оформленого Я. всі організми поділяють на еукаріот і пркаріот. Основні відмінності полягають у стпені відокремленості генетичного матеріалу (ДНК) від цитоплазми і в утворенні в еукаріот складних ДНК-вмісних структур – хромосом. Шляхом реалізації закладеної в генах спадквої інформації Я. управляє білковим синтезом, фізіологічними і морфологічними процесами в клітині. Функції Я. здійснюються в тісній взємодії з цитоплазмою. Переважна більшість клітин людського організму містить одне Я., але бувають двоядерні і багатоядерні клітини. За формою Я. найчастіше бувають сферичні, але можуть мати й інші форми – паличко-, бобо-, кільцеподібну, сегментовану. Розміри Я. коливаються від 3–4 до 40 мкм.

ЯЄЧКО (лат. *testis*, гр. *orchis*, *dydimis*; син.: сім'яник, чоловіча гонада) – чоловіча сттева залоза (парний орган), де відбувається сперматогенез і утворення чоловічих статвих гормонів – андрогенів (тестостерон). Зачаток Я. розташований високо в заочере-винному просторі порожнини живота, а в процесі розвитку зміщується в каудальному напрямку. Я. починають утворюватися на 6-му тижні ембріогенезу. Від обох статевих валиків у кожну первинну нирку вростають тяжі епітліальних клітин – статеві шнури, у товщі яких містяться гоноцитобласти. Зі статевих шнурів утворюються звивисті і прямі сім'яні трубоки, а також сітка яєчка. Тільки на шостому місяці утробного розвитку в сім'яних трубоках гоноцити починають диференціюватися на сперматогонії. У подальшому в

прямих сім'яних трубочках і в стінці Я. гоноцити рдукуються. Із целомічного епітелію статевих валиків розвиваються сустентоцити Я., з мзенхіми первинної нирки – ендокриноцити, а з гоноцитобластів – гоноцити і сперматгенні клітини. Виносні протоки Я. і над'яєчка утворюються з канальців первинної нирки.

ЯЄЧНИК (лат. *ovarium*. гр. *ophoron*) – жноча статева залоза, в якій дозрівають жіночі статеві клітини – яйцеклітини. Починають утворюватися на восьмому тижні ембріогнезу з серединної (проміжної) частини мездерми (ніжок), зокрема зі статевої складки. Від обох статевих валиків у кожну первинну нирку вростають тяжі епітеліальних клітин – статеві шнури, у товщі яких містяться первині статеві клітини – гоноцитобласти. Але при диференціації індиферентних статевих залоз у Я. вони відразу розділяються на два первині шари: зовнішній кірковий і внутрішній моковий. Я. входить у порожнину малого таза, де фіксується на задньому листку широкої зв'язки матки, при цьому його серозна облонка редукується.

ЯЗИК (лат. *lingua*, гр. *glossa*) – м'язовий орган порожнини рота, у людини виконує кілька функцій: є органом членороздільної мови, оскільки більшість звуків вимовляється за його участю; перемішує їжу з однієї частини порожнини рота в іншу; є органом смаку. Зачток передньої частини Я. вперше з'являється на 4-му тижні ембріогенезу у вигляді двох лтеральних язикових підвищень та одного мдіального підвищення (непарного горбка), які походять з I зябрової дуги зародка. Зачатком задньої частини Я. є другий медіальний гобик, що має назву під'язикового підвищення, або скоби (copula), і походить з II та III зябрвих дуг. Зачатки передньої частини Я. вкриті

ектодермальним епітелієм дна ротової ямки, тоді як зачаток задньої частини Я. вкриває етодермальний епітелій передньої кишки зродка. З ростом латеральні язикові підвищеня обростають непарний горбик і разом з ним формують передні 2/3, або тіло. Я. проміжок між непарним горбком та під'язиковими півищеннями перетворюється в межову борону. Переважна більшість м'язових волокон Я. утворюється з міобластів, які походять з потиличних сомітів. Межа між передньою та задньою частинами Я. – примежова лінія. Епітелій слизової оболонки Я., в тому числі і сосочків (багатошаровий, плоский, незроговлий), розвивається з ектодерми ротової бути; поперечносмугасті м'язи Я. – з мезодерми потиличних міотомів.

