



НАВЧАЛЬНІ
ВИДАННЯ

МІКРОСТРУКТУРНИЙ АНАЛІЗ РИБИ І МОРЕПРОДУКТІВ

Підручник



НАВЧАЛЬНІ
ВИДАННЯ

Хомич В.Т.,
Дишлюк Н.В.,
Усенко С.І.,
Слободянюк Н.М.

МІКРОСТРУКТУРНИЙ АНАЛІЗ РИБИ І МОРЕПРОДУКТІВ

Підручник

Київ 2026

УДК 576.31.012.3:639.3/6(075.8)

М 59

*Рекомендовано до видання рішенням вченої ради Національного університету біоресурсів і природокористування України
(Протокол № 10 від 26 березня 2026 року)*

Рецензенти:

Даниленко С.Г., доктор технічних наук, професор, завідувач відділу біотехнології Інституту продовольчих ресурсів НААН України

Сидоренко О.В., доктор технічних наук, професор, завідувач кафедри товарознавства і фармації Державного торговельно-економічного університету

Ткачук С.А., доктор ветеринарних наук, професор, професор кафедри гігієни тварин і харчових продуктів ім. проф. А.К. Скороходька Національного університету біоресурсів і природокористування України

Горальський Л.П., доктор ветеринарних наук, професор, професор кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи Житомирського державного університету імені Івана Франка

М 59 Мікроструктурний аналіз риби і морепродуктів:
підручник / Хомич В.Т., Дишлюк Н.В., Усенко С.І.,
Слободянюк Н.М. / За ред. проф. Хомича В.Т.

ISBN

Зміст підручника відповідає навчальній програмі дисципліни «Мікроструктурний аналіз риби і морепродуктів». Підручник рекомендується для підготовки фахівців спеціальностей «Харчові технології» і «Ветеринарна медицина» у вищих навчальних закладах.

УДК 576.31.012.3:639.3/6(075.8)

© Хомич В.Т.,
Дишлюк Н.В.,
Усенко С.І.,
Слободянюк Н.М.,
2026
©НУБіПУ України

ISBN

ВІДОМОСТІ ПРО АВТОРІВ

Хомич Володимир Тимофійович



Доктор ветеринарних наук, професор, заслужений працівник ветеринарної медицини України, відмінник освіти України, працював професором кафедри біоморфології хребетних ім. акад. В.Г. Касьяненка НУБіП України. Викладав дисципліни «Цитологія, гістологія, ембріологія», «Мікроструктурний аналіз м'яса і м'ясопродуктів» та «Мікроструктурний аналіз риби і морепродуктів». Наукові інтереси пов'язані з дослідженням лімфатичної системи тварин і мікроструктурного аналізу м'яса свійських ссавців та морепродуктів за різних способів консервації. Автор 417 наукових праць, у тому числі двох підручників, 27 навчальних посібників, 3 монографій, 4 міжнародних морфологічних номенклатур і 3 патентів.
E-mail: khomich-305@ukr.net



Дишлюк Надія Володимирівна

Доктор ветеринарних наук, професор, професор кафедри біоморфології хребетних ім. акад. В.Г. Касьяненка НУБіП України. Викладає дисципліни «Цитологія, гістологія, ембріологія» та «Морфологія сільськогосподарських тварин». Наукові інтереси пов'язані з дослідженням органів гемо- і лімфопоезу тварин. Автор понад 500 наукових праць, у тому числі 15 навчальних посібників, 3 міжнародних морфологічних номенклатур і 2 патентів.
E-mail: dushlyuk@ukr.net

Усенко Світлана Іванівна



Кандидат ветеринарних наук, доцент кафедри біоморфології хребетних ім. акад. В.Г. Касьяненка НУБіП України. Викладає дисципліни «Цитологія, гістологія, ембріологія», «Цитологія і гістологія людини», «Мікроструктурний аналіз м'яса і м'ясопродуктів» та «Мікроструктурний аналіз риби і морепродуктів». Наукові інтереси пов'язані з дослідженням органів

гемо- і лімфопоезу тварин. Автор понад 210 наукових праць, у тому числі 7 навчальних посібників, 3 міжнародних морфологічних номенклатур і 2 патентів.

E-mail: ivusvit@ukr.net

Слободянюк Наталія Михайлівна



Кандидат сільськогосподарських наук, професор кафедри технології м'ясних, рибних та морепродуктів НУБіП України. Викладає дисципліни «Технологія переробки риби» і «Технологія кормів для домашніх тварин». Наукові інтереси пов'язані з удосконаленням технології кормів для домашніх тварин. Автор понад 200 наукових праць, у тому числі 28 підручників, навчальних

посібників, монографій, 20 авторських свідотств та патентів України; 35 науково-методичних розробок.

E-mail: slob2210@ukr.net

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА	9
ВСТУП	10
РОЗДІЛ I. ОСНОВИ МОРФОЛОГІЇ РИБ І БЕЗХРЕ- БЕТНИХ МОРЕПРОДУКТІВ	13
Тема 1.1. Основи цитології і загальної гістології	13
1.1.1. Основи цитології	13
1.1.2. Основи загальної гістології	18
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	42
Тема 1.2. Основи анатомії і спеціальної гістології	43
1.2.1. Зовнішній вигляд тіла риби	46
1.2.2. Загальний покрив	48
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	55
1.2.3. Апарат руху	56
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	65
1.2.4. Апарат травлення	66
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	83
1.2.5. Апарат дихання	84
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	91
1.2.6. Сечо-статевий апарат	92
1.2.6.1. Сечова система	92
1.2.6.2. Статева система	94
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	101
Тема 1.3. Основи анатомії і спеціальної гістології	101
1.3.1. Серцево-судинна система	101
1.3.2. Лімфатична система	109
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	112
1.3.3. Ендокринна система	112
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	117
1.3.4. Нервова система	118
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	123
1.3.5. Органи чуття	124
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	136
Тема 1.4. Основи морфології ракоподібних	137
1.4.1. Зовнішня будова річкового рака	137
1.4.2. Внутрішня будова річкового рака	139

<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	143
Тема 1.5. Основи морфології молюсків	144
1.5.1. Зовнішня будова устриць	144
1.5.2. Внутрішня будова устриць	145
1.5.3. Зовнішня будова кальмарів	147
1.5.4. Внутрішня будова кальмара	149
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	152
РОЗДІЛ II. МАТЕРІАЛЬНЕ ЗАБЕЗПЕЧЕННЯ	
ГІСТОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ	154
Тема 2.1. Засоби вимірювальної техніки, обладнання, матеріали, реактиви і посуд для гістологічних досліджень	154
2.1.1. Засоби вимірювальної техніки	154
2.1.2. Обладнання	155
2.1.3. Матеріали	156
2.1.4. Реактиви	156
2.1.5. Підготовка посуду для гістологічних досліджень	157
Тема 2.2. Правила готування реактивів і барвників для гістологічних досліджень	158
2.2.1. Правила готування реактивів	158
2.2.1.1. Готування 1 % водного розчину соляної кислоти	158
2.2.1.2. Готування 10 % водного розчину формаліну	159
2.2.1.3. Готування 20 % водного розчину формаліну	159
2.2.1.4. Нейтралізація розчинів формаліну	159
2.2.1.5. Нейтралізація концентрованого формаліну (формальдегіду)	159
2.2.1.6. Готування 1 % водного розчину фенолу (карбонової води)	160
2.2.1.7. Готування розчинів етилового спирту	160
2.2.1.8. Готування суміші хлороформ-парафін	161
2.2.1.9. Готування 10 % водного розчину алюмокалієвих галунів	161
2.2.1.10. Готування карбол-ксилолу	162
2.2.1.11. Готування бальзаму	162
2.2.2. Правила готування барвників (фарб)	162
2.2.2.1. Готування 10 % спиртового розчину гематоксиліну	162

2.2.2.2. Готування гематоксиліну Ерліха	162
2.2.2.3. Готування розчину гематоксиліну Бьомера	163
2.2.2.4. Готування розчину гематоксиліну Караці	163
2.2.2.5. Готування 1 % розчину кислого фуксину	163
2.2.2.6. Готування пікрофуксину	163
2.2.2.7. Готування гематоксиліну Вейгерта	164
2.2.2.8. Готування 1 % водного розчину еозину	164
2.2.2.9. Готування 0,1 % водного розчину еозину	164
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	165
РОЗДІЛ III. ТЕХНОЛОГІЯ ВИГОТОВЛЕННЯ ГІСТОПРЕПАРАТІВ З М'ЯСА РИБИ, РИБНИХ ПРОДУКТІВ І МОРЕПРОДУКТІВ	166
Тема 3.1. Етапи виготовлення гістопрепаратів	166
3.1.1. Відбір проб	166
3.1.2. Фіксування відібраних проб	170
3.1.3. Промивання зафіксованих проб	171
3.1.4. Зневоднення промитих проб	171
3.1.5. Ущільнення проб	171
3.1.6. Будова санного і барабанного мікротома	172
3.1.7. Техніка виготовлення зрізів за допомогою санного мікротома	173
3.1.8. Фарбування зрізів	174
3.1.8.1. Схема фарбування зрізів гематоксиліном і еозином	175
3.1.8.2. Схема фарбування зрізів за Ван-Гізон	176
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	177
РОЗДІЛ IV. МІКРОСКОПІЯ ГІСТОПРЕПАРАТІВ	178
Тема 4.1. Будова світлового мікроскопа і правила мікроскопії	178
4.1.1. Будова світлового мікроскопа	178
4.1.2. Правила мікроскопії	181
4.1.3. Опрацювання результатів досліджень та їх оформлення	182
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	183

РОЗДІЛ V. МІКРОСТРУКТУРА М'ЯСА РИБИ ПРИ ДОЗРІВАННІ ТА ПРИ РІЗНИХ СТУПЕНЯХ СВІЖОСТІ	184
Тема 5.1. Мікроструктура м'яса риби за різних стадій дозрівання і свіжості	184
5.1.1. Дозрівання м'яса риби	184
5.1.2. Посмертне розслаблення	185
5.1.3. Посмертне залякання	186
5.1.4. Завершення посмертного залякання	187
5.1.5. Автоліз	188
5.1.6. Свіжість м'яса риби	189
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	192
РОЗДІЛ VI. МІКРОСТРУКТУРА М'ЯСА РИБИ І БЕЗХРЕБЕТНИХ МОРЕПРОДУКТІВ ЗА РІЗНИХ МЕТОДІВ ЙОГО КОНСЕРВУВАННЯ	193
Тема 6.1. Особливості мікроструктури розмороженого і соленого м'яса	193
6.1.1. Розморожене м'ясо риби	193
6.1.2. Розморожене м'ясо кальмара і мідії	196
6.1.3. Солоне м'ясо риби	197
Тема 6.2. Мікроструктура копченого, сушеного і в'яленого м'яса риби	200
6.2.1. Копчене м'ясо риби	200
6.2.2. М'ясо риби холодного коптіння	201
6.2.3. М'ясо риби гарячого коптіння	204
6.2.4. В'ялене і сушене м'ясо риби	207
6.2.5. М'ясо рибних консервів	208
6.2.6. Варене і смажене м'ясо риби	211
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	213
РОЗДІЛ VII. МІКРОСТРУКТУРА РИБНОГО ФАРШУ	214
Тема 7.1. Мікробудова складових рибного фаршу і смакових добавок	214
<i>Питання для обговорення та самоперевірки</i>	221
ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК	222
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	224

Передмова

Мікроструктурний аналіз риби і морепродуктів базується на гістологічних дослідженнях, які суттєво доповнюють інші методи оцінки якості та безпечності цих продуктів харчування людей. Їх знання необхідні для підготовки фахівців ОС «Магістр» спеціальності G13 «Харчові технології» та фахівців, які здійснюють контроль якості та безпечності харчових продуктів перед реалізацією її споживачам.

Дисципліна «Мікроструктурний аналіз риби і морепродуктів» має тісний зв'язок з дисциплінами, які вивчають морфологію, фізіологію, мікробіологію та біохімію риб і морепродуктів, а також з дисциплінами у яких викладаються знання про технології їх зберігання та переробки.

Підручник підготовлений згідно вимог навчальної програми дисципліни «Мікроструктурний аналіз риби і морепродуктів», для підготовки фахівців ОС «Магістр» спеціальності G13 «Харчові технології» освітньої програми «Технології зберігання та переробки риби і морепродуктів» у вищих навчальних закладах України II – IV рівнів акредитації та вимог відповідних стандартів. Він має 7 розділів. Усі розділи написали професори Хомич Володимир Тимофійович і Дишлюк Надія Володимирівна та доцент Усенко Світлана Іванівна. У написанні п'ятого, шостого і сьомого розділів брала участь професор Слободянюк Наталя Михайлівна.

Матеріали підручника ілюстровані численними рисунками. Частина їх запозичена із літературних джерел, а інші підготовлені авторами підручника.

Підручник «Мікроструктурний аналіз риби і морепродуктів» вперше видається у нашій країні. У зв'язку з цим, його автори будуть вдячні за критичні зауваження і побажання не лише щодо його змісту, а й стилю викладення матеріалу в ньому.

Автори

ВСТУП

Риба і харчові безхребетні морепродукти, завдяки своїй високій поживній цінності, низькій калорійності та дієтичним властивостям, мають важливе значення для харчування людей. Вони є джерелами надходження в організм людей життєво необхідних повноцінних білків і поліненасичених жирних кислот (Омега-3 і Омега-6), яких немає у інших продуктах та багатьох вітамінів і мінеральних речовин. Відсутність або недостатність їх у раціоні харчування людей призводить до порушень обмінів білків, жирів і мінеральних речовин та розвитку низки хвороб. У зв'язку з цим, Всесвітня організація охорони здоров'я для забезпечення повноцінного харчування та розвитку людей рекомендує їм споживати 19,6 кг рибних продуктів на рік.

Уміст поживних речовин у м'ясі риби і харчових безхребетних морепродуктів неоднаковий. Так, у м'ясі окремих видів риб уміст білка коливається від 8 до 23%, а морепродуктів – від 9 до 21%. Найбільше білків міститься у м'ясі тунця, лосося, тріски, сардин, кальмара, криветок і крабів. Білки м'яса риб і безхребетних морепродуктів, на відміну від таких продуктів свійських тварин, як зазначено вище, є повноцінними. Вони краще перетравлюються і засвоюються організмом людини.

Уміст жиру також неоднаковий у риб окремих видів (від 0,5 до 33%) та харчових безхребетних морепродуктів (від 0,6 до 4,5%). Найбільший уміст жиру знаходиться в м'ясі лосося, хамси, скумбрії, товстолобика, сардини, жирних оселедців, кальмара і краба. Особливістю жиру цих тварин є те, що він містить поліненасичені жирні кислоти, які є складовими клітин мозку, а також сприяють зниженню вмісту шкідливого холестерину в крові. Він також має невисоку температуру

плавлення, що позитивно впливає на його засвоєння організмом людини.

Вуглеводи риб і харчових безхребетних морепродуктів представлені переважно глікогеном. Їх уміст у м'ясі риб, залежно від їх виду, коливається від 0,03 до 0,8%, а в м'ясі більшості згаданих морепродуктів вони практично відсутні.

У м'ясі риб і харчових безхребетних морепродуктів знаходиться від 1 до 3% мінеральних речовин. Особливо багате воно на Ca, K, Fe, Mg, F, Mn, Zn, I, Cu, Se, Br і Na. Найбільше мінеральних речовин знаходиться у м'язовій тканині мідій.

М'ясо риб і харчових безхребетних морепродуктів містить вітаміни групи A, D, E, B, H, PP та ін. Уміст їх у ньому незначний. Найбільше вітамінів знаходиться у печінці риб.

Дефіцит у раціоні людей окремих поживних речовин, як зазначено вище, призводить до розвитку численних хвороб. Для їх профілактики і лікування використовують багато лікарських речовин і харчових добавок, які виготовляють з риби і рибних продуктів. Так, для лікування і профілактики авітамінозів, які призводять до порушень майже всіх видів обміну речовин і розвитку захворювань використовують рибячий жир. Останній виготовляють з печінки риб. Із риби і рибних продуктів готують ліки і харчові добавки з Омега-3, Омега-6 жирними кислотами. Їх приміняють для профілактики і лікування хвороб серцево-судинної системи (ішемічна хвороба серця, атеросклероз тощо), що виникають внаслідок підвищеного вмісту у крові шкідливого холестерину, а також для забезпечення нормального розвитку і функціонування нервової системи. Харчові добавки з мінеральними речовинами і вітамінами позитивно впливають на розвиток і діяльність усіх апаратів і систем органів людини.

Рибу і рибні продукти використовують не тільки для харчування людей та виготовлення ліків і харчових добавок. Із них виготовляють кормові добавки для тварин (рибне борошно,

замінники незбираного молока, амінокислотний кормовий концентрат тощо), технічний жир, клей, препарати для боротьби із шкідниками (гамбузія), шкіру. Малоцінні види риб використовують для годівлі промислових хутрових звірів.

