

**В. П. НОВАК**  
**О. С. БЕВЗ**  
**А. П. МЕЛЬНИЧЕНКО**

# **ЦИТОЛОГІЯ, ГІСТОЛОГІЯ, ЕМБРІОЛОГІЯ**

**ПІДРУЧНИК**

(3-є видання, змінене і доповнене)

*За загальною редакцією  
доктора біологічних наук, професора В. П. Новака*

Львів  
«Магнолія 2006»

*Затверджено Вченою радою  
Білоцерківського національного аграрного університету*

### **Рецензенти:**

**Н. В. Дєдх**, доктор біологічних наук, професор, провідний науковий співробітник відділу патофізіології опорно-рухового апарату, Державної установи «Інститут геронтології ім. Д. Ф. Чеботарьова НАМН України», м. Київ.

**Ю. Б. Чайковський**, доктор медичних наук, професор, член-кориспондент НАМН України, завідувач кафедри гістології та ембріології Національного медичного університету імені О. О. Богомольця

**І. В. Яценко**, завідувач Бюро судово-ветеринарних досліджень, доктор ветеринарних наук, професор, академік Академії наук вищої освіти України, бакалавр юриспруденції, завідувач кафедри ветеринарно-санітарної експертизи та судової ветеринарної медицини Харківської державної зооветеринарної академії.

### **Новак В. П.**

Н72 **Цитологія, гістологія, ембріологія** : підручник / В. П. Новак, О. С. Бєвз, А. П. Мельниченко; за заг. ред. В. П. Новака. – 3-є вид., змін. і доп. – Львів : «Магнолія 2006» – с. 436. – Іл. 176, Бібліограф. наймен. 215.

ISBN 978-617-574-164-1

У третьому виданні підручника на сучасному рівні викладені закономірності організації живої матерії на різних мікроскопічних рівнях, основи загальних гістології, цитології та ембріології.

У розділі цитології представлено нові відомості про будову клітин та їх похідних. Розділ гістології присвячений мікроскопічній будові тканин організму: епітеліальній, сполучній, м'язовій, нервовій та мікроструктурі систем органів. В розділі ембріології розглядаються процеси розвитку хребетних (ланцетника, амфібій, птахів та ссавців) з моменту запліднення до утворення сформованого організму.

Всі терміни наведені відповідно до міжнародних ветеринарних гістологічних номенклатур.

Для викладачів і студентів факультетів ветеринарної медицини аграрних закладів освіти 3–4 рівнів акредитації та для студентів закладів освіти 1–2 рівнів акредитації.

УДК 636:611.013/.018(075.8)

## Зміст

<b>ПЕРЕДМОВА ДО ТРЕТЬОГО ПЕРЕВИДАННЯ</b> .....	6
<b>ВСТУП</b> .....	8
Короткий історичний огляд розвитку цитології, гістології та ембріології .....	8
Розвиток гістології, цитології та ембріології в Україні .....	10
Методи гістологічного дослідження .....	11
<b>Розділ 1</b>	
<b>ОСНОВИ ЗАГАЛЬНОЇ ЦИТОЛОГІЇ</b> .....	17
1.1. Клітинна теорія. Хімічний склад та властивості цитоплазми .....	17
1.2. Структурні компоненти клітин .....	22
1.2.1. Міжклітинні контакти .....	25
1.2.2. Цитоплазма .....	26
1.2.3. Ядро (nucleus) .....	41
1.2.4. Репродукція клітин .....	45
1.2.5. Життєдіяльність клітини .....	56
<b>Розділ 2</b>	
<b>ЕМБРІОЛОГІЯ</b> .....	63
2.1. Основи порівняльної ембріології .....	63
2.2. Статеві клітини .....	65
2.3. Гаметогенез .....	74
2.4. Запліднення .....	80
2.5. Ранні етапи ембріогенезу хребетних .....	82
2.6. Розвиток амфібій .....	88
2.7. Розвиток птахів .....	94
2.8. Розвиток ссавців .....	102
2.9. Особливості розвитку приматів .....	113
2.10. Трансплантація зародків .....	114
<b>Розділ 3</b>	
<b>ЗАГАЛЬНА ГІСТОЛОГІЯ</b> .....	119
3.1. Загальна гістологія – вчення про походження, будову та функціональне значення тканин .....	119
3.2. Епітеліальні тканини .....	121
3.2.1. Загальна характеристика та класифікація .....	121
3.2.2. Будова різних видів епітелію .....	125
3.3. Сполучна тканина (опорно-трофічна) .....	131
3.3.1. Тканини внутрішнього середовища .....	132
3.3.2. Кровотворення (гемопоез) .....	147
3.3.3. Скелетні тканини .....	161