ЯЙЦЕКЛІТИНА, КЛАСИФІКАЦІЯ – в основу класифікації покладена кількість жовтка в їх цитоплазмі. За цією ознакою яйцеклітини поділяють на: алецитальні (без жовтка); оліголецитальні (маложовткові); мзолецитальні (з середньою кількістю жовтка); полілецитальні (багатожовткові). Інша класфікація заснована на розподілі жовтка в цтоплазмі. За цією ознакою розрізняють: ізлецитальні або гомолецитальні яйцеклітини (від гр. *is*або *hom*– рівно-, однорідно-; *lecythos* – жовток), в яких жовток розподілний рівномірно в цитоплазмі; телолецитальні яйцеклітини (від гр. thelos – кінець), в яких жовток розподілений нерівномірно; центрлецитальні – яйцеклітини, в яких жовток знходиться в центрі.

ЯЙЦЕКЛІТИНА (лат. *ovum*, гр. *oon* – яйце) – жіноча статева клітина. Розвиток Я. пов'язаний з ростом і розвитком первинних фолікулів, що перебувають у кірковому шарі яєчників. Дозрівання Я. умовно можна роділити на дозрівання ядра і дозрівання цтоплазми. Під дозріванням ядра розуміють сукупність процесів, які переводять ядро із

стадії диплотени I (або стадії гермінативного пухирця) до метафази другого мейотичного поділу. Дозрівання ядра не включає в себе завершення мейозу, оскільки тільки проникнення сперматозоїда в середину Я. викликає завершення другого редуктивного поділу. Від настання періоду статевого дозрівання до мнопаузи в жінок у кожному менструальному циклі зазвичай дозріває одна Я. До моменту народження дівчинки всі її Я. сформовані; птім у кожному менструальному циклі відбувється відбір і вибіркове дозрівання. Після цього вона виходить з яєчника і рухається через маткову трубу в порожнину матки. Вихід однеї зрілої клітини в порожнину тіла матки називається овуляцією. Овоцит першого порядку перетворюється в овоцит другого порядку при відщепленні першого полярного тільця. У момент овуляції овоцит другого порядку виявляється блокованим на стадії метафази другого мейотичного поділу.

ЯЙЦЕПРОВІД (лат. *oviductus*, *tuba uterina*; маткові труби, фоллопієві труби) – протока самок тварин, людини, яка служить для введення зрілих яєць (яйцеклітин), що утврюються в яєчнику. Просування яйця вздовж Я. відбувається за рахунок скорочення його м'язових стінок або завдяки миготінню війок епітелію, який вкриває його внутрішню пверхню. Звичайно, в Я. яйцеклітина обволкується так званими третинними яйцевими оболонками. Покривні речовини виділяє стіка всього Я. або інколи його окремі ділянки. У хребетних розширений канал Я. називається маткою (лат. uterus). Частини Я., які підхдять до матки і в яких відбувається запліднення яєць, у ссавців називаються матковими трубми. В організмів з внутрішнім заплідненням (якщо Я. при цьому відкривається назовні) кінцевий відділ утворює піхву (лат. vagina). Див. також Оболонки яйцеві.

ЯМКА ІМПЛАНТАЦІЙНА (лат. *fossa implantationes*) – дефект в епітелії слизової оболонки матки, який утворюється внаслідок літичної діяльності трофобласта під час імплантації. З часом імплантаційна ямка закривається за допомогою імплантаційного коагуляту, що виникає із залишків зруйновної тканини слизової оболонки матки, крові та фібрину (operculum). Над цим тимчасовим покриттям на 12-й день після запліднення настає повна регенерація ендометрія (див. також *Коагулят імплантаційний*).

ЯМКА ІНВАГІНАЦІЙНА (лат. *in* – в, *vagina* – вагіна, оболонка) – заглиблення у вигляді півдугової борозни на поверхні бластули амфібій на межі між анімальним і вегетативним полюсами. При цьому опкла (конвексна) частина борозни обернена до майбутнього головного кінця зародка.