Для оцінки якості та безпечності риби, рибних продуктів і харчових безхребетних морепродуктів використовують органолептичні, біохімічні, мікробіологічні, а останнім часом ще й гістологічні методи досліджень. Органолептичні дослідження здійснюють за допомогою органів чуття людини: зору, дотику, нюху і смаку. Ними оцінюють загальний вигляд і стан об'єктів досліджень, їх запах і смак. Біохімічними дослідженнями встановлюють наявність у названих продуктах шкідливих і токсичних речовин, а мікробіологічними – уміст у них патогенної мікрофлори. Гістологічні дослідження є основою мікроструктурного аналізу риби і харчових безхребетних морепродуктів. Цими методами оцінюють особливості мікроскопічної будови м'яса названих об'єктів і продуктів виготовлених з них при їх дозріванні, за різних технологій зберігання і використання та мікробному забрудненні. Тобто, вони суттєво доповнюють інші методи, а в окремих випадках мають вирішальне значення для оцінки якості риби, рибопродуктів і харчових безхребетних морепродуктів.

Для успішного проведення гістологічних досліджень і об'єктивної оцінки їх результатів необхідні знання основ технології гістологічних досліджень та їх матеріального забезпечення і знання основ будови організму риб і харчових безхребетних морепродуктів на різних рівнях його структурної організації: клітинному, тканинному, органному і організменному.

РОЗДІЛ І. ОСНОВИ МОРФОЛОГІЇ РИБ І БЕЗХРЕБЕТНИХ МОРЕПРОДУКТІВ

Тема 1.1. Основи цитології і загальної гістології

Для успішного проведення мікроструктурного аналізу риби і безхребетних морепродуктів необхідні основи знань про морфологію складових їх організму. Вони, як і інші тварини, мають клітинний, тканинний, органний та організменний рівні структурної організації. Їх будову вивчає наука «Морфологія». Залежно від рівня структурної організації, у ній виділяють цитологію (вивчає клітини), загальну гістологію (вивчає тканини), спеціальну гістологію (вивчає мікроскопічну будову органів) і анатомію (вивчає макроскопічну будову органів та їх топографію). Організменний рівень включає усі рівні структурної організації тіла риб і безхребетних морепродуктів.

1.1.1. Основи цитології

Цитологія вивчає будову і функції клітин, які є найменшими живими структурними одиницями багатоклітинних організмів. Їм притаманні всі властивості, що відповідають визначенню «живого». Це обмін речовин і енергії, рух, ріст, подразливість, адаптація, мінливість, розмноження, старіння та смерть. Клітини є частинами цілісного організму, їх розвиток, будова і функції залежать від нього і підпорядковані йому. Всі інші неклітинні структури організму є похідними клітин.

Клітини поділяють на соматичні, з яких побудоване тіло тварини, статеві – забезпечують розмноження тварин, ядерні та без'ядерні. Всі клітини риб мають ядро. Вони мають різноманітну форму (Рис. 1.1), яка залежить від їх положення в організмі, особливостей будови і функції. Вони можуть бути плоскими, стовпчастими, келихоподібними, веретено-

подібними, відросчастими, кулястими, дископодібними, джгутикоподібними тощо.

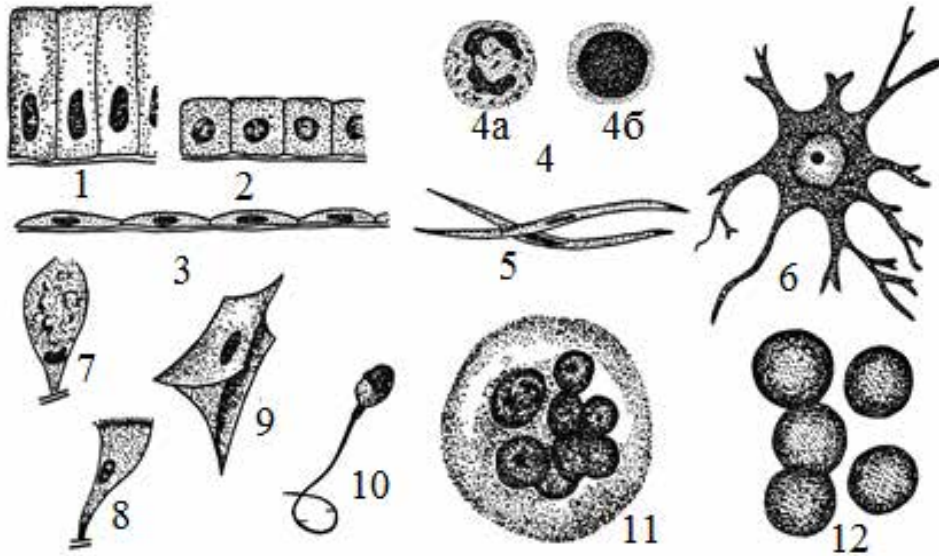


Рис. 1.1. Форма клітин: 1 – циліндрична; 2 – кубічна; 3 – плоска; 4 (а, б) – куляста; 5 – веретеноподібна; 6 – зірчаста; 7 – келихоподібна; 8 – війчаста; 9 – крилата; 10 – джгутикоподібна; 11 – багатоядерна клітина; 12 – дископодібна

Клітини мають неоднакові розміри. Їх поперечник, або діаметр коливається від 4 до 150 мкм. Термін життя окремих видів клітин неоднаковий. Він може тривати доби, тижні, місяці, роки. Клітини бувають рухомі та нерухомі.

Клітини утворені більшістю відомих хімічних елементів. Серед них найбільше С, Н, О і N. Хімічні елементи утворюють у клітині органічні (білки, ліпіди, вуглеводи, нуклеїнові кислоти) і неорганічні речовини (вода, мінеральні речовини).

Ядерна клітина складається з оболонки (плазмолемі), цитоплазми і ядра (Рис 1.2).

Оболонка клітини дуже тонка, її можна побачить тільки за допомогою електронного мікроскопа. Завдяки оболонці, клітина відмежована від зовнішнього середовища, через неї

відбувається транспорт речовин і газів у клітину та з клітини. Вона також виконує чутливу і рухову функції та формує міжклітинні контакти. Оболонка клітини має три шари: зовнішній – надмембранний комплекс, середній – клітинна мембрана і внутрішній – підмембранний комплекс.

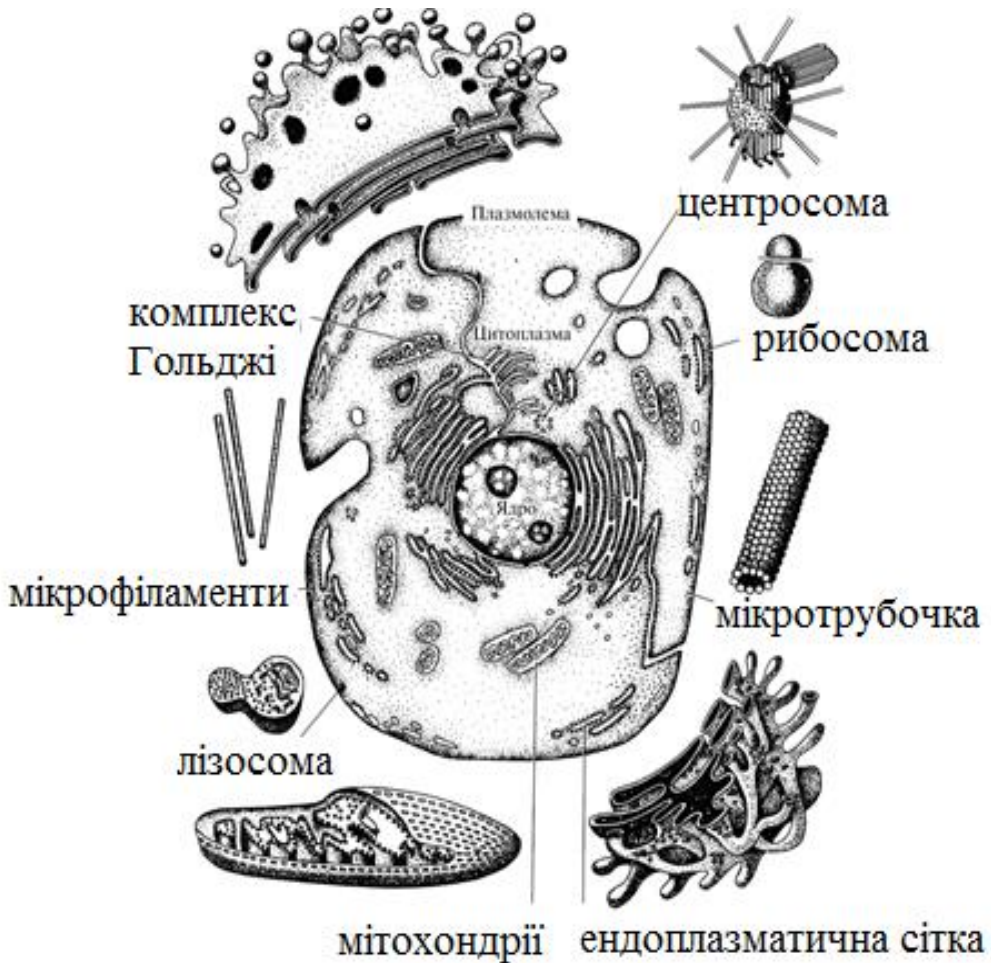


Рис. 1.2. Загальний план будови клітини (схема)

Цитоплазма складається з гіалоплазми, органел і включень.

Гіалоплазма – найбільш рідка складова цитоплазми. Це колоїдна структура, в якій відбувається внутрішньоклітинний

обмін речовин та розташовані органели і включення. Стан гіялоплазми, залежно від функціонального стану клітини, може змінюватись від рідкого до більш щільного.

Органели – це частини цитоплазми, які мають тільки їм властиву будову і виконують певні функції. Вони можуть бути оточені клітинною мембраною (мембранні) і не мати її (немембранні). Частина органел є у всіх клітинах (загального призначення), а деякі властиві окремим клітинам (спеціального призначення). Органели також поділяють на мікроскопічні (видимі за допомогою світлового мікроскопа) і електронномікроскопічні (можна побачити за допомогою електронного мікроскопа). Будова і функції усіх органел була точно встановлена за допомогою електронної мікроскопії (Рис. 1.2).

Органели забезпечують у клітині синтез енергії (мітохондрії), синтез білків (рибосоми, гранулярна ендоплазматична сітка), синтез жирів, вуглеводів (агранулярна ендоплазматична сітка), формування секрету (комплекс Гольджі). У них також відбувається внутрішньоклітинне травлення (лізосоми), нейтралізація шкідливих речовин (пероксисоми), утворення апарату поділу клітин (центросома). Частина органел (мікротрубочки, мікрофіламенти) виконують опорну і рухову функцію клітини. Названі органели є органелами загального призначення. До органел спеціального призначення відносять мікрофібрили, джгутики, мікроворсинки, війки.

Включення – непостійні складові цитоплазми, які виникають і зникають у ній у процесі життєдіяльності клітини. Їх поділяють на трофічні (білки, жири, вуглеводи), секреторні, пігментні і вітамінні.

Ядро (Рис. 1.3) – це частина клітини, у якій зберігається спадкова інформація і утворюються складові апарату синтезу білка (всі види РНК і рибосоми). Більшість клітин мають одне

ядро, але бувають дво- і багатоядерні клітини. До складу ядра входять оболонка, яка має отвори (пори), через які відбувається обмін між ядром і цитоплазмою, нуклеоплазма (аналог гіалоплазми цитоплазми), хроматин, з якого побудовані хромосоми (носії спадкової інформації) і ядерце у якому утворюються рибосомна РНК і рибосоми.

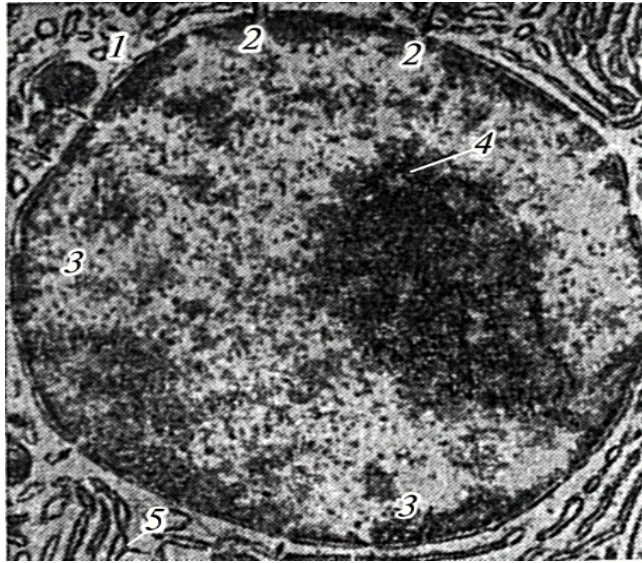


Рис. 1.3. Електронна мікрофотографія ядра кровотворної клітини ($\times 16000$): 1 – оболонка ядра; 2 – пори в оболонці; 3 – грудочки хроматину; 4 – ядерце; 5 – гранулярна ендоплазматична сітка (за Фаусетом)

Розмноження клітин відбувається шляхом поділу вихідної клітини з попереднім відтворенням її генетичної інформації. Способів поділу є три: непрямий (мітоз), прямий (амітоз) і мейоз. Першими двома способами поділу розмножуються соматичні клітини, а останнім – статеві клітини у періодах їх росту та дозрівання.

1.1.2. Основи загальної гістології

Загальна гістологія вивчає розвиток, будову і функції тканин. **Тканина** – це система клітин та їх похідних, яка об'єднана спільністю походження, будови і функції. Тобто тканина складається з клітин і міжклітинної речовини (похідна клітин). Остання сформована основною речовиною (колоїд) і волокнами. Розрізняють 4 типи тканин: епітеліальна, сполучна, нервова і м'язова. Під впливом різних факторів тканини руйнуються, до того ж частина їх клітин завершує свій життєвий цикл і відмирає. Поновлення тканин називається регенерацією, яка відбувається за рахунок стовбурових клітин. Останніх немає у нервовій тканині.

Епітеліальна тканина (епітелій) займає в організмі переважно пограничне положення і виконує захисну, обмінну та секреторну функції. Вона містить дуже мало міжклітинної речовини і її клітини – епітеліоцити щільно контактують між собою, утворюючи пласт (Рис. 1.4), у якому немає кровоносних та лімфатичних судин і є нервові закінчення. Пласт епітеліоцитів міститься на базальній мембрані. За розташуванням і функціональними особливостями епітелій ділять на поверхневий і залозистий.

Поверхневий епітелій вкриває шкіру, слизові та серозні оболонки. Він виконує переважно захисну та обмінну функції. Його клітини розташовані в один або декілька шарів. У зв'язку з цим, виділяють простий (одношаровий) епітелій і багатошаровий (Рис. 1.4). Клітини простого епітелію мають переважно плоску, кубічну і стовпчасту (циліндричну) форму. Багатошаровий епітелій є плоский зроговілий, плоский незроговілий і перехідний. У багатошаровому зроговілому епітелії виділяють базальний, остистий, зернистий, блискучий і роговий шари. Багатошаровий незроговілий епітелій має

базальний, остистий і поверхневий шари, а перехідний – базальний, проміжний і поверхневий.

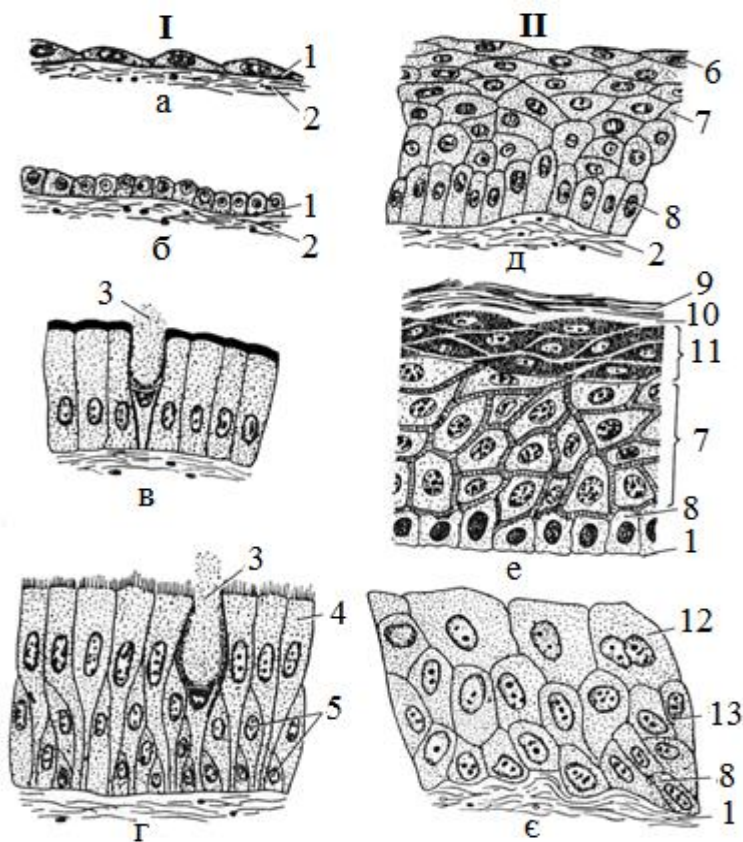


Рис. 1.4. Поверхневий епітелій: I – простий (а – плоский, б – кубічний, в – циліндричний, г – псевдобагатошаровий війчастий); II – багатошаровий (д – плоский незроговілий, е – плоский зроговілий, є – перехідний) епітелій; 1 – базальна мембрана; 2 – сполучна тканина; 3 – келихоподібна клітина; 4 – війчаста клітина; 5 – вставні клітини; 6 – шар плоских клітин; 7 – остистий шар; 8 – базальний шар; 9 – роговий шар; 10 – блискучий шар; 11 – зернистий шар; 12 – поверхневий шар; 13 – проміжний шар

Залозистий епітелій утворює залози, які ділять на екзокринні, ендокринні та мішані. Екзокринні залози

продукують секрети, які протоками виділяються на поверхню шкіри (слиз), в порожнину шлунка (шлунковий сік), кишечнику (жовч) тощо. Тобто ці залози мають секреторні відділи і протоки. Ендокринні залози виробляють інкрети (гормони), які надходять у кров або в лімфу. Вони не мають вивідних проток. Мішані залози (підшлункова залоза, статеві залози тощо) виконують екзокринну і ендокринну функції. Клітини залозистого епітелію називають glandулоцити. Окремі glandулоцити розташовані в епітелії шкіри, слизових і серозних оболонок.