3.4. М'язова тканина .....	175
3.4.1. Гладка (непосмугована) м'язова тканина.....	176
3.4.2. Посмугована м'язова тканина.....	178
3.5. Нервова тканина.....	184
3.5.1. Нервові клітини.....	186
3.5.2. Нейроглія.....	189
3.5.3. Нервові волокна .....	192
3.5.4. Синапси.....	195
3.5.5. Нервові закінчення .....	197

## Розділ 4

<b>СПЕЦІАЛЬНА ГІСТОЛОГІЯ .....</b>	<b>205</b>
4.1. Шкіра та її похідні.....	205
4.1.1. Розвиток та будова волосини.....	209
4.1.2. Рогові утворення шкіряного покриву.....	211
4.1.3. Молочна залоза .....	213
4.1.4. Шкіра птахів та її похідні.....	215
4.2. Апарат травлення .....	216
4.2.1. Органи ротової порожнини.....	219
4.2.2. Передня кишка (стравохід, шлунок).....	231
4.2.3. Тонка кишка (порожня, дванадцятипала) .....	237
4.2.4. Товста кишка.....	242
4.2.5. Очеревина .....	244
4.2.6. Печінка .....	245
4.2.7. Підшлункова залоза.....	252
4.2.8. Апарат травлення птахів.....	256
4.3. Органи дихання.....	261
4.3.1. Повітроносні шляхи та респіраторний відділ.....	261
4.3.2. Особливості гістологічної будови легень птахів.....	268
4.4. Органи сечовиділення .....	269
4.4.1. Нирки .....	270
4.4.2. Сечовивідні шляхи .....	277
4.4.3. Органи сечовиділення птахів.....	278
4.5. Ендокринна система.....	279
4.5.1. Центральні регуляторні утворення ендокринної системи....	280
4.5.2. Периферійні ланки ендокринної системи .....	287
4.5.3. Дисоційована ендокринна система.....	293
4.5.4. Особливості органів ендокринної системи птахів.....	294
4.6. Серцево-судинна система .....	295
4.6.1. Кровоносні судини .....	296
4.6.2. Лімфатичні судини.....	306
4.6.3. Серце.....	308
4.7. Органи гемопоезу та імунологічного захисту.....	313
4.7.1. Кістковий мозок.....	314

4.7.2. Тимус (вилочкова, зобна залоза).....	315
4.7.3. Клоакальна (фабрицієва) сумка птахів .....	319
4.7.4. Селезінка.....	319
4.7.5. Лімфатичні вузли .....	323
4.8. Статева система .....	329
4.8.1. Статеві органи самця .....	330
4.8.2. Статеві органи самки .....	336
4.8.3. Особливості будови статевої системи птахів .....	346
4.9. Органи нервової системи .....	348
4.9.1. Оболонки мозку.....	351
4.9.2. Спинний мозок .....	353
4.9.3. Головний мозок.....	356
4.9.4. Вегетативний відділ нервової системи .....	367
4.9.5. Вікові зміни нервової системи та її кровопостачання.....	371
4.10. Органи чуття .....	373
4.10.1. Орган зору .....	374
4.10.2. Орган слуху та рівноваги.....	386
<b>СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ .....</b>	<b>401</b>
<b>ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК .....</b>	<b>409</b>
<b>ДОДАТКИ .....</b>	<b>411</b>

*Пам'яті вчителя, доктора біологічних наук, професора,  
Заслуженого діяча науки і техніки УРСР П.О. Ковальського  
присвячується це видання*

## **ПЕРЕДМОВА ДО ТРЕТЬОГО ПЕРЕВИДАННЯ**

Автори висловлюють особливу вдячність за роботу над першим і другим виданнями підручника та схиляють голови перед світлою пам'яттю доктора ветеринарних наук, професора, завідувача кафедри гістології і ембріології Харківської державної зооветеринарної академії М.Ю. Пилипенка та кандидата біологічних наук, доцента кафедри гістології, Національного університету біоресурсів та природокористування України Ю.П. Бичкова. Ми продовжуємо їх традиції щодо розуміння біологічних закономірностей гістологічних структур на сучасному рівні.

Цитології, гістології і ембріології поряд з анатомією, фізіологією, генетикою та біохімією належить важливе місце, оскільки вони є фундаментом ветеринарної освіти. Ці науки є не лише важливою передумовою в пізнанні загальних біологічних закономірностей, що визначають життя тваринного організму на всіх етапах його онтогенезу, а й створюють необхідну базу для вивчення клінічних дисциплін – патологічної анатомії, хірургії, внутрішніх незаразних хвороб, акушерства і гінекології, імунології, біотехнології, інфекційних та паразитарних захворювань тощо. Для лікаря ветеринарної медицини значення цитології, гістології і ембріології зростає за вирішення проблем проліферації клітин, які вирощують в штучних умовах, збереження статевих клітин для штучного запліднення, використання сексованої сперми для отримання бажаного відтворення, діагностики причин ембріональної смертності та трансплантації ембріонів, періодизації розвитку зародків. Сучасна ветеринарна медицина широко застосовує гістологічні методи за гематологічних досліджень, експертизи продукції тваринництва, біопсії та інших сучасних методів діагностики.