ЯМКА РОТОВА (лат. *stomodaeum*; син. стомодеум) – ектодермальне вп'ячування на передньому кінці тіла зародка, до якого прилягає сліпо замкнений передній кінець кишкової трубки, місце утворення ротового отвору. У вигляді вип'ячування ектодеми розташовується під звисаючим над нею лобовим горбком і росте назустріч сліпому кінцю кишкової трубки. У результаті злиття дна Я. р. (ектодерма) і сліпого кінця певинної кишки (ентодерма) утворюється ртоглоткова мембрана, яка наприкінці 3-го тижня ембріогенезу проривається, передній відділ кишкової трубки (глотки) відкривається в Я. р. На бічній поверхні головної кишки (глоткова частина) у 3–5-тижневих зародків утворюється випинання ентодеми – зяброві кишені; ззовні назустріч їм ростуть випинання ектодерми – зяброві щілини. Ділянки тканини у вигляді підвщень, розташованих між сусідніми зябрвими кишенями і щілинами на

передньбоковій поверхні шиї ембріона, утворюють зяброві дуги.

ЯМКА ЦЕНТРАЛЬНА (лат. *fovea centralis*) – невелике поглиблення, що знходиться в центрі жовтої плями (лат. *macula lutea*) сітчастої оболонки ока. Дно Я. ц. носить назву «*fundus foveae*». За місцем свого станвища Я. ц. відповідає приблизно задньому полюсу очного яблука. У напрямку до неї шари сітківки стають тонкими, а деякі навіть зникають. Спершу майже зникає шар нерввих волокон, потім внутрішній гангліозний і ретикулярний шари і т.д. На дні заглиблення залишається лише шар нейроепітелію, який тут складається з одних клітин-колб.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Alanen J., Leskinen M., Sairanen M. et al. (2019). Fetal nuchal translucency in severe congenital heart defects: experiences in Northern Finland. *J Matern Fetal Neonatal Med*, 32(9), 1454–1460. DOI: https://doi.org/10.1080/14767058.2017.1408067

2. Антонюк О.П., Прокопчук Н.М., Гельнер Н.В., Корінець Я.М. *Пренатальна діагностика природжених вад розвитку людини: методичні рекомендації*. Чернівці: БДМУ. 2018. 30 с.

3. Антонюк О.П., Яковець К.І., Прокопчук Н.М. Можливості ультразвукової діагностики хромосомної патології. *Буковинський медичний вісник*, №4, 2016, 236–242. URL: https://core.ac.uk/download/pdf/144960739.pdf

4. Atala A., Lanza R., Mikos A.G., Nerem R. *Principles of Regenerative Medicine*. 3rd ed. 2019. 1430 p. DOI: https://doi.org/10.1016/C2015-0-02433-9

5. Bilardo C.M., Muller, Lichtenbelt K.D. et al. Detection of fetal chromosomal anomalies: does nuchal translucency measurement have added value in the era of non-invasive prenatal testing? *Prenat Diagn*, 35(7), 2015. 663–668.

6. Бойчук Т.М., Олійник І.Ю., Антонюк О.П., Пикалюк В,С. Природжені вади розвитку людини. Загальні положення тератології.Чернівці: Медуніверситет- 2015. 361с.

7. Бойчук Т.М., Антонюк О.П., Прокопчук Н.М., Корінець Я.М. Спосіб пренатальної діагностики хромосомної патології ультразвуковими маркерами: пат. UA 115287 U. 2017. 10 квітня.

8. Веропотвелян М.П. Рідкісні трисомії: частота, спектр, летальність на ембріональному та фетальному етапах. *ScienceRise: Medical Science*, 2(10) .2017.

9. Goddijn M., Leschot N.J. Genetic aspects of miscarriage. *Baillieres Best Pract Res Clin Obstet Gynaecol*, 14, 2000. 855–865.

10. Grande M., Stergiotou I., Pauta M. et al. Parental Origin of the Retained X Chromosome in Monosomy X Miscarriages and Ongoing Pregnancies. *Fetal Diagn Ther*, 45(2), 2019. 118–124. DOI: https://doi.org/10.1159/000480499

11. Grafman J.H. *Encyclopedia of the Human Brain*. Reference Work. 2nd ed. 2025. DOI: https://doi.org/10.1016/B978-0-12-820480-1.00191-1

12. Gupta R.C. *Reproductive and Developmental Toxicology*. 3rd ed. 1535 p. 2022. DOI: https://doi.org/10.1016/C2020-0-02230-9

13. Hook E.B., Warburton D. Turner syndrome revisited: review of new data supports the hypothesis that all viable 45,X cases are cryptic mosaics with a rescue cell line. *Human Genetics*, 133, 2014. 417–424.