Сполучна тканина – найбільш поширена в організмі тварин і має багато різновидів. Вони мають різний клітинний склад, містять багато міжклітинної речовини і характеризуються неоднаковими фізико-хімічними властивостями. Але всі різновиди мають єдине джерело розвитку і виконують захисну, трофічну та опорну функції.

До складу сполучної тканини входять кров, лімфа, пухка і щільна волокнисті тканини, скелетна тканина і тканини із спеціальними властивостями.

Кров риби – це рідка сполучна тканина червоного кольору, яка заповнює кровоносні судини. Вона солонувата і має запах рибацького жиру. Її вміст у кісткових риби становить 2–3 % маси тіла. Основними функціями крові є: транспортна (транспорт до тканин і органів поживних речовин, інкретів, Оксигену та відведення від них продуктів обміну речовин) і захисна (імунітет). Кров риби складається з плазми і клітин. Плазма крові – це рідка міжклітинна речовина блідо-жовтого кольору, яка займає 55–60 % об'єму крові та складається з води (90–93 %) і сухого залишку (7–10%). До складу останнього входять білки, жири, вуглеводи і мінеральні речовини. Плазма забезпечує транспортну функцію крові. До клітин крові

належать еритроцити, лейкоцити, тромбоцити та їх проміжні форми (Рис. 1.5). Усі вони мають ядра.

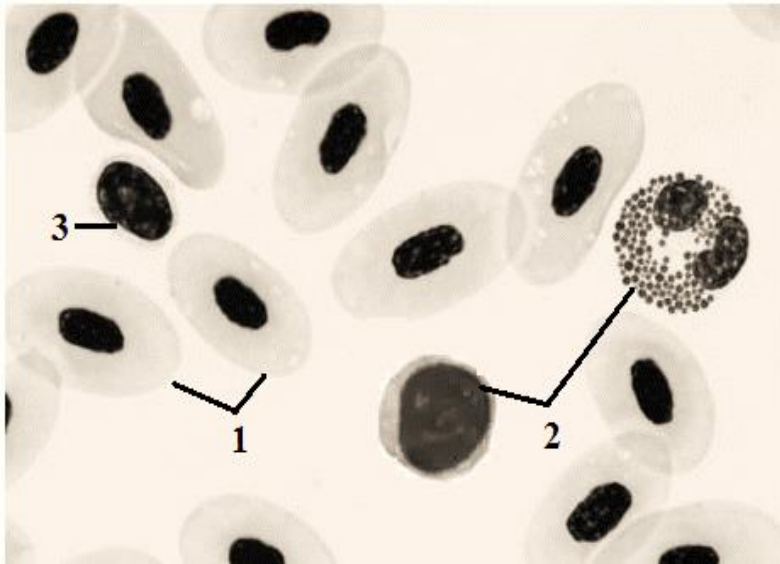


Рис. 1.5. Клітини крові риби: 1 – еритроцити; 2 – лейкоцити; 3 – тромбоцит

Серед клітин найбільше еритроцитів, які зумовлюють червоний колір крові. Вони не здатні до активного руху. В їх цитоплазмі немає органел, вона утворена колоїдом, який містить гемоглобін, що легко приєднує Оксиген. Таким чином, основною функцією еритроцитів є транспорт Оксигену. Лейкоцити представлені багатьма різновидами, які здатні до активного руху. Їх значно менше ніж еритроцитів. У крові вони перебувають від декількох годин до декількох діб. Потім проникають через стінку капілярів в оточуючі їх тканини, де виконують захисну функцію. Ці клітини здатні поглинати все чужорідне (збудники хвороб, продукти запалення, тощо), звільняючи від нього організм – імунітет. Серед лейкоцитів виділяють гранулоцити (еозинофіли, базофіли і нейтрофіли) і агранулоцити (моноцити і лімфоцити). Тромбоцити теж

виконують захисну функцію. Вони беруть участь у формуванні тромбів, які закривають пошкоджені ділянки кровоносних судин, внаслідок чого припиняється кровотеча. Зрілі клітини крові не здатні до розмноження.

Лімфа – це також рідка сполучна тканина жовтуватого кольору, яка заповнює лімфатичні судини і складається з плазми та клітин. Плазма лімфи утворена тканинною рідиною, яка містить продукти обміну речовин з великою молекулярною масою і яка проникає у лімфатичні капіляри. Клітини лімфи переважно представлені різновидом лейкоцитів – лімфоцитами.

У судинах безхребетних морепродуктів знаходиться гемолімфа – суміш крові і лімфи. Вона може бути безбарвною або мати специфічний колір, що зумовлено наявністю у ній певних хімічних елементів. У гемолімфі теж виділяють плазму і клітини. Останні, такі як у крові та лімфі.

Пухка волокниста сполучна тканина знаходиться в м'язах, утворює каркас органів, супроводжує судини і нерви. Вона складається з клітин і міжклітинної речовини (Рис. 1.6). В останній є багато основної речовини і мало волокон. Клітинний склад цієї тканини дуже різноманітний. Він представлений фібробластами, які продукують міжклітинну речовину, гістіоцитами, плазмоцитами, тучними клітинами (усі ці клітини беруть участь у формуванні імунітету), клітинами, які мігрували з крові (лейкоцити) і клітинами, які знаходяться в стінці капілярів (періцити).

Міжклітинна речовина цієї тканини представлена, як відмічено вище, основною речовиною і волокнами. Основна речовина – це колоїдна структура у якій відбуваються біохімічні реакції. Через неї відбувається транспорт газів і поживних речовин між клітинами і кров'ю, яка знаходиться в кровоносних капілярах. Волокна міжклітинної речовини залежно від особливостей хімічної будови поділяють на колагенові, еластичні і ретикулярні.

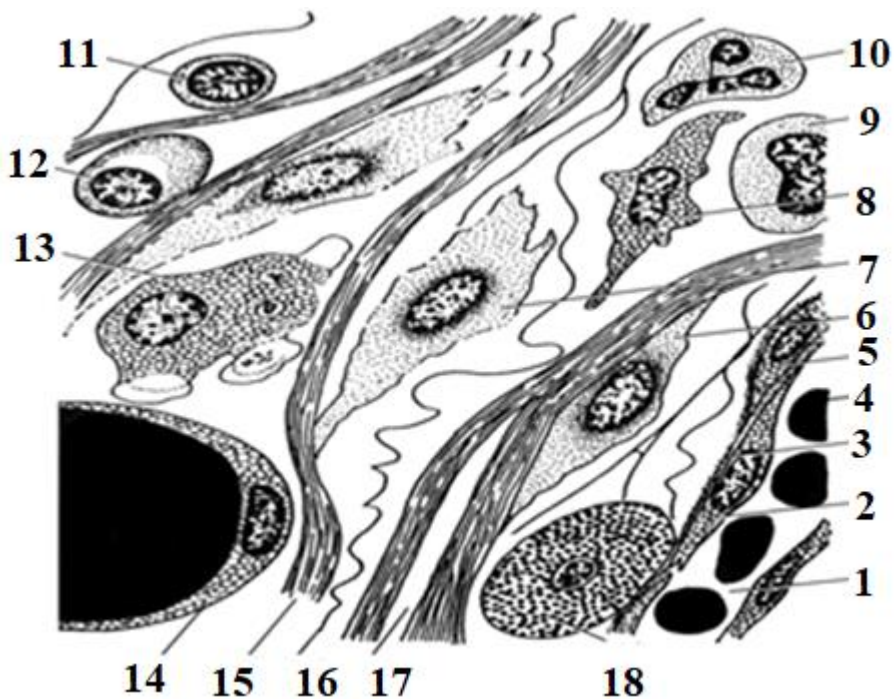


Рис. 1.6. Пухка волокниста сполучна тканина: 1 – кровоносний капіляр; 2 – ендотелій; 3 – базальна мембрана; 4 – еритроцит; 5 – перицит; 6 – фіброцит; 7 – фібробласт; 8 – гістіоцит; 9 – моноцит; 10 – нейтрофіл; 11 – лімфоцит; 12 – плазмоцит; 13 – макрофаг; 14 – жирова клітина; 15 – пучок колагенових волокон; 16 – еластичне волокно; 17 – основна речовина; 18 – тучна клітина

Крім названих клітин, у пухкій волокнистій тканині містяться клітини, скупчення яких утворюють тканини з спеціальними властивостями. Це жирові клітини (адипоцити), які здатні синтезувати і накопичувати жир. Значні їх скупчення (жирова тканина) розташовані під шкірою риб. Пігментні клітини продукують пігменти. Особливо багато цих клітин (пігментна тканина) міститься у шкірі риб, зумовлюючи її колір. Скупчення ретикулярних клітин та їх волокон (ретикулярна тканина) знаходяться в частинах органів, у яких відбувається розвиток клітин крові.

Щільна волокниста сполучна тканина характеризується тим, що в її міжклітинній речовині вміст волокон значно переважає вміст основної речовини. Між волокнами, які утворюють пучки, розташовані клітини – фіброцити, а між пучками 2–4 порядків містяться прошарки пухкої волокнистої сполучної тканини (Рис. 1.7). Ця тканина дуже міцна. Вона утворює зв'язки, які з'єднують складові скелета, сухожилки м'язів, окістя і охрястя.

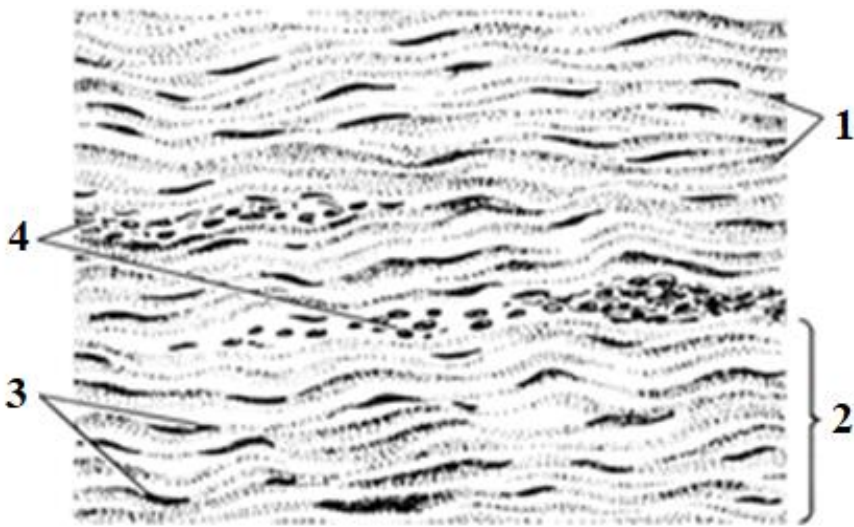


Рис. 1.7. Щільна волокниста сполучна тканина сухожилка (оформлена): 1 – колагенові волокна – пучки I порядку; 2 – пучки II порядку; 3 – ядра фіброцитів; 4 – прошарки пухкої волокнистої сполучної тканини

Скелетна тканина виконує переважно опорну функцію. Вона складається з хрящової і кісткової тканин, з яких побудований скелет. Ці тканини відсутні в безхребетних морепродуктах.

Хрящова тканина міцна і пружна. В її міжклітинній речовині міститься багато води. До клітин цієї тканини належать хондробласти і хондроцити (Рис. 1.8). Останні

розташовані поодиноці та групами. Міжклітинна речовина утворена основною речовиною і колагеновими або еластичними волокнами. Залежно від особливостей будови міжклітинної речовини хрящову тканину поділяють на гіалінову, еластичну і волокнисту. Із них побудовані відповідні хрящі. У хрящовій тканині відсутні кровоносні та лімфатичні судини. Вони розташовані в охрясті, яке вкриває зовні хрящову тканину.

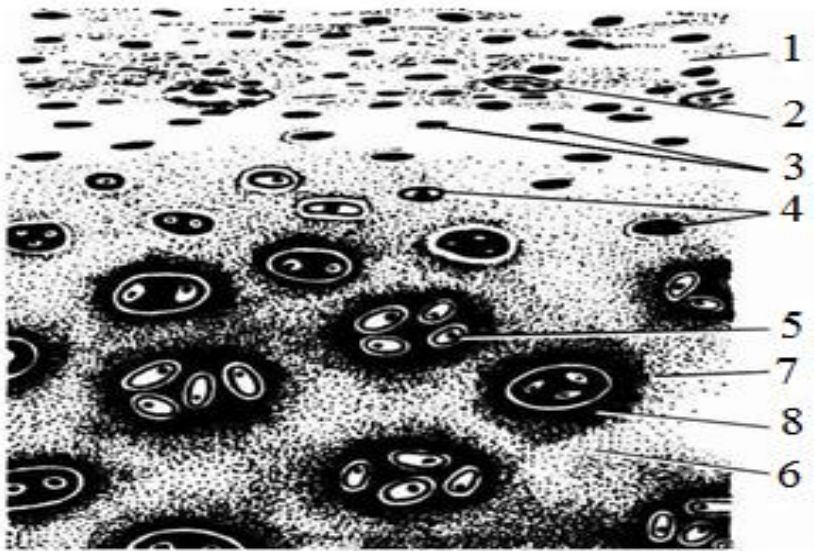


Рис. 1.8. Гіалінова хрящова тканина: 1 – охрястя; 2 – кровоносна судина; 3 – хондробласти; 4 – хондроцити; 5 – ізогенна група; 6 – міжклітинна речовина; 7 – оксифільна і 8 – базофільна зони

Кісткова тканина міцна і тверда. У складових міжклітинної речовини міститься багато мінеральних речовин. Клітини цієї тканини представлені остеобластами, остеocyтами і остеобластами (Рис. 1.9). Зовні кісткова тканина вкрита окістям. Залежно від особливостей будови міжклітинної

речовини кісткову тканину ділять на грубоволокнисту і пластинчасту.

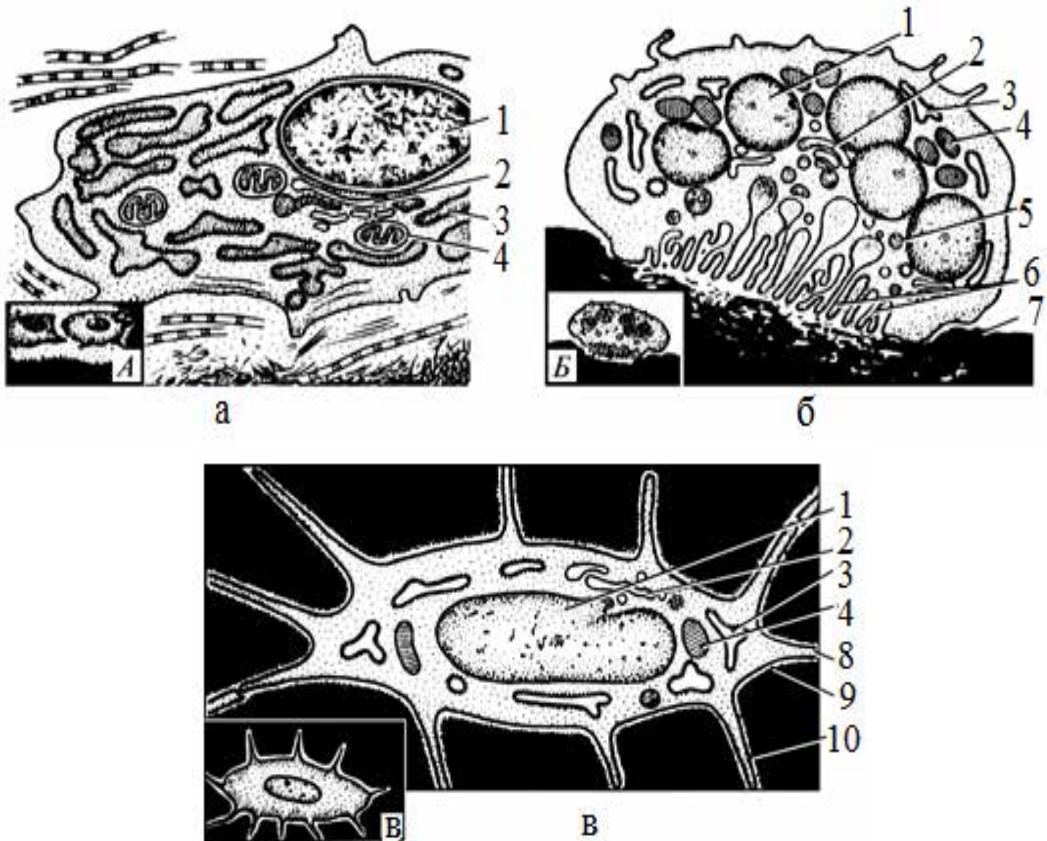


Рис. 1.9. Схема будови клітин кісткової тканини: а – остеобласта; б – остеокласта; в – остеocyта (А, Б, В – те саме під світловим мікроскопом); 1 – ядро; 2 – комплекс Гольджі; 3 – гранулярна ендоплазматична сітка; 4 – мітохондрії; 5 – лізосома; 6 – гофрована облямівка; 7 – міжклітинна речовина; 8 – відростки; 9 – лакуна; 10 – каналець

У риб кісткова тканина грубоволокниста. Її міжклітинна речовина утворена звапнованими колагеновими волокнами. Останні не мають чіткої орієнтації. У ній знаходяться вище названі клітини. Остеобласти є творцями кісткової тканини.