Цитологія та ембріологія є початковими дисциплінами у тому розумінні, що вони дають основні елементи понять про тонку і найтоншу будову та функціональні прояви життя на субклітинному, клітинному, тканинному і органному рівнях. Їх вивчають студенти на початку своєї дороги у велику, важку і відповідальну науку – ветеринарну медицину. За обсягом об'єктів дослідження та глибиною пізнання ветеринарна медицина є, як говорив академік К.І. Скрябін, найцікавішою галуззю людського пізнання.

Обмежений обсяг підручника зобов'язав авторів коротко, інколи конспективно представити необхідний матеріал і за визначення окремих його розділів зберегти основні положення та цілісність дисципліни.

Поряд із засвоєнням теоретичного курсу студент зможе навчитися працювати з мікроскопом, оволодіти основними навичками виготовлення гістологічних препаратів та аналізувати їх щодо специфіки будови клітин, тканин і органів, читати електронні мікрофотографії внутрішньоклітинних та тканинних структур тваринного організму, пройти гістологічні квести для самоперевірки.

Підручник підготовлено відповідно до чинної типової програми, він є систематизованим курсом лекцій з ілюстраціями, що може стати основою для набуття студентами сучасних фундаментальних знань закономірностей структурної організації та гістогенезу клітин, тканин, органів не тільки з метою пізнання загальнобіологічних законів, що визначаються життям, але й для творчого управління життєвими процесами організму: обміном речовин, розвитком, ростом, спадковістю, репродукцією, продуктивністю. Студентам пропонують контрольні питання для самоперевірки, а також проходження різноманітних квестів для закріплення та аналізу матеріалу. Це особливо важливо на сучасному етапі, коли закладаються основи біологічного мислення і розуміння складних процесів життєдіяльності організму тварини, а також на перспективу – для подальшого логічного встановлення діагнозу та вибору адекватного лікування.

Третє видання підручника перероблене та доповнене з урахуванням досягнень сучасної науки, організації навчального процесу і досвіду викладання гістології у провідних вищих навчальних аграрних та медичних закладах України й зарубіжжя.

Підручник написано відповідно до «Програми з гістології, цитології і ембріології», рекомендованої Міністерством освіти і науки України.

У кожному розділі внесені уточнення, важливі з погляду набуття спеціальних (фахових) компетентностей студентами з дисципліни «Цитологія, гістологія та ембріологія».

Розділи підручника істотно перероблені, повністю оновлені та доповнені ілюстративним матеріалом.

У роботі використано «Міжнародну ветеринарну гістологічну номенклатуру (Термінологічний словник)» за редакцією В.Т. Хомича.

Автори висловлюють подяку гістологам, цитологам і ембріологам, які брали участь в обговоренні матеріалів та рецензентам за побажання і критичні зауваження, викладені в рецензіях і висловлені в дискусіях, які були враховані та виправлені.

*Перший проректор Білоцерківського національного аграрного університету,  
академік Академії наук вищої школи України,  
доктор біологічних наук, професор кафедри  
анатомії та гістології ім. П.О. Ковальського В.П. Новак*

## ВСТУП

### Короткий історичний огляд розвитку цитології, гістології та ембріології

Гістологія (histos – тканина, logos – вчення) – в широкому розумінні наука, яка вивчає тонку і найтоншу будову, розвиток та функціонування структур організму тварини і людини. Термін гістологія вперше введений в науку німецьким вченим К. Майєром у 1819 р.

*Завдання* сучасної гістології полягає у тому, щоб сформувати науковий світогляд про єдність органічної природи. Різноманітні методики гістологічних досліджень дають змогу вивчати організм на різних рівнях – субклітинному, клітинному, тканинному, органному.

Гістологія належить до морфологічних наук – вчення про форму та будову організмів. Морфологія має тривалу історію, проте лише в XVIII столітті сформувалася у спеціальну науку. Й.В. Гете першим, у 1796 р., застосував термін морфологія, яку він визначив як вчення про форму, утворення і перетворення органічних тіл.

Морфологія тварин (і людини також) є сукупністю наук, об'єднаних спільністю об'єкта досліджень. Завданням цих наук є дослідження із застосуванням різних методів усіх проявів форм та структури. Розвиток морфології поділяють на три періоди:

- макроскопічний;
- мікроскопічний;
- ультрамікроскопічний.

*Макроскопічний* розвиток морфології припадає на античний період Середньовіччя і закінчується початком XIX століття. У цей період структурні зміни в органах за різних хвороб вивчали з урахуванням особливостей їх кольору, розмірів, консистенції тощо.