14. Kumar D., Wilde A.A.M., Elliott P.M. *Genomic and Molecular Cardiovascular Medicine*. In: *Genomic and Precision Medicine in Clinical Practice*. 2024. DOI: https://doi.org/10.1016/C2019-0-04935-7

15. Maribel G., Stergiotou I., Pauta M. et al. Parental origin of the retained X chromosome in monosomy X miscarriages and ongoing pregnancies. *Fetal Diagn Ther*, 45(2), 2019. 118–124.

16. Masihi S., Barati M., Mohamadjafari R., Hashemi M. Assessment of nasal bone in first trimester screening for chromosomal abnormalities in Khuzestan. *Iran J Reprod Med*, 12(5), 2014. 321–326.

17. Morriss-Kay G., Srinivas S. *Kaufman's Atlas of Mouse Development Supplement: With Coronal Sections*. 2nd ed. 2024. 482 p. DOI: https://doi.org/10.1016/C2023-0-00224-2

18. Ocklenburg S., Güntürkün O. *The Lateralized Brain: The Neuroscience and Evolution of Hemispheric Asymmetries*.

2nd ed. 2024. 445 p. DOI: https://doi.org/10.1016/C2021-0-02209-4

19. Petersen O., Smith E., Opstal D.V. et al. Nuchal translucency of 3.0–3.4 mm: an indication for NIPT or microarray? *Acta Obstet Gynecol Scand*, 99(6), 2020. 765–774. DOI: https://doi.org/10.1111/aogs.13877

20. Пикалюк В.С., Османов А.Ю. *Онто-, філогенез органів і систем*. Сімферополь. 2011. 312 с.

21. Півторак В.І., Кобзар О.Б., Білаш С.М., Ткач Г.Ф. та ін. *Клінічна анатомія та оперативна хірургія: підручник у двох томах. Том 1* / за ред. В.І. Півторака, О.Б. Кобзаря. Вінниця: Нова Книга. 2021. 530 с.

22. Півторак В.І., Кобзар О.Б., Білаш С.М., Ткач Г.Ф. та ін. *Клінічна анатомія та оперативна хірургія: підручник у двох томах. Том 2* / за ред. В.І. Півторака, О.Б. Кобзаря. Вінниця: Нова Книга. 2025. 528 с.

23. Прокопчук Н.М., Ніколенко М.І., Корінець Я.М., Іванів Ю.А. Оцінка результатів пренатальної діагностики вроджених вад розвитку плоду. *Перспективи та інновації науки*, №10, 2023. 796–808. DOI: https://doi.org/10.52058/2786-4952-2023-10(28)-796-808

24. Prokopchuk N.M., Nikolenko M.I., Lozynska M.R., Antoniuk O.P., Korinetz Ya.M., Ivaniv Y.A. Clinical, ultrasound and cytogenetic characteristics of fetuses with increased nuchal translucency. *Proceedings of the Shevchenko Scientific Society*, Vol. 72, No. 2. 2023. DOI: https://doi.org/10.25040/ntsh2023.02.15

25. Ranganathan S., Cannataro M., Khan A.M. *Encyclopedia of Bioinformatics and Computational Biology*. Reference Work. 2nd ed. 2025. DOI: https://doi.org/10.1016/B978-0-323-95502-7.00063-4

26. Shoba R., Cannataro M., Khan A.M. *Encyclopedia of Bioinformatics and Computational Biology*. 2nd ed. 2025. DOI: https://doi.org/10.1016/B978-0-323-95502-7.00063-4

27. Sobotta J. *Атлас анатомії людини. У 2 т.* / наук. ред. В.Г. Черкасов, пер. з нім. О.І. Ковальчук. К.: Український медичний вісник. Т.1. 2009. 987 с.