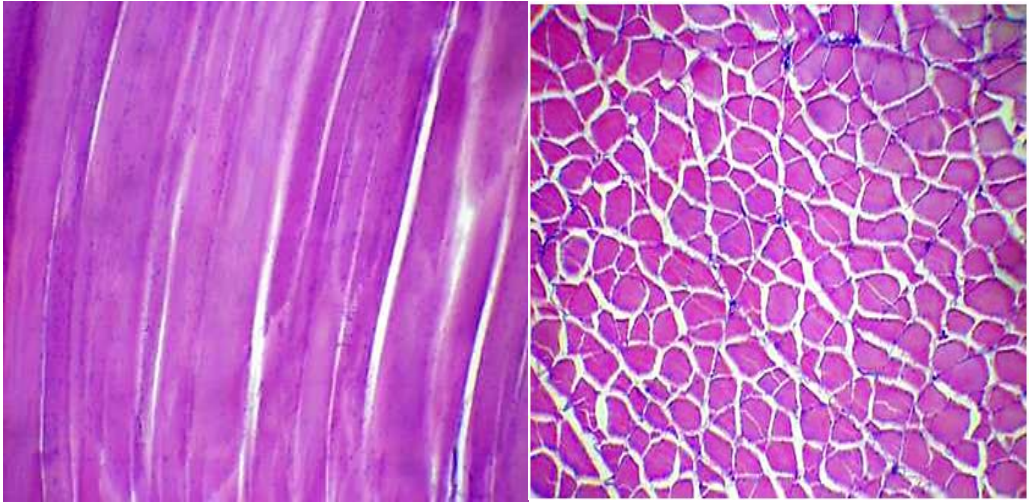
Вони продукують міжклітинну речовину і сприяють її мінералізації. Ці клітини не здатні до поділу. Замуровуючи себе в міжклітинній речовині вони перетворюються на остеоцити, які знаходяться в лакунах. Остеоцити також не здатні до поділу, регулюють мінеральний склад міжклітинної речовини. Остеокласти є макрофагами кісткової тканини. Вони фагоцитують кісткову тканину з мертвими остеоцитами та звапновану хрящову тканину.

М'язова тканина забезпечує рухові процеси всередині організму, а також його переміщення в оточуючому просторі. За особливостями будови її поділяють на поперечно-посмуговану і гладку. Поперечно-посмугована м'язова тканина включає скелетну і серцеву. Серцева м'язова тканина утворює середню оболонку стінки серця – міокард. Із скелетної м'язової тканини побудовані скелетні м'язи.

До складу скелетної м'язової тканини входять м'язові волокна і пухка та щільна волокнисті сполучні тканини. Перша складова в кількісному відношенні значно більша інших.

М'язові волокна – це поперечно-посмуговані утворення циліндричної форми із заокругленими або скошеними чи зазубреними кінцями. Їх довжина в ссавців коливається від 0,1 до 15 см, а діаметр – від 15 до 150 мкм. Довжина м'язових волокон риби (1,5–3,5 мм) та їх діаметр (10–70 мкм) менші таких ссавців. М'язове волокно складається із численних ядер, саркоплазми (цитоплазми) і сарколеми (оболонки) (Рис. 1.10 і 1.11).

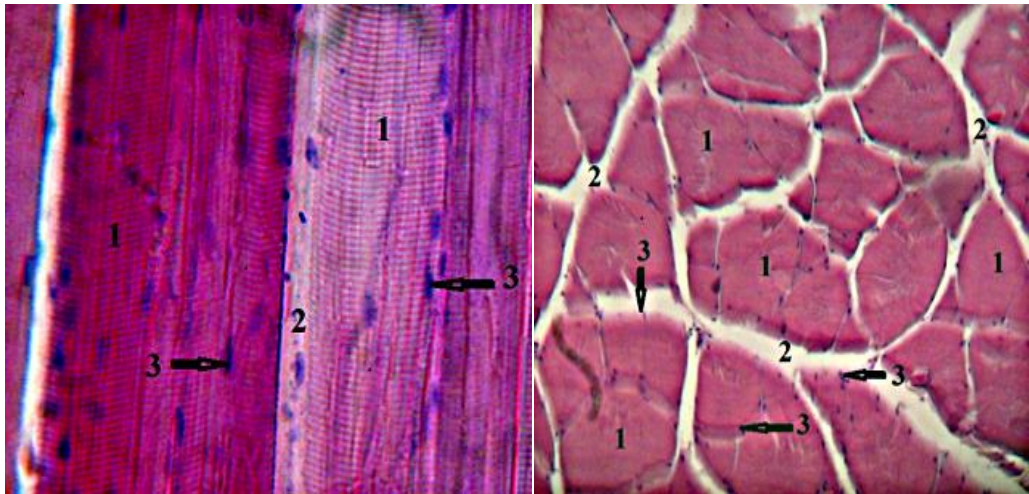
Ядра розміщені на периферії волокна безпосередньо під сарколемою. Їх може бути від кількох десятків до кількох сотень або тисяч. Вони мають видовжено-овальну форму, яка при скороченні змінюється. До складу ядер входять оболонка (нуклеолема), нуклеоплазма (ядерний сік), хроматин і добре виражене ядрерце.



А

Б

Рис. 1.10. М'язові волокна сома на повздовжньому (А) і поперечному зрізах (Б) за малого збільшення мікроскопа. Гематоксилін і еозин. (Препарати Хомича В.Т. і Усенко С.І.)



А

Б

Рис. 1.11. М'язові волокна сома на повздовжньому (А) і поперечному зрізах (Б) за великого збільшення мікроскопа: 1 – м'язове волокно; 2 – ендомізій; 3 – ядра м'язових волокон. Гематоксилін і еозин. (Препарати Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

Саркоплазма, як і цитоплазма клітин, утворена гіалоплазмою, органелами та включеннями.

Гіалоплазма – це найрідша частина саркоплазми. За хімічною будовою вона є колоїдом. У ній розміщені ядро, органели і включення.

Органели представлені мітохондріями, ендоплазматичною сіткою, лізосомами, рибосомами, пероксисомами і комплексом Гольджі. Серед них надзвичайно добре розвинені мітохондрії і агранулярна ендоплазматична сітка, що пов'язано з їх функціями.

Так, в мітохондріях утворюється енергія, яка необхідна для скорочення м'язових волокон, а в агранулярній ендоплазматичній сітці депонуються іони кальцію, які необхідні для цього процесу. Вона представлена з'єднаними між собою трубочками і цистернами, які оточують міофібрили, а навколо саркомерів формують своєрідні манжетки. Порожнини останніх, сусідніх саркомерів, сполучаються між собою. Кожні дві сусідні цистерни манжеток з'єднані поперечною трубочкою (Т-трубочка) і утворюють тріади. Т-трубочки – це система вузьких каналців, які утворені впинаннями плазмолем м'язового волокна у саркоплазму. По Т-трубочкам нервовий імпульс з плазмолемі досягає елементів агранулярної ендоплазматичної сітки (Рис. 1.12).

У саркоплазмі м'язових волокон є органели спеціального призначення – це міофібрили. Вони займають центральну частину саркоплазми і орієнтовані вздовж волокон. Їхня довжина така як м'язових волокон, а товщина становить 1–2 мкм.

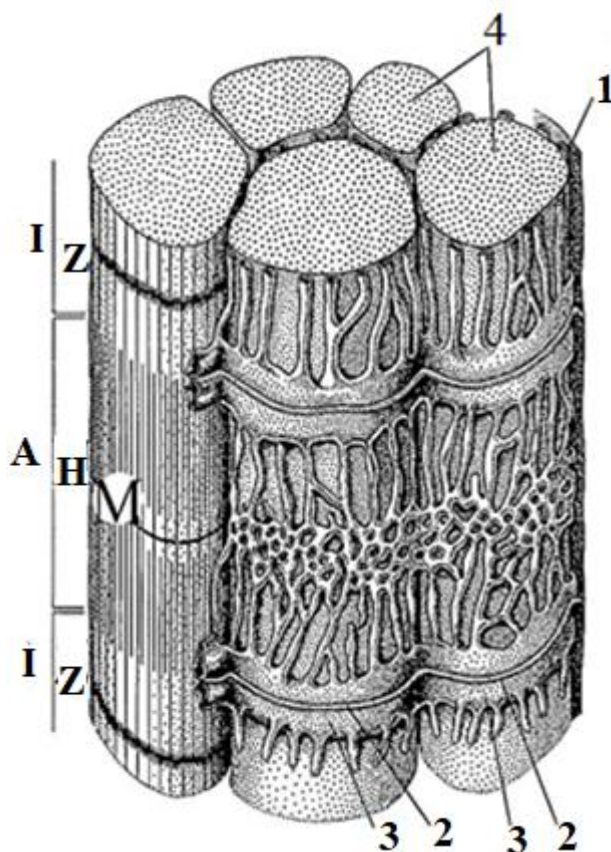


Рис. 1.12. Схема ультрамікроструктури і взаємозв'язку поперечних трубочок (Т-системи) і термінальних цистерн ендоплазматичної сітки в м'язових волокнах: І – диск; А – диск; Н – зона; М – мезофрагма; Z – телофрагма; 1 – сарколема; 2 – Т-трубочки; 3 – термінальні цистерни; 4 – міофібрили

Міофібрили складаються з міофіламентів і мають характерну поперечну смугастість, яка зумовлена наявністю у них почергово розміщених темних і світлих дисків. Темні й світлі диски окремих мікрофібрил розміщені на однаковому рівні й загалом зумовлюють поперечну посмугованість м'язових волокон. Крім цього міофібрили зумовлюють також і повздовжню смугастість волокон. Міофіламенти міофібрил є міозинові та актинові (Рис. 1.13).

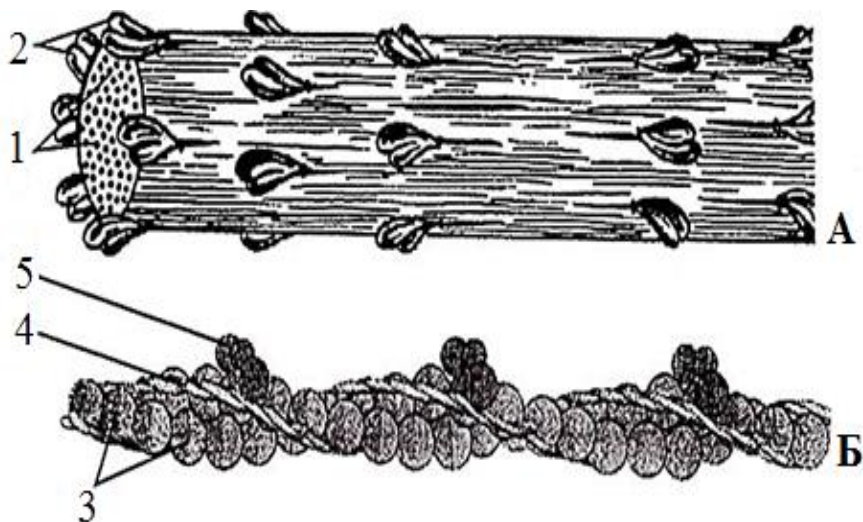


Рис. 1.13. Схема будови міозинових (А) і актинових (Б) міофіламентів: 1 – молекули міозину; 2 – голівки молекул міозину; 3 – молекули актину; 4 – молекули тропоміозину; 5 – молекули тропоніну

Міозинові міофіламенти утворені молекулами білка міозину і мають товщину 17 нм. Кожна молекула міозину має дві голівки і хвіст. У ділянці переходу голівок у хвіст молекула міозину може згинатись. Завдяки цьому голівки і верхня частина хвоста – здатні повертатись, як на шарнірі.

Молекули міозину розташовані паралельно і формують пучок. На його периферії розташовані голівки молекул, а їх хвости утворюють середину пучка. В середній ділянці філаментів голівки відсутні. Голівки міозину розташовані по спіралі. Вони утворюють шість повздовжніх рядів.

Актинові міофіламенти мають товщину 7 нм. Вони являють собою подвійну спіраль, яка утворена двома ланцюжками молекул білка актину. В борознах, з обох боків від актинових ланцюжків, розташовані молекули білка тропоміозину, які прикривають молекули актину. На певних

відстанях до молекул тропоміозину приєднані молекули білка тропоніну.

Під час скорочення відбувається взаємодія між молекулами міозину і актину міофіламент і утворюється актино-міозиновий комплекс.

Ділянки темних і світлих дисків міофібрил мають різну будову та оптичні властивості (Рис. 1.14).

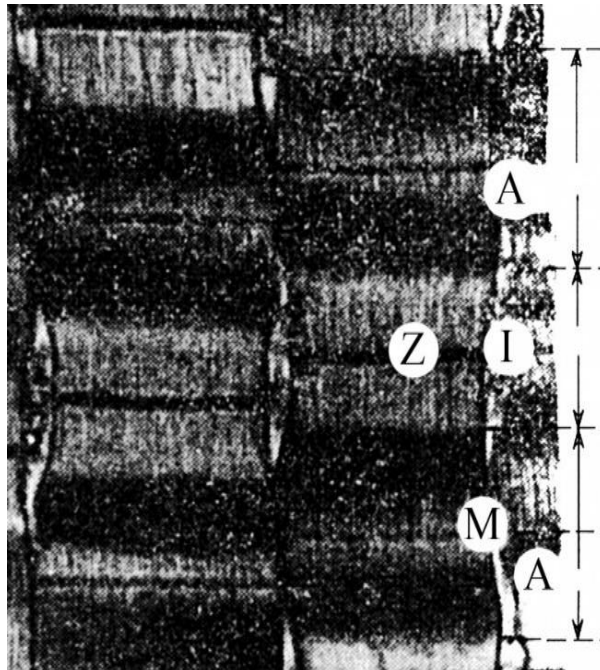


Рис. 1.14. Будова міофібрил волокна скелетної м'язової тканини: *A* – анізотропний диск; *I* – ізотропний диск; *Z* – *Z*-лінія (телофрагма); *M* – *M*-лінія (мезофрагма). Електронна мікрофотографія (за Хакслі)

Світлі диски утворені актиновими міофіламентами. Для них характерне одинарне променезаломлювання, через що їх називають ізотропними (*I*-диски). Посередині *I*-дисків знаходиться темна *Z*-лінія (телофрагма), до якої одним кінцем приєднуються актинові міофіламенти. Їх вільні кінці заходять в *A*-диски.

Темні диски сформовані міозиновими і частково актиновими міофіламентами. Вони мають подвійне променезаломлювання і їх називають анізотропними (А-диски). В центрі А-дисків знаходиться світла Н-зона, а посередині неї – темна М-лінія (мезофрагма). Остання утворена тонкими волоконцями, які з'єднують середні ділянки міозинових міофіламентів, а їхні вільні протилежні кінці утворюють периферійні ділянки А-дисків. У цих ділянках між міозиновими міофіламентами розміщені й актинові. Разом вони утворюють в А-дисках зони перекриття (темні). Лише в Н-зонах А-дисків актинових міофіламентів немає. Кількість міозинових і актинових міофіламентів неоднакова. Актинових міофіламентів у два рази більше ніж міозинових. Просторове розміщення міофіламентів гексональне. На поперечному зрізі видно, що актинові міофіламенти утворюють шестикутник, в центрі якого знаходиться міозиновий міофіламент.

Структурною одиницею міофібрили є саркомер – ділянка міофібрили, розміщена між двома телофрагмами. Тобто саркомер включає повністю А-диск і половинки І-дисків, які прилягають до нього з протилежних кінців. Його довжина становить 2–3 мкм. При скороченні довжина саркомерів зменшується у 2 рази.

Крім поперечної смугастості, при певних станах, у м'язових волокнах виражена і поздовжня смугастість (Рис. 1.15). Включення представлені вуглеводами (глікоген), ліпідами й пігментним білком (міоглобін). Останній надає м'язовим волокнам і м'язам рожево-червоний колір.

Сарколема складається з двох шарів: внутрішнього – власне плазмолемі і зовнішнього – базальної мембрани (Рис. 1.16). Плазмолема електрично поляризована. На її внутрішній поверхні підтримується від'ємний потенціал, на зовнішній – позитивний. У вигляді поперечних трубочок (Т-трубочок) вона впирається в саркоплазму, де контактує з елементами

агранулярної ендоплазматичної сітки і проводить нервові імпульси. Базальна мембрана за допомогою ретикулярних і тонких колагенових волокон щільно з'єднується з пухкою волокнистою сполучною тканиною, що оточує м'язові волокна.

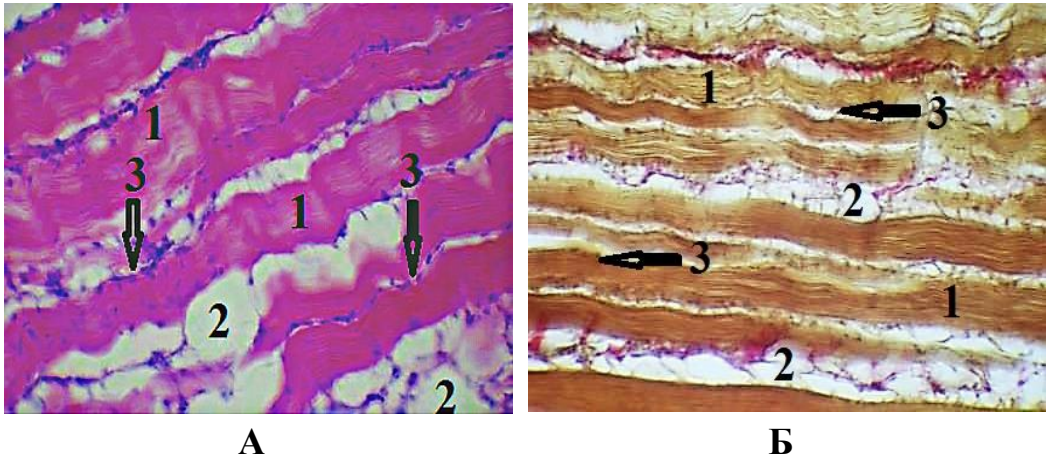


Рис. 1.15. Поздовжня смугастість м'язових волокон коропа дзеркального (стрілки): 1 – м'язове волокно; 2 – ендомізій; 3 – ядра м'язових волокон. Гематоксилін і еозин (А), Ван-Гізон (Б), $\times 200$ (Препарати Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

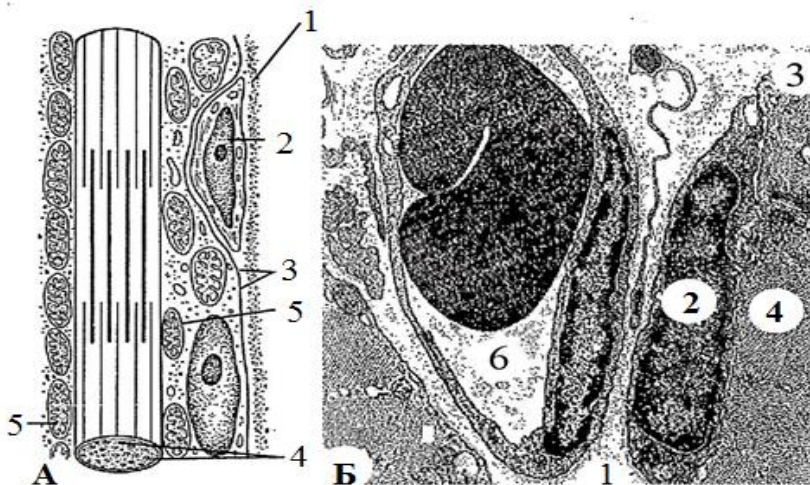


Рис 1.16. Будова сарколеми м'язового волокна: А – схема; Б – поперечний зріз волокна (ТЕМ); 1 – базальна мембрана; 2 – міосателіоцит; 3 – плазмолема; 4 – міофібрили; 5 – мітохондрії; 6 – гемокапіляр

Між плазмолемою і базальною мембраною знаходяться камбіальні клітини м'язових волокон – міосателітоцити. Це одноядерні клітини. Вони мають усі слабо розвинені органи за загального призначення.

М'язові волокна залежно від будови та вмісту пігментного білка міоглобіну поділяють на червоні, білі та проміжні (Рис. 1.17). *Червоні* волокна мають незначну товщину, містять більше міоглобіну та мітохондрій, ніж білі. Вони здатні до тривалої активності. *Білі* волокна більш товсті, скорочуються швидко, однак швидко й втомлюються, оскільки не можуть отримувати достатню кількість енергії. *Проміжні* волокна займають середнє положення між червоними й білими.



Рис. 1.17. Типи м'язових волокон скелетної м'язової тканини (схема): 1 – червоні волокна; 2 – білі волокна; 3 – проміжні волокна

Навколо окремих м'язових волокон знаходиться *ендомізій*. Вони об'єднані в пучки, які оточені *перимізій*. Ендомізій і перимізій – це прошарки пухкої волокнистої сполучної тканини у яких розміщені кровоносні і лімфатичні судини та нервові

волокна. Розгалуження останніх утворюють нервові закінчення на кожному волокні.

Механізм скорочення м'язового волокна. Механізм скорочення м'язових волокон необхідно знати для розуміння механізму залякання риби. Нервовий імпульс через нервові закінчення досягає плазмолемі м'язових волокон і викликає її деполяризацію – зміну потенціалів на її поверхнях. Хвиля деполяризації по системі Т-трубочок досягає клітинної мембрани елементів агранулярної ендоплазматичної сітки. Внаслідок цього мембрана стає проникною для іонів кальцію. Останні проникають з елементів агранулярної ендоплазматичної сітки у гіалоплазму і з'єднуються з молекулами білка тропоніну актинових міофіламентів міофібрил. При цьому молекули білка тропоміозину зсуваються і відкривають ділянки молекул білка актину, здатних взаємодіяти з голівками молекул білка міозину міозинових міофіламентів міофібрил. Голівки молекул білка міозину мають здатність зв'язувати молекули АТФ і розщеплювати їх. Унаслідок цього вивільняється енергія яка використовується на згинання голівок і приєднання їх до білка актину (утворюється актино-міозиновий комплекс), а також на просування актинових міофіламентів уздовж міозинових. При просуванні міофіламентів зони перекриття А-дисків міозинових міофіламентів збільшуються, і при сильному скороченні їх Н-зона та І-диски майже зникають (Рис. 1.18).

Будова скелетного м'яза. Скелетний м'яз побудований з м'язових волокон і пухкої та щільної волокнистої сполучної тканини. Прошарки пухкої волокнистої сполучної тканини оточують окремі м'язові волокна (ендомізій), їх пучки (перимізій) і м'яз (епімізій). У перимізії є кровоносні та лімфатичні судини і нервові волокна. Частина м'язів починається або закінчуються сухожилками, які утворені

щільною волокнистою сполучною тканиною. Вони закінчуються на кістках або хрящах.

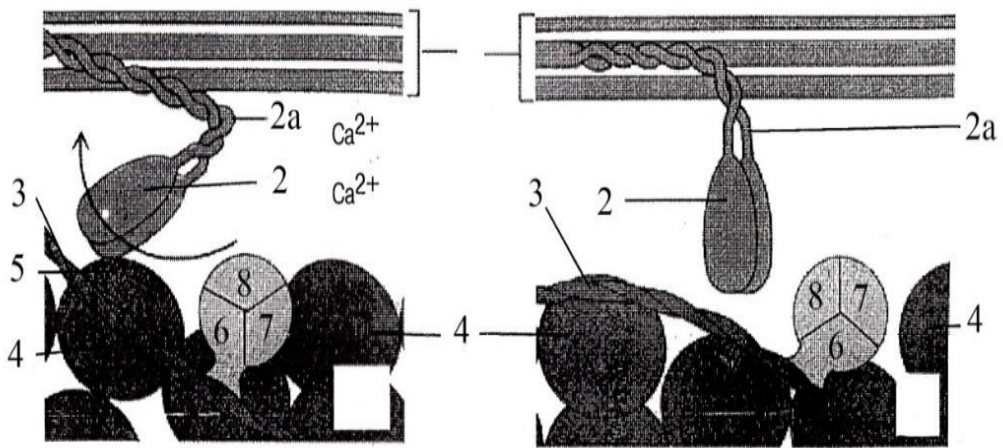


Рис. 1.18. Схеми, що пояснюють механізми взаємодії актинових і міозинових філаментів під час скорочення (А) і розслаблення (Б): 1 – стрижень міозинового міофіламента; 2 – головка молекули білка міозину; 2а – шарнірні ділянки молекул міозину; 3 – молекула тропоміозину; 4 – молекули G-актину; 5 – актиновий центр, що з'єднується з міозином; 6 – Т-тропін, що з'єднується з тропоміозином; 7 – С-тропін, що приєднує Ca ; 8 – І-тропін, що перешкоджає взаємодії актину з міозином

Характерною особливістю м'язів риб є наявність у них міосепт (перемичок), які розташовані поперек м'язів і утворені пухкою волокнистою сполучною тканиною. У них починаються і закінчуються м'язові волокна. Міосепти поділяють м'язи риб на міомери (Рис. 1.19).

Гладка м'язова тканина. Структурно-функціональною одиницею цієї тканини є *гладка м'язова клітина* (Рис. 1.20). Вона має веретеноподібну форму, її довжина у ссавців коливається від 20 до 200 мкм, у риби до 100 мкм, а товщина –

від 3 до 10 мкм. У центрі гладкої м'язової клітини знаходиться паличкоподібне ядро. В ньому мало гетерохроматину і може бути одне або два ядерця.

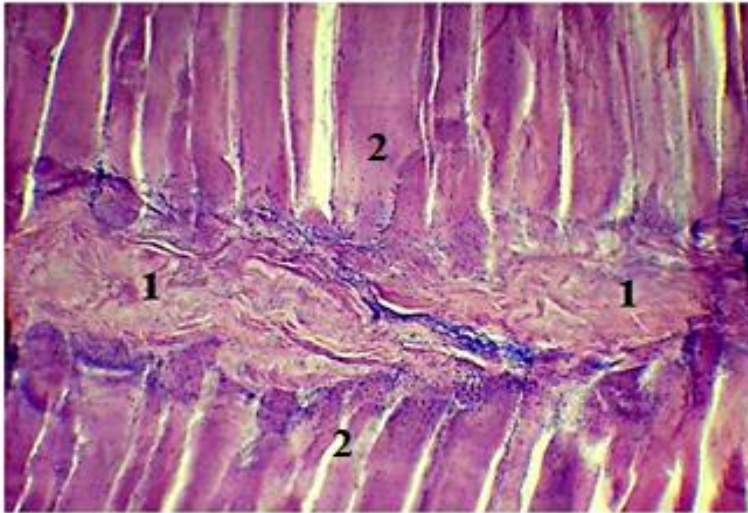


Рис. 1.19. Міосепта (1) і міомери (2) скелетного м'яза сома. Гематоксилін і еозин, $\times 90$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

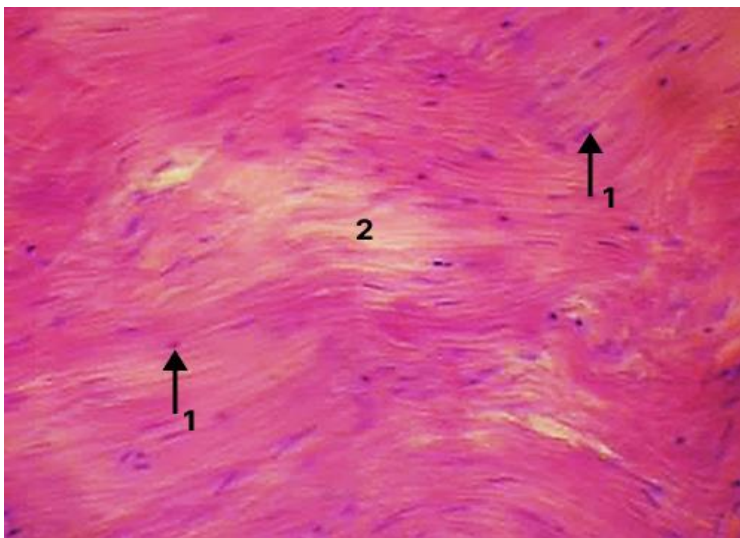


Рис. 1.20. Гладка м'язова тканина кальмара: 1 – гладкі м'язові клітини; 2 – пухка волокниста сполучна тканина. Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

При скороченні гладкої м'язової клітини ядро вигинається або закручується (Рис. 1.21). Органели переважно локалізовані поблизу кінців ядра. Серед них багато мітохондрій (Рис. 1.22).

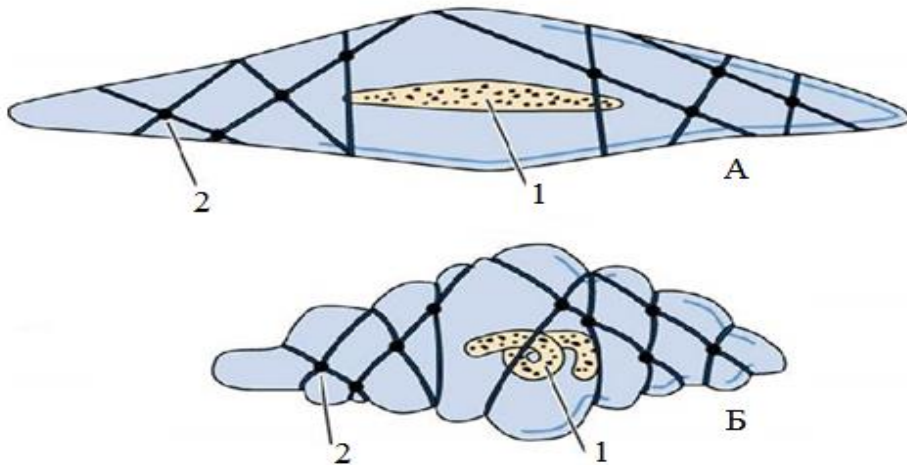


Рис. 1.21. Схема гладкої м'язової клітини у стані розслаблення (А) і скорочення (Б): 1 – ядро; 2 – міофіламенти

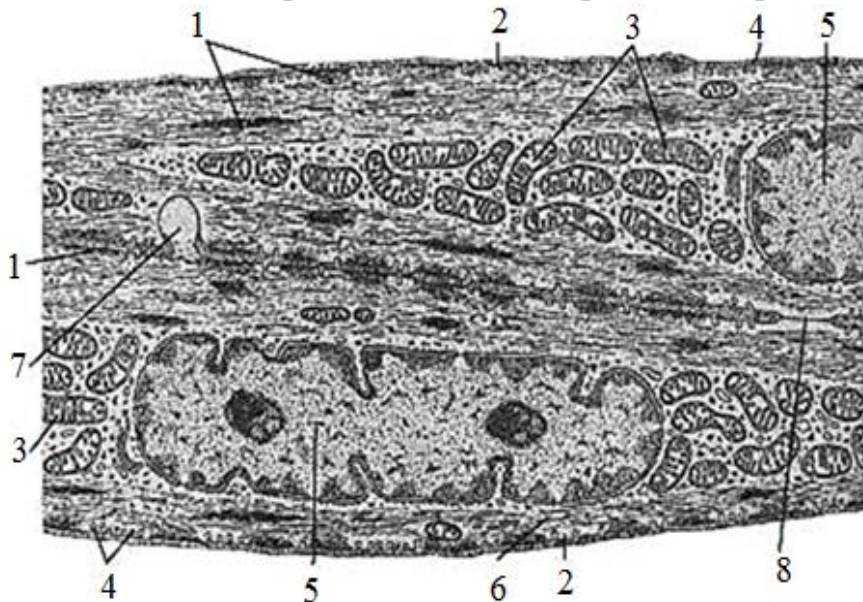


Рис. 1.22. Субмікροструктура гладких м'язових клітин: 1 – щільні тільця; 2 – базальна мембрана; 3 – мітохондрії; 4 – кавеоли; 5 – ядро; 6 – актинові мікрофіламенти; 7 – кавеола; 8 – щілинні контакти

Комплекс Гольджі і ендоплазматична сітка розвинені слабо, є рибосоми. У цитоплазмі багато включень глікогену, ліпідів і міоглобіну (пігментного білка).

Скоротливий апарат гладкої м'язової клітини представлений актиновими й міозиновими міофіламентами, які не утворюють міофібрил. Міофіламенти розташовані вздовж клітин, а актинові, ще й під кутом до їх осі. Актинові міофіламенти фіксуються до плазмолеми або з'єднуються місцями одна з одною.

Оболонка гладкої м'язової клітини місцями впирається в цитоплазму. Ці впинання називають кавеоли. Через них у цитоплазму надходять іони кальцію. Оболонка клітини оточена базальною мембраною, до якої прикріплюються колагенові волокна. В базальній мембрані є отвори, в ділянці яких сусідні гладкі м'язові клітини з'єднуються контактами. Окремі клітини оточені сіткою колагенових, еластичних і ретикулярних волокон – ендомізій. Він з'єднує сусідні гладкі м'язові клітини, що формують пучки. До їх складу входить 10 – 15 клітин. Навколо пучків розміщена пухка волокниста сполучна тканина (перимізій), в якій є кровоносні, лімфатичні судини та нервові волокна. Пучки гладких м'язових клітин об'єднуються в пласти (шари), які розділені значними прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини. Нервове волокно досягає пучка і закінчується на одній з гладких м'язових клітин.

Гладка м'язова тканина скорочується повільно і ритмічно. Період одного скорочення триває від 3 с до 5 хв. Такий тип скорочення називають *тонічним*. Скорочення гладкої м'язової тканини мимовільні, вони не піддаються контролю свідомості.

Гладка м'язова тканина розвивається з мезенхіми. Її регенерація відбувається в результаті поділу гладких м'язових клітин, а також з клітин волокнистої сполучної тканини – міофібробластів.

Із гладкої м'язової тканини побудовані м'язи частини видів безхребетних морепродуктів.

Нервова тканина, як і інші тканини, утворена клітинами – нейронами і міжклітинним середовищем, яке представлено клітинами – *гліоцитами* (Рис. 1.23). Останні, по відношенню до нейронів, виконують трофічну, опорну, секреторну і захисну функції.

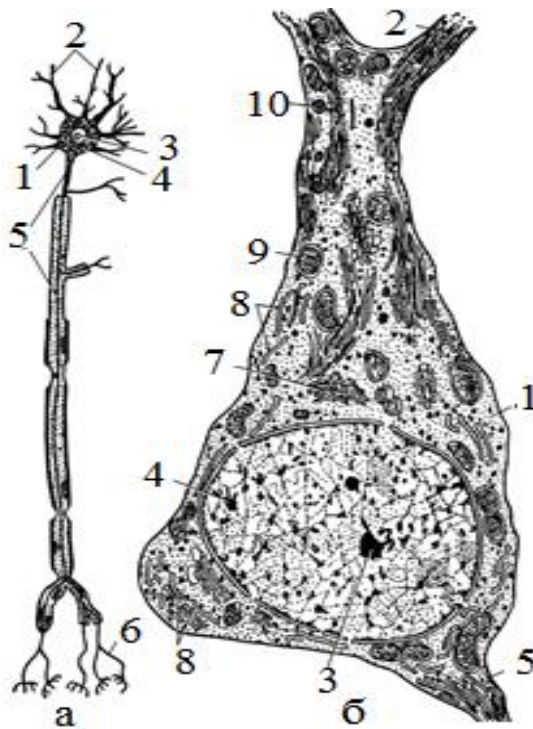


Рис. 1.23. Схема будови нейрона: а – світлова мікроскопія; б – електронна мікроскопія; 1 – перикаріон; 2 – дендрити; 3 – ядерце; 4 – ядро; 5 – аксон; 6 – кінцеві гілочки аксона; 7 – комплекс Гольджі; 8 – гранулярна ендоплазматична сітка; 9 – мітохондрії; 10 – нейрофібрили

Нейрони – це високоспеціалізовані клітини, які здатні сприймати подразники і трансформувати їх у нервові імпульси

й передавати останні до інших нейронів та тканин. Ці клітини також зберігають інформацію та відтворюють її. Особливістю будови нейронів є те, що їх цитоплазма утворює відростки серед яких виділяють аксон (передає нервовий імпульс до інших клітин) і дендрити (сприймають подразник і генерують нервовий імпульс). Ділянку нейрона в якій розташоване ядро називають перикаріоном. З нервової тканини побудована нервова система.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Як поділяють клітини?
2. Назвіть складові ядерної клітини.
3. Будова і функції оболонки клітини.
4. Чим утворена цитоплазма клітини?
5. Назвіть цитоплазматичні органели.
6. Будова і функції ядра клітини.
7. Розмноження клітин.
8. Назвіть типи тканин.
9. Охарактеризуйте епітеліальну тканину.
10. Класифікація сполучної тканини.
11. Назвіть клітини пухкої волокнистої сполучної тканини.
12. Чим утворена щільна волокниста сполучна тканина?
13. Охарактеризуйте хрящову тканину.
14. Назвіть клітини кісткової тканини.
15. Склад крові.
16. Охарактеризуйте еритроцити.
17. Будова і функції лейкоцитів.
18. Які є типи м'язової тканини?
19. Чим утворена скелетна м'язова тканина і які функції вона виконує?
20. Будова структурно-функціональної одиниці скелетної м'язової тканини.

21. Чим представлений скоротливий апарат м'язового волокна?
22. Назвіть складові міофібрил.
23. Будова актинових міофіламент.
24. Будова міозинових міофіламент
25. Механізм скорочення м'язового волокна.
26. Назвіть складові скелетного м'яза.
27. Що утворює у м'язі пухка волокниста сполучна тканина?
28. Назвіть особливості будови скелетного м'яза риб.
29. Якими тканинами утворене м'ясо безхребетних морепродуктів?
30. Назвіть складові гладкої м'язової тканини.
31. Охарактеризуйте структурно-функціональну одиницю гладкої м'язової тканини.
32. Що утворює пухка волокниста сполучна тканина в гладкій м'язовій тканині?
33. Склад і функції нервової тканини.

Тема 1.2. Основи анатомії і спеціальної гістології.

*Зовнішня будова тіла риби. Внутрішня будова тіла риби
(загальний покрив, апарати руху, травлення,
дихання, сечо-статевий)*

Анатомія і спеціальна гістологія вивчають макроскопічну і мікроскопічну будову та функції органів. **Орган** – це частина тіла тварини, яка має характерну для неї будову і яка виконує певні функції. Органи побудовані з тканин. При цьому, в частині їх, виявляються усі типи тканин. Органи, за особливостями будови поділяють на трубчасті та паренхіматозні.

Трубчасті органи мають порожнину і стінку, яка утворена трьома оболонками: внутрішньою (слизовою), середньою (м'язовою) і зовнішньою (серозною або

адвентиційною) (Рис. 1.24). Прикладами таких органів є глотка, стравохід, шлунок, кишечник, сечовід, тощо. Якщо трубчасті органи не мають зв'язку з навколишнім середовищем, то оболонки їх стінки мають специфічні назви. Так, стінка серця утворена ендокардом, міокардом і епікардом, а судин – інтимою, медією та адвентицією.

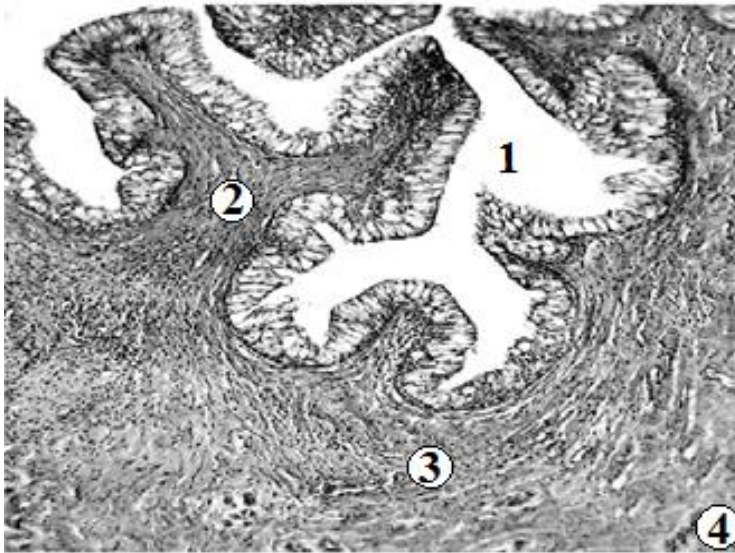


Рис. 1.24. Мікроскопічна будова трубчастого органа (глотка окуня): 1 – порожнина органа; 2 – слизова оболонка; 3 – м'язова оболонка; 4 – адвентиційна оболонка

Слизова оболонка трубчастих органів риби здебільшого утворена трьома шарами: епітелієм, власною пластинкою та підслизовою основою. **М'язова оболонка** сформована переважно гладкою м'язовою тканиною, яка розташована в два шари: внутрішній циркулярний і зовнішній поздовжній. **Серозна оболонка** побудована з пухкої волокнистої сполучної тканини і вкрита простим плоским епітелієм (мезотелієм). Якщо трубчастий орган знаходиться за межами порожнин

тварини, то зовнішню оболонку називають адвентиційною. Вона утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною.

Паренхіматозні органи компактні. Вони побудовані із сполучнотканинної строми і паренхіми (Рис. 1.25). **Сполучнотканинна строма** утворена переважно пухкою волокнистою сполучною тканиною і формує капсулу та каркас (остів) органа, надаючи йому певну форму. Її складові (трабекули) можуть поділяти орган на частки і часточки. У сполучнотканинній стромі розташовані кровоносні і лімфатичні судини, протоки залоз, нерви та нервові вузли, які забезпечують функціонування паренхіми. **Паренхіма** – це частина органа, яка забезпечує його функції. Вона може бути утворена епітеліальною, нервовою, ретикулярною, м'язовою, кістковою і хрящовою тканинами.

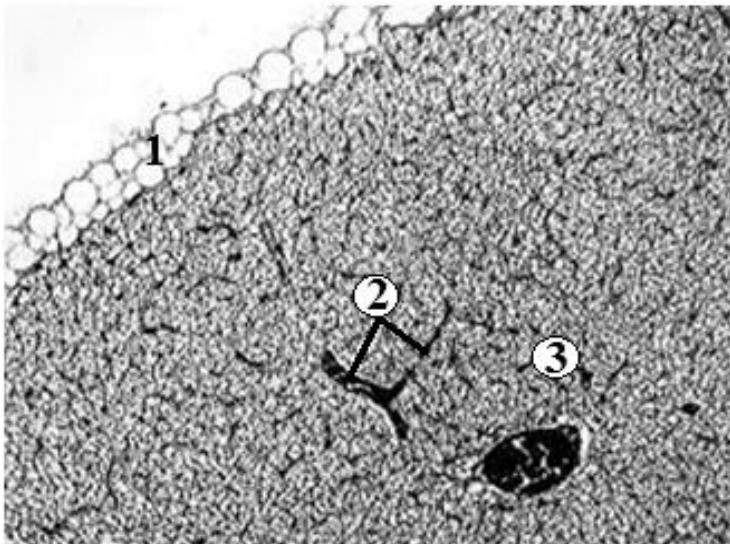


Рис. 1.25. Мікроскопічна будова паренхіматозного органа (печінка окуня): 1 – капсула і 2 – трабекули (сполучнотканинна строма); 3 – паренхіма

Органи об'єднані в апарати і системи. До складу апаратів відносять апарат руху, травлення, дихання і сечо-статевий.

Системи органів представлені серцево-судинною, ендокринною, лімфатичною, нервовою і загальним покривом.

1.2.1. Зовнішній вигляд тіла риби

Зовні окремі види риб та їх групи мають неоднакову форму, яка залежить від способу їх життя. Виділяють дванадцять форм тіла риби. Серед них найбільш поширеними є веретеноподібна, стрілоподібна, стрічкоподібна, змієподібна, сплющена і куляста (Рис. 1.26).

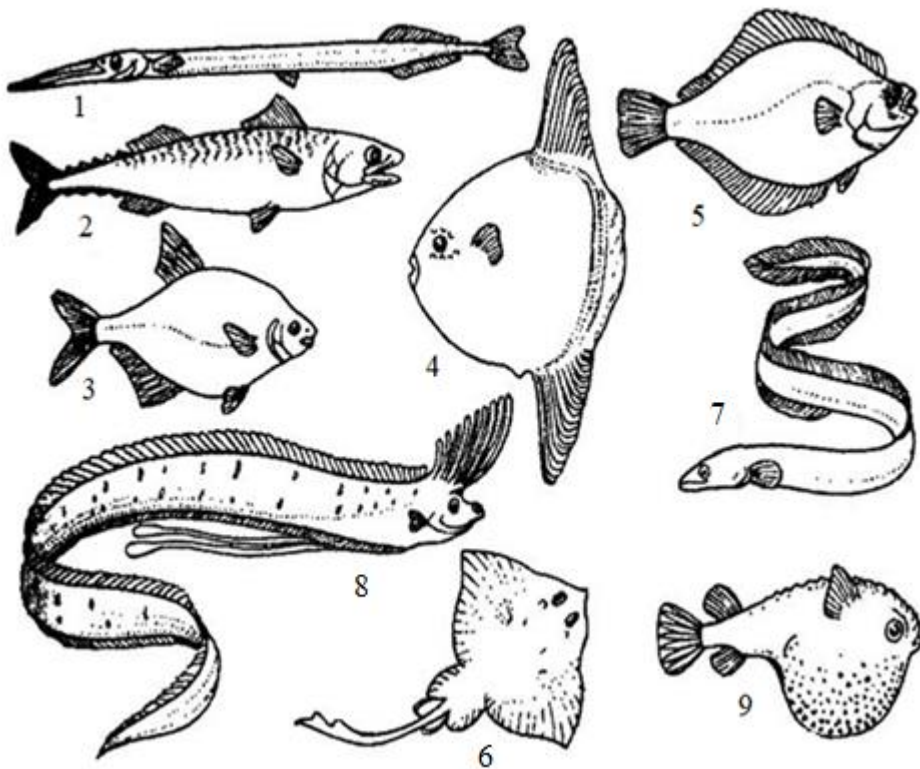


Рис. 1.26. Форми тіла риб: 1 – стрілоподібна (сарган); 2 – веретеноподібна (скупбрія); 3 – сплющена з боків (лящ); 4 – тип місяця-риби; 5–6 плоска; 7 – змієподібна (вугор); 8 – стрічкоподібна (оселедцевий король); 9 – куляста (козубенька)

Тіло риби має три відділи: голову, тулуб і хвіст (Рис. 1.27). Головою починається тіло риби. Вона закінчується на рівні заднього краю зябрової кришки у кісткових риб, а в круглоротих і хрящових – на рівні першої зябрової щілини. Тулуб простягається від закінчення голови до анального отвору. Позаду останнього знаходиться хвіст.

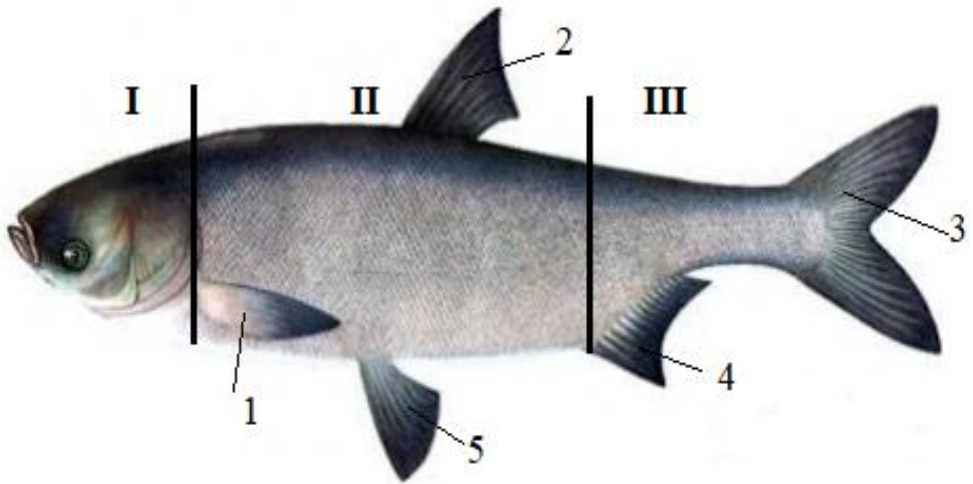


Рис. 1.27. Частини тіла риби: I – голова; II – тулуб; III – хвіст. 1 – грудний плавець, 2 – спинний плавець, 3 – хвостовий плавець; 4 – анальний плавець; 5 – черевний плавець

Голова риб має різноманітну форму і розміри. На ній зовні помітні ротова щілина, якою починається порожнина рота, зябровий апарат, очі, ніздрі, вусики (короп, сом та ін.), бризкальце (осетри, акули, скати). У ділянці голови розташований головний мозок.

Тулуб містить порожнину тіла, в якій знаходяться внутрішні органи. На його спинній, бічних і черевцевій поверхнях розташовані плавці, а на останній – ще й анальний отвір. Плавці риб є непарні і парні (Рис. 1.27). Непарні плавці забезпечують стійкість тіла риби. Вони представлені спинним і анальним плавцями. Кількість цих плавців неоднакова в різних

видів риб. Спинних плавців може бути від одного до трьох, а анальних – один, два. У деяких видів риб (лосось, харіус) за спинним плавцем розташований жировий плавець. Парні плавці є своєрідними стабілізаторами тіла риби. Вони підтримують його в необхідному положенні. До складу парних плавців відносять грудні (розміщені на бічній поверхні біля голови) і черевні. Розташування останніх неоднакове у риб різних видів. Парних плавців немає у круглоротих риб.

У хвості виділяють хвостове стебло і хвостовий плавець. На стеблі в окремих видів риб є шкірний, або кістковий кіль. Хвостовий плавець забезпечує поступальний рух риби. У більшості риб він має дві лопаті: спинну і черевну. Його форма і розміри неоднакові в окремих видів риб. У скатів хвостовий плавець відсутній.

1.2.2. Загальний покрив

Загальний покрив риб представлений шкірою та її похідними.

Шкіра – це найбільший орган, який займає пограничне положення. Завдяки цьому вона захищає організм від негативної дії багатьох чинників (фізичних, хімічних, біологічних) зовнішнього середовища. Шкіра бере участь в обміні речовин і газів. Вона виконує видільну та імунну функцію і є вмістилищем багатьох чутливих нервових закінчень.

Характерною ознакою шкіри риб є сильний розвиток її слизовидільної функції і наявність затвердіваючих елементів, які утворюють так званий зовнішній скелет (панцерний або лускатий покрив), який відсутній у деяких видів риб (сом, круглороті, в'юн).

Багатофункціональність шкіри зумовлена особливостями її будови. Вона утворена епідермісом, дермою і гіподермою (Рис. 1.28).

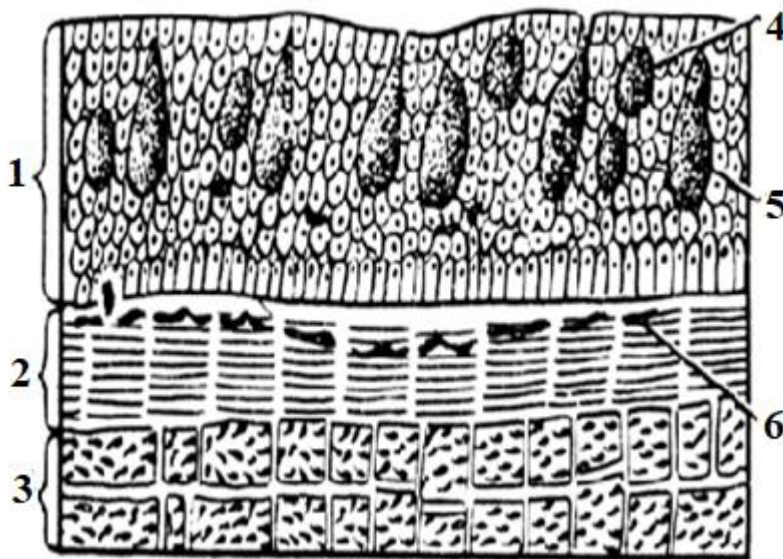


Рис. 1.28. Схема будови шкіри осетра: 1 – епідерміс; 2– дерма; 3–гіподерма; 4– округлі залозисті клітини; 5– келихоподібні залозисті клітини; 6– пігментні клітини

Епідерміс – це багат шаровий плоский зроговілий епітелій. У ньому виділяють три шари епідермоцитів (кератиноцитів): нижній, середній і поверхневий. Епідермоцити усіх шарів з'єднані між собою цитоплазматичними містками, що забезпечує циркуляцію між ними рідини з поживними та біологічно активними речовинами.

Нижній ростковий (базальний) шар утворений одним шаром епідермоцитів, які мають переважно циліндричну форму. Ці клітини активно діляться шляхом мітозу і поповнюють клітинний склад епідермісу.

Середній шар утворений декількома рядами епідермоцитів різної форми між якими розташовані залозисті (келихоподібні, колбоподібні, округлі) клітини. Останні виконують екзо- і ендокринну функції, продукуючи слиз, феромони і біологічно активні речовини.

Поверхневий шар представлений декількома рядами плоских епідермоцитів, які з віком зроговівають, але не злущуються. Максимального зроговіння поверхневий шар епідермісу досягає у деяких видів риб перед нерестом. Він у самців корокових риб на голові, зябрових кришках та бічних поверхнях утворює «перлинні висипи» у вигляді горбистостей, які після нересту зникають.

Дерма у більшості риб складається з двох шарів: верхнього, утвореного тонким прошарком пухкої волокнистої сполучної тканини і нижнього, що складається із щільної волокнистої сполучної тканини. Лопаті цього шару впинаються між окремими лусочками луски і утворюють кишені. В дермі, яка пронизана нервами і кровоносними капілярами знаходяться секреторні клітини – склеробласти. Вони виділяють секрет, який на поверхні шкіри застигає і утворює луску. У повільно плаваючих риб дерма розвинута слабше ніж у швидко плаваючих. При цьому збільшується її товщина, особливо у хвостовому відділі. У деяких акул дерма складається з декількох шарів колагенових волокон, розташованих під кутом один до одного. Окремі шари цих волокон пов'язані між собою поперечними волокнами.

З віком у дермі зменшується вміст еластичних і ретикулярних волокон, зростає кількість колагенових волокон. Проявом цих змін є огрубіння шкіри – втрата нею еластичних властивостей.

У дермі містяться відросчасті та овальні пігментні клітини (хроматофороцити, лейкофороцити), які надають шкірі різноманітного забарвлення (чорного, червоного, жовтого і сріблястого) (Рис. 1.29).

Забарвлення риб має захисну функцію, що робить їх непомітними у відповідних умовах. Деякі риби мають здатність змінювати забарвлення шкіри. Самці багатьох видів бичків у шлюбний період чорніють. Шкіра самців колючок при

роздратуванні набуває різних відтінків, морський півень при занепокоєнні блідне, скорпена при подразненні темніє. Камбали і деякі інші риби можуть змінювати забарвлення відповідно до навколишнього середовища.

Гіподерма риб утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною в якій є скупчення жирових клітин – адипоцитів. Цей шар добре розвинутий у кісткових риб і гірше в акул, у яких він у більшій частині тіла навіть відсутній і тулубова мускулатура безпосередньо контактує з дермою.



Рис. 1.29. Пігментні клітини (хроматофороцити) шкіри риб: 1 – меланофороцити, 2 – ксантофороцити і еритрофороцити; 3 – гуанофороцити

Похідні шкіри поділяють на залозисті та рогові. До складу *залозистих похідних* шкіри відносять слизові, серозні і отруйні залози, світні органи, а до рогових – луску та плавці.

Слизові та серозні залози є одноклітинними. Як відмічено вище, вони розташовані в епідермісі шкіри і продукують

відповідні секрети. До складу слизових залоз відносять келихоподібні та колбоподібні, а до серозних – округлі клітини (Рис. 1.30).

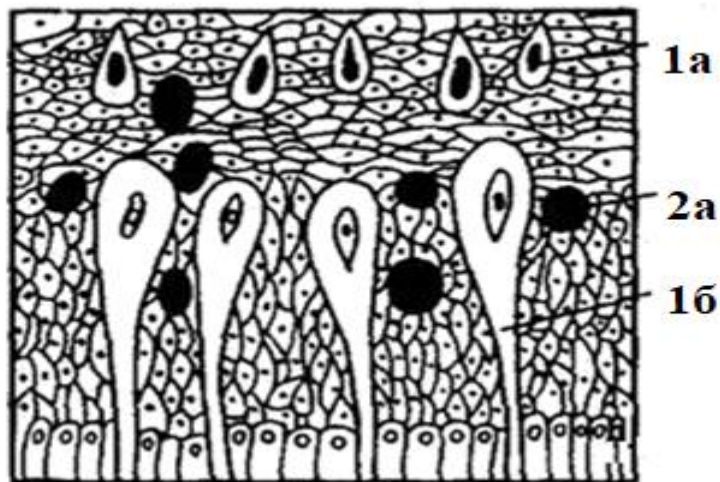


Рис. 1.30. Одноклітинні залози епідермісу шкіри риби (схема): 1–слизові клітини: 1а – келихоподібні, 1б – колбоподібні; 2–серозні клітини: 2а–округлі

Секрет залоз виділяється на поверхню шкіри і зменшує тертя тіла до води (механічний захист), перешкоджає потраплянню в організм паразитів і бактерій (бактерицидний захист), прискорює згортання крові при травмах, сприяє виділенню речовин із організму, регулює проникнення води і солей (осмотична регуляція), захищає шкіру від висихання на повітрі, охороняє зябра від засмічення і виділяє специфічний видовий запах. У деяких видів риб (вугор) слиз отруйний і при підшкірному введенні може вбити тварину.

Інтенсивність виділення секрету залежить від розвитку луски. Як правило, риби з добре розвинутим лусковим покривом виділяють слизу менше (лосось, окунь), а риби, в яких луска відсутня, або редукована (круглороті, деякі соми,

в'юн) продукують його багато. Є дані, що одна міксина, поміщена у відро з водою, за короткий час може перетворити всю воду в слиз.

У слизових залозах виробляються також феромони – пахучі речовини, які виділяються в зовнішнє середовище і діють на рецептори інших риб.

Отруйні залози можуть бути одноклітинні та багатоклітинні. Вони розташовані в епідермісі шкіри в окремих видів риб і продукують отруту, яка виділяється при захисті риб від їх ворогів або в разі нападу останніх. У зв'язку з цим отруйні залози знаходяться біля структур тіла риб, які здатні нанести травму. Ними можуть бути шипи (гострі кісткові виступи) і промені (колючки) плавців (Рис. 1.31).

Світні органи (фотофори) властиві багатьом морським глибоководним риbam. Вони утворені світними клітинами (фотоцитами), які містять особливу речовину люциферин, який здатний випромінювати світло. Окремі світні органи деяких видів риб утворені симбіотичними бактеріями, які здатні генерувати світло. Ці бактерії можуть також розташовуватись поодиноці на тілі риб. Світні органи не призначені для освітлення рибі шляху. Вони відіграють роль у розпізнавальних ознаках, особливо в шлюбний період, а також для відлякування ворогів, з одної сторони, і приваблюванні жертви – з другої.

Луска вкриває шкіру риб і сформована багатьма зроговілими лусочками. Вона відсутня у сомових, круглоротих та деяких інших риб, що плавають з незначною швидкістю. У вугрів луска дуже дрібна і практично невидима неозброєним оком. Завдяки лусці поверхня тіла риб гладка. Вона також запобігає виникненню складок шкіри на його бічних поверхнях. Зовні луска вкрита епідермісом, під яким знаходиться тонкий шар волокнистої сполучної тканини з пігментними клітинами.

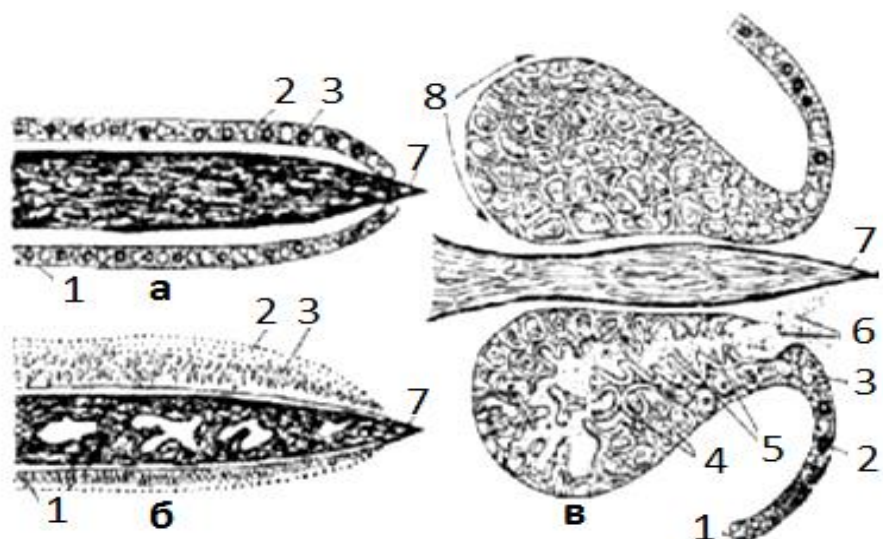


Рис. 1.31. Отруйні залози риb: а – одноклітинні отруйні залози епідермісу плавцевої колючки морського йорша; б – комплекс одноклітинних отруйних залоз епідермісу хвостового шипа ската-хвостокола; в – компактна багатоклітинна отруйна залоза зябрової кришки морського дракончика: 1 – епідерміс; 2 – слизові клітини; 3 – залозисті отруйні клітини; 4 – опорні клітини; 5 – протока; 6 – отрута, що виходить назовні; 7 – шип; 8 – отруйна залоза

У сучасних риb розрізняють три типи луски: плакоїдну, ганоїдну і еласмоїдну або кісткову (Рис. 1.32). Вони мають неоднакову форму лусочок та їх хімічний склад. Плакоїдна луска вкриває шкіру хрящових риb і протягом їхнього життя неодноразово змінюється. Її лусочки складаються з ромбічної пластинки, яка залягає у дермі і шипа (шкіряний зуб), який виступає назовні. Шип може закінчуватися одним або декількома вістрями.

Лусочки ганоїдної луски мають ромбічну форму і бічний виступ у вигляді зуба, за допомогою якого лусочки з'єднуються між собою, утворюючи своєрідний панцир. Ця луска вкриває

шкіру кісткових ганоїдів, багатоперів, зберігається на хвості у осетрових. Різновидом ганоїдної луски, яка характерна для кистеперих риб є космоїдна луска.

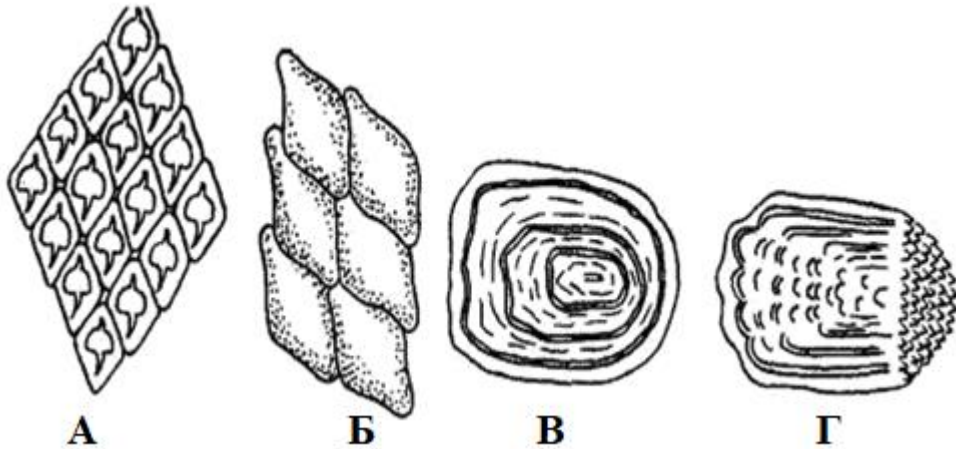


Рис. 1.32. Форма луски риб: А – плакоїдна; Б – ганоїдна; В і Г – кісткова (циклоїдна і ктеноїдна)

Еласмоїдна або кісткова луска властива більшості сучасним кістковим риbam. Характерною особливістю лусочок луски костистих риб є спосіб їх розміщення. Заглиблюючись своєю основою у лускову кишеню, яка заглиблена в дерму, вони вільним кінцем черепицеподібно налягають на наступну лусочку.

За особливостями будови луски і розташування лусочок визначають вік риби.

Будова і функції плавців описані вище.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Що входить до складу загального покриву?
2. Функції шкіри.
3. Назвіть шари шкіри.

4. Будова епідермісу.
5. Чим утворена основа шкіри.
6. Від чого залежить колір шкіри?
7. Залози шкіри.
8. Назвіть похідні шкіри.
9. Типи луски.

1.2.3. Апарат руху

Апарат руху об'єднує низку органів, які забезпечують рух риби в оточуючому середовищі, а також виконують опорну і захисну функції. До складу апарату руху входять внутрішній скелет і м'язи. Внутрішній скелет є пасивною частиною апарату руху (Рис. 1.33). Він також зумовлює його опорну і захисну функції. Складові скелета утворюють каркас тіла риби до якого прикріплюються м'язи. Вони беруть участь в утворенні стінки порожнини тіла де розташовані нутрощі, черепної порожнини у якій розташований головний мозок, хребетного каналу в якому міститься спинний мозок, захищаючи їх від негативного впливу багатьох шкідливих факторів оточуючого середовища.

Залежно від того, якою тканиною утворений внутрішній скелет його поділяють на кістковий (кісткові риби), хрящовий (хрящові риби) і хрящо-кістковий (осетрові).

До складу внутрішнього скелету входять скелет голови (череп), осьовий скелет і скелет плавців.

Череп. *Череп кісткових риб* утворений більше 40 кістковими сегментами (Рис. 1.34). Його поділяють на мозковий і вісцеральний відділи.

Кістки мозкового відділу формують черепну коробку в якій розташований головний мозок, а також очну ямку для очного яблука і капсули для органів чуття: нюху і слуху. У черепній коробці виділяють дах, дно і чотири відділи: нюховий, слуховий, очноямковий і потиличний. Дах утворюють три пари кісток (лобова, нюхова, тім'яна), а дно дві непарні кістки

(леміш і парасфеноїд). Нюховий відділ формують три нюхові кістки (передня, бічні), очноямковий - три клиноподібні кістки (основна, бічні). Крім останніх, очну ямку також обмежують п'ять-шість маленьких очноямкових кісточок. Слуховий відділ утворюють п'ять вушних кісток (передня, задня, верхня, клиноподібна і крилоподібна), а потиличний – чотири потиличні кістки (основна, верхня, бічні). Потиличні кістки оточують великий потиличний отвір, через який головний мозок переходить у спинний. Основна потилична кістка з'єднана з хребтом.

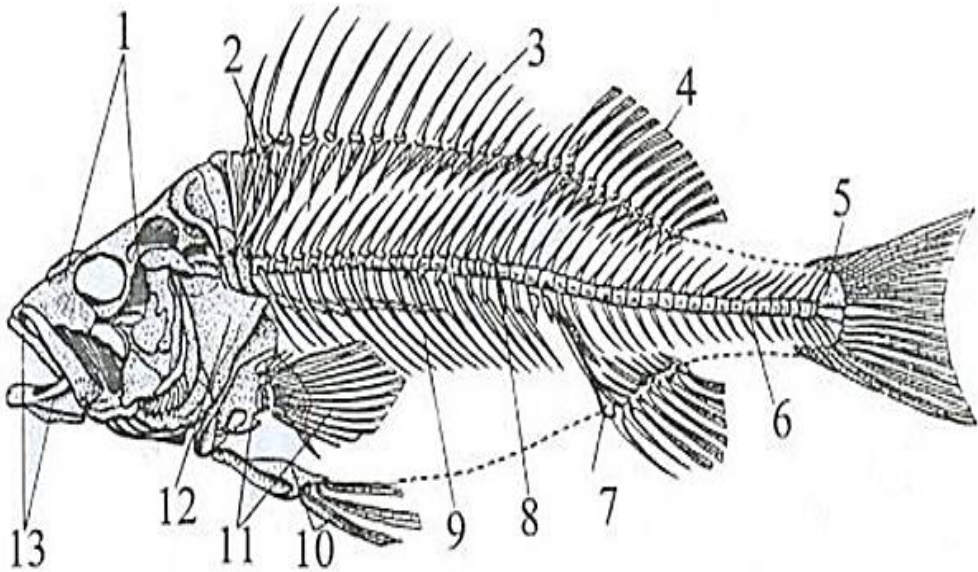


Рис. 1.33. Скелет окуня (за Кюв'є Ж., 1829 р.): 1 – кістки черепа; 2 – основні елементи спинного плавця; 3– 4 – промені спинного плавця; 5 – уростиль; 6 – хвостові хребці; 7 – основні елементи анального плавця; 8 – тулубові хребці; 9 – ребра з придатками; 10 – кістки та промені черевного плавця; 11 – кістки та промені грудного плавця; 12 – зяброва кришка; 13 – верхня та нижня щелепи

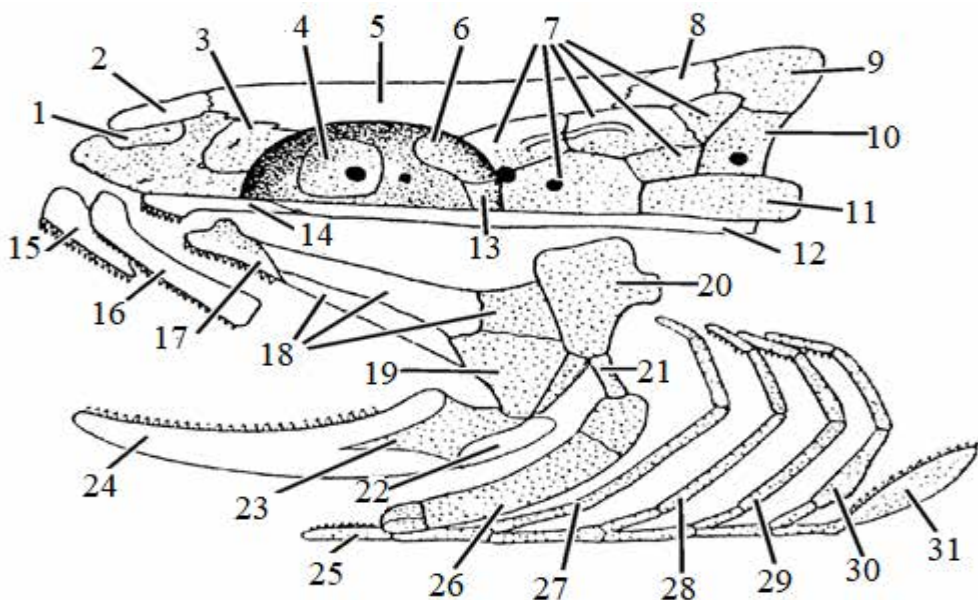


Рис. 1.34. Схема будови черепа кісткової риби
 1 – міжнюхова кістка; 2 – носова кістка; 3 – бічна нюхова кістка; 4 – очноямково-клиноподібна кістка; 5 – лобова кістка; 6 – бокова клиноподібна кістка; 7 – вушні кістки; 8 – тім'яна кістка; 9 – верхня потилична кістка; 10 – бічна потилична кістка; 11 – основна потилична кістка; 12 – парасфеноїд; 13 – основна клиноподібна кістка; 14 – леміш; 15 – передщелепна кістка; 16 – верхньощелепна кістка; 17 – піднебінна кістка; 18 – крилоподібні кістки; 19 – квадратна кістка; 20 – гіомандибуляре; 21 – симплектикум; 22 – кутова кістка; 23 – зчленівна кістка; 24 – зубна кістка; 25 – копула; 26 – гіюїд; 27–31 – I–V зяброві дуги

Вісцеральний відділ черепа представлений черепним і зябровим апаратами. Він утворений щелепною, підязиковою і зябровими дугами. Останні, в кісткових і хрящо-кісткових риб прикриті зябровою кришкою. Щелепна дуга формує верхню і нижню щелепи, які утворені окремими кістками. Підязикова

дуга теж побудована з декількох кісток. Вона рухомо з'єднана з мозковим відділом черепа і нижньою щелепою. Зябрових дуг п'ять. Вони формують остів зябрового апарату. Кожна дуга має декілька сегментів, які знизу з'єднані. Зовні дуги вкриті зябровою кришкою, яка утворена чотирма кісточками.

Череп хрящових риб також має мозковий і вісцеральний відділи. Мозковий відділ представлений суцільною хрящовою коробкою, у якій знаходиться головний мозок. Спереду в стінці коробки розташована нюхова капсула, а ззаду – слухова. Між капсулами знаходиться очна ямка. Перед нюховими капсулами хрящова коробка утворює виступ. Вісцеральний відділ черепа утворений щелепною і підязиковою дугами між якими знаходиться бризкальце. Верхня частина щелепної дуги формує верхню щелепу, а нижня – нижню. Підязикова дуга має дві частини. Вона з'єднує мозковий відділ черепа з щелепною дугою. Зябрових дуг п'ять. Зябрової кришки немає.

Будова черепа **хрящо-кісткових риб** подібна до такої хрящових риб, але на відміну від останніх у ньому хрящова коробка ззовні закрита кістковим панциром. Він утворений численними кістками, які розвиваються з шкіри. Зовні зяброві дуги прикриті зябровою кришкою.

Череп круглоротих риб має значні особливості будови і складу. У ньому виділяють скелет ротової лійки, язика, мозковий і вісцеральний відділи. Скелет ротової лійки і язика утворений хрящами, які формують їх каркас. Разом з м'язами названих структур вони забезпечують присмоктування цих риб до жертви, її руйнування і всмоктування.

Мозковий відділ утворений хрящами і волокнистою сполучною тканиною. Вони формують мозкову коробку, в якій знаходиться головний мозок і очну ямку. З мозковою коробкою з'єднані нюхова і слухові капсули. Вісцеральний відділ утворений вісьма зябровими дугами, які з'єднані перемичками і підязиковим хрящом.

Осьовий скелет. У риб його поділяють на тулубовий і хвостовий відділи. У *кісткових і хрящових риб* він представлений хребцями, які утворюють хребетний стовп. В останньому знаходиться хребетний канал, у якому розташований спинний мозок. До тулубових хребців приєднані ребра.

Кількість хребців неоднакова у названих риб та їх видів. У коропа їх 36-38, окуня – 39-42, судака – 44, щуки – 56-65, сома – 72, північного оселедця – 57, річкового вугра – 114, морської лисиці – 365.

Хребець утворений тілом і верхньою та нижньою дугами (Рис. 1.35). Тіло має циліндричну форму з увігнутими кінцями.

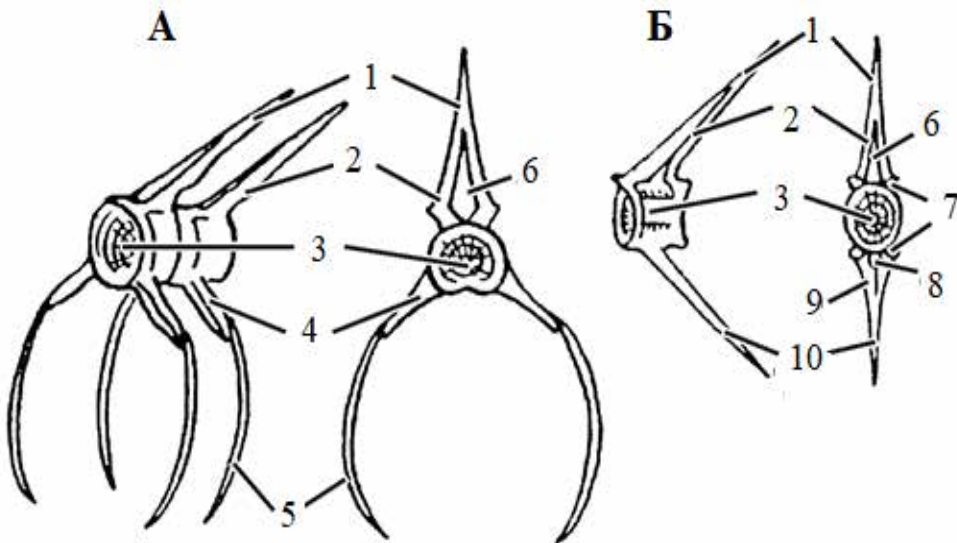


Рис. 1.35. Будова хребців кісткової риби: А – тулубового; Б – хвостового (вид збоку та спереду): 1 – верхній остистий відросток; 2 – верхня дуга; 3 – тіло хребця; 4 – поперечні відростки; 5 – ребра; 6 – хребцевий отвір; 7 – зчленівні (суглобові) відростки; 8 – гемальний канал; 9 – нижня дуга; 10 – нижній остистий відросток

У тілі хребця хрящових риб розташована хорда. Над ним знаходиться верхня дуга, яка закінчується верхнім остистим відростком. В основі цієї дуги знаходиться отвір хребця (невральний), а в кісткових риб на цій дузі розташовані передній і задній суглобові відростки. Під тілом хребця знаходиться нижня дуга. У тулубових хребцях вона представлена поперечними відростками, до яких приєднані ребра. У хвостових хребцях нижні дуги формують гемальний канал, у якому розташовані кровоносні судини. Нижня дуга теж закінчується нижнім остистим відростком. Між дугами сусідніх хребців хрящових риб знаходяться вставні пластинки. Останні хвостові хребці кісткових риб зростаються і формують кісточку – уростиль.

Ребра кісткових риб парні, тонкі, вигнуті кісточки, які беруть участь у формуванні стінки порожнини тіла. Вони розташовані в тулубових м'язах. Верхній кінець ребер з'єднаний з хребцем, а нижній – вільний. У хрящових і хрящокісткових риб ребра короткі, необмежують порожнину тіла, розташовані в горизонтальному прошарку волокнистої сполучної тканини, який ділить великий бічний м'яз на верхню і нижню частини. У тулубових м'язах кісткових риб містяться м'язові кісточки. Особливо багато їх в м'язах коропових. Вони з'єднані з ребрами і хребцями. Вважають, що ці кісточки є окостенілими сухожилками.

У хрящокісткових риб осьовий скелет утворений хордою, яка оточена щільною сполучнотканинною оболонкою. Тіл хребців немає. На оболонці хорди розташовані хрящові верхні і нижні дуги. У верхніх дугах, які закінчуються остистим відростком знаходиться невральный отвір. Нижні дуги тулубового відділу представлені поперечними відростками, до яких приєднані ребра, а в хвостовому відділі вони формують гемальний канал. Ребра у цих риб такі як і в хрящових риб, але їх середня частина – кісткова.

У круглоротих риб (міноги) осьовий скелет утворений хордою, яка як і в хрящо-кісткових риб оточена оболонкою. У верхній частині оболонки розташований невральний канал, а в нижній частині хвостового відділу – гемальний канал.

Скелет плавців (Рис. 1.36). Плавці є похідними шкіри, які відносять до апарату руху. Як відмічено вище, вони бувають парні та непарні. Для непарних плавців властивий зовнішній та внутрішній скелет. Зовнішній скелет знаходиться в лопатях плавців, які виступають над поверхнею тіла риби. Лопаті утворені складкою шкіри, у якій розташовані промені. *У кісткових риб* промені переважно кісткові і членисті. Вони бувають тверді (жорсткі, колючі) і м'які. *У хрящових риб* промені хрящові, розділені на два-три членики. Внутрішній скелет непарних плавців теж утворений променями, які з'єднані з м'язами.

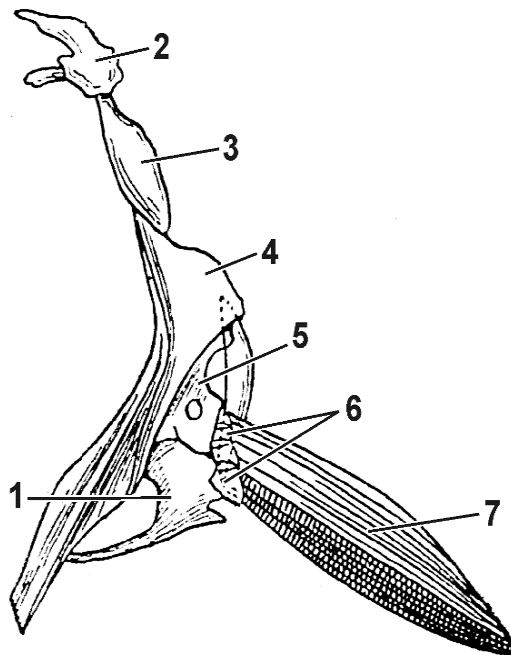


Рис. 1.36. Плечовий пояс кісткової риби із грудним плавцем: 1 – коракоїд; 2 – задньосконева кістка; 3 – клейтрум; 4 – надклейтрум; 5 – лопатка; 6 – радіалії; 7 – промені плавця

Скелет парних плавців поділяють на скелет поясу плавця і скелет вільного плавця. Пояс грудних плавців у кісткових риб з'єднаний з черепом і утворений шістьма кістками: лопаткою, коракоїдом, клейтрумом, надклейтрумом, заклеитрумом і задньою скроневою. Пояс черевних плавців у кісткових риб представлений кістковими пластинками, які розташовані в м'язах тулуба. З поясами парних плавців з'єднаний скелет вільних плавців. Їх будова подібна такій зовнішнього скелета непарних плавців.

Скелетні м'язи є активною частиною апарата руху. Їх скорочення забезпечує поступальний і деформаційні рухи риб. М'язи риб поділяють на м'язи голови, тулуба і плавців.

М'язи голови представлені надзябровими, підзябровими, м'язами очного яблука, щелепного і зябрового апаратів. Надзяброві м'язи з'єднують череп з тулубом, а підзяброві – з кістковими елементами підязикової дуги. М'язів очного яблука, які забезпечують його рух, шість (чотири прямих і два косих). М'язи щелепного апарату зумовлюють рухи кісток верхньої та нижньої щелеп, а зябрового – рухи зябрових дуг і зябрової кришки.

М'язи тулуба найбільш розвинені (Рис. 1.37). Їх ділять на власне тулубові м'язи і м'язи порожнини тіла. До першої групи відносять великий бічний м'яз і кільові м'язи. Великий бічний м'яз простягається від голови до хвостового плавця. Поздовжньою септою він ділиться на бічні, спинний і черевний м'язи, які септами також поділяються на бічні поверхневі і глибокі. Кільові м'язи поділяють на над- і підкільові. Перші розташовані на середині спинної поверхні тіла і спинним плавцем розділені на передній і задній. Другі знаходяться на середині черевцевої поверхні і грудним та черевцевим плавцями поділяються на передній, середній та задній. М'язи порожнини тіла представлені прямим, зовнішнім і внутрішнім