Початок другого – *мікроскопічного* періоду розвитку морфології ознаменувався створенням світлового мікроскопа (XVII – XVIII століття).

Перший складний мікроскоп був виготовлений в Голландії чи Англії, тобто в найбільш передових на той час країнах. Розвитку мікроскопічного періоду сприяла розробка техніки мікроскопічного дослідження (1787 – 1869). Прогрес кожної науки є результатом спільних зусиль дослідників різних країн. У XVIII та на початку XIX століть проведено значну кількість досліджень, в результаті яких встановлювали мікроскопічну будову різних органів тварин і рослин.

У розвитку мікроскопічного періоду морфології брали участь багато вчених, які надзвичайно ретельно вивчали й описували найтоншу будову різних рослинних і тваринних організмів: М. Мальпігі (1671 – 1675), А. Левенгук (1673 – 1695), Сваммердам (1737), К.Ф. Вольф (1749 – 1769). Ці вчені поклали початок науковій мікроскопії і виявили зацікавленість до цієї галузі знань, тому заслуговують на велику пошану. Мікроскопічний період характеризується значними досягненнями у розвитку гістології, завдяки подальшому удосконаленню мікроскопічної техніки гістологічного дослідження. Зусиллями багатьох вчених різних країн були визначені найтонші деталі будови клітин і тканин, основні ознаки їх життєдіяльності, зроблено класифікацію (І. Мюллер, Я.К. Пуркінє, М. Шлейден, Р. Ремак, А. Кьолікер, Р. Вірхов).

Великий вплив на розвиток наукової мікроскопії мала *клітинна теорія Теодора Шванна (1838 – 1839)*, яка містила три головних узагальнення: теорію утворення клітин, доказ клітинної будови усіх органів і частин організму й поширення цих принципів на ріст та розвиток тварин і рослин.

Створення *клітинної теорії* стало важливим явищем в біології, одним із вирішальних підтверджень єдності усієї живої природи. Клітинна теорія значно вплинула на розвиток біології, стала основою для розвитку гістології, фізіології, ембріології, медицини та інших наук. Вона дала основи для матеріалістичного розуміння життя, індивідуального розвитку, еволюційного взаємозв'язку організмів. Основні положення клітинної теорії мають велике значення і на даний час.

У 50-х роках ХХ століття інтенсивний розвиток одержала електронна мікроскопія, яка стала початком *ультрамікроскопічного періоду* розвитку морфології.

Теоретичною основою для створення електронного мікроскопа була теорія де Бройля (1924) про хвильову природу речовин та дослідження Буша (1926), який показав, що електричні та магнітні поля, що мають обертальну симетрію, діють як лінзи.

Перший електронний мікроскоп сконструйовано в 1934 р. німецьким вченим Є. Руска. Електронна мікроскопія значно поглибила уявлення про найтоншу будову системи органів тварин і рослин, підтвердила положення клітинної теорії про єдність їх будови. Завдяки електронній мікроскопії стало очевидним, що клітина, крім ядра та цитоплазми, містить комплекс ще менших структур, і що в цілому вмістом будь-якої клітини є складна система мембран, філаментів тощо.

Розвиток морфології та її розділів – *цитології* – науки про будову та функціональне значення клітини, *ембріології* – яка вивчає закони генезу зародка і процес його розвитку, вчення про походження та функціональне значення тканин – загальної гістології, та спеціальної гістології – вчення про розвиток, будову та функціональне значення органів і їх систем стало можливим завдяки розвитку фізики і хімії.

*Навчальне видання*

**Новак Віталій Петрович  
Бевз Ольга Сергіївна  
Мельниченко Антоніна Петрівна**

# **ЦИТОЛОГІЯ, ГІСТОЛОГІЯ, ЕМБРІОЛОГІЯ**

Підручник

*(3-тє видання, змінєне і доповненє)*

За загальною редакцією  
доктора біологічних наук, профєсора В. П. Новака

Формат 70×100/16. Папір друк. № 2. Гарнітура Palatino Linotype.  
Ум. друк. арк. 35,43.

ПП «Магнолія 2006»  
м. Львів-53, 79053, Україна, тел. +38 (050) 370-19-57  
e-mail: magnol06@ukr.net

Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи  
до Державного реєстру видавців, виготівників і розповсюджувачів видавничої продукції:  
серія ДК № 2534 від 21.06.2006 року, виданє Державним комітетом  
інформаційної політики, телебачення та радіомовлення України

Видавець Марченко Т. В.  
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи  
до Державного реєстру видавців, виготовлювачів і розповсюджувачів видавничої  
продукції: серія ДК № 6784 від 30.05.2019 року, виданє Державним комітетом  
інформаційної політики, телебачення та радіомовлення України

Надруковано у друкарні видавця Марченко Т. В.