28. Тератологічний тлумачний словник./уклад. В,С,Пикалюк. Вид. 2-ге. Доповнене , перероблене.- Луцьк:Вежа-Друк,.- 2019. 560 с.

29. Tan W.-H., Gilmore E.C., Baris H.N. Human Developmental Genetics. In: *Reference Module in Biomedical Sciences*. 2014. DOI: https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801238-3.05488-X

30. Tollefsbol T. *Epigenetics in Human Disease*. In: *Translational Epigenetics*. 3rd ed.2023. DOI: https://doi.org/10.1016/C2022-1-00502-5

Зміст

С.

ПЕРЕДМОВА 4

Умовні скорочення..... 6

Українська абетка 6

ЧАСТИНА І. ЗАГАЛЬНА ЕМБРІОЛОГІЯ 7

1.1. Основні стадії онтогенезу 7

1.2. Класифікація яйцеклітин..... 9

1.3. Гістогенез та органогенез 10

1.4. Розвиток позазародкових органів 13

1.5. Періодізація життя зародка людини 29

1.6. Критичні періоди розвитку людини..... 37

ЧАСТИНА ІІ. ТОПОГРАФО-СИСТЕМНА ЕМБРІОЛОГІЯ..... 40

2.1. Розвиток скелета тулуба 40

2.2. Розвиток кінцівок 46

2.3. Розвиток черепа 57

2.4. Розвиток суглобів 60

2.5. Розвиток м'язів 62

2.5.1. Ембріогенез тканин..... 62

2.5.2. Ембріогенез м'язів 67

2.5.3. Розвиток фасцій шиї..... 70

2.6. Розвиток щелепно-лицевої системи і порожнини рота 71

2.6.1. Ротова ямка (бухта) і зябровий апарат 71

2.6.2. Розвиток лиця і первинної ротової порожнини 72

2.6.3. Розвиток нижньої і верхньої щелеп 74

2.6.4. Розвиток піднебіння та поділ первинної ротової і носової порожнин 75

2.6.5. Розвиток язика 77

2.6.6. Розвиток слизової оболонки порожнини рота 79
2.6.7. Розвиток слинних залоз 81
2.6.8. Розвиток зубів 82
2.7. Розвиток порожнини тіла 98
2.8. Розвиток травної системи 103
2.9. Розвиток органів дихання 109
2.10. Розвиток сечовидільної системи 111
2.11. Розвиток статевої системи 119
2.12. Розвиток серцево-судинної системи 127
2.12.1. Розвиток кровоносної системи 127
2.12.2. Розвиток твердої мозкової оболони та її пазух 135
2.12.3. Розвиток лімфатичної системи 141
2.13. Розвиток ендокринних залоз 144
2.13.1. Класифікація ендокринних залоз 144
2.13.2. Розвиток центральних ендокринних залоз 148
2.13.3. Розвиток периферійних ендокринних залоз 151
2.13.4. Розвиток дифузної ендокринної системи 157
2.14. Розвиток органів кровотворення та імунного захисту 158
2.15. Розвиток нервової системи 161
2.15.1. Розвиток соматичної нервової ситеми 161
2.15.2. Розвиток вегетативної нервової системи 167
2.15.3. Розвиток черепних нервів 173
2.16. Розвиток органів чуття 175
2.16.1. Розвиток органа зору 175
2.16.2. Розвиток органа слуху і рівноваги 176
2.16.3. Розвиток органа нюху 178
2.16.4. Розвиток органа смаку 179
2.17. Розвиток шкіри та її похідних 181

ЧАСТИНА III. РАННЯ ДІАГНОСТИКА РОЗВИТКУ ПЛОДІВ 185
Клінічні методи діагностики плодів.....204
ЧАСТИНА IV. СЛОВНИК ЕМБРІОЛОГІЧНИХ ТЕРМІНІВ 218
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....637

НАВЧАЛЬНО-МЕТОДИЧНЕ ВИДАННЯ

Пикалюк Василь Степанович
Антонюк Ольга Петрівна
Ткач Геннадій Федорович
Прокопчук Наталія Миколаївна

ЕМБРІОЛОГІЧНИЙ СЛОВНИК

Друкується в авторській редакції

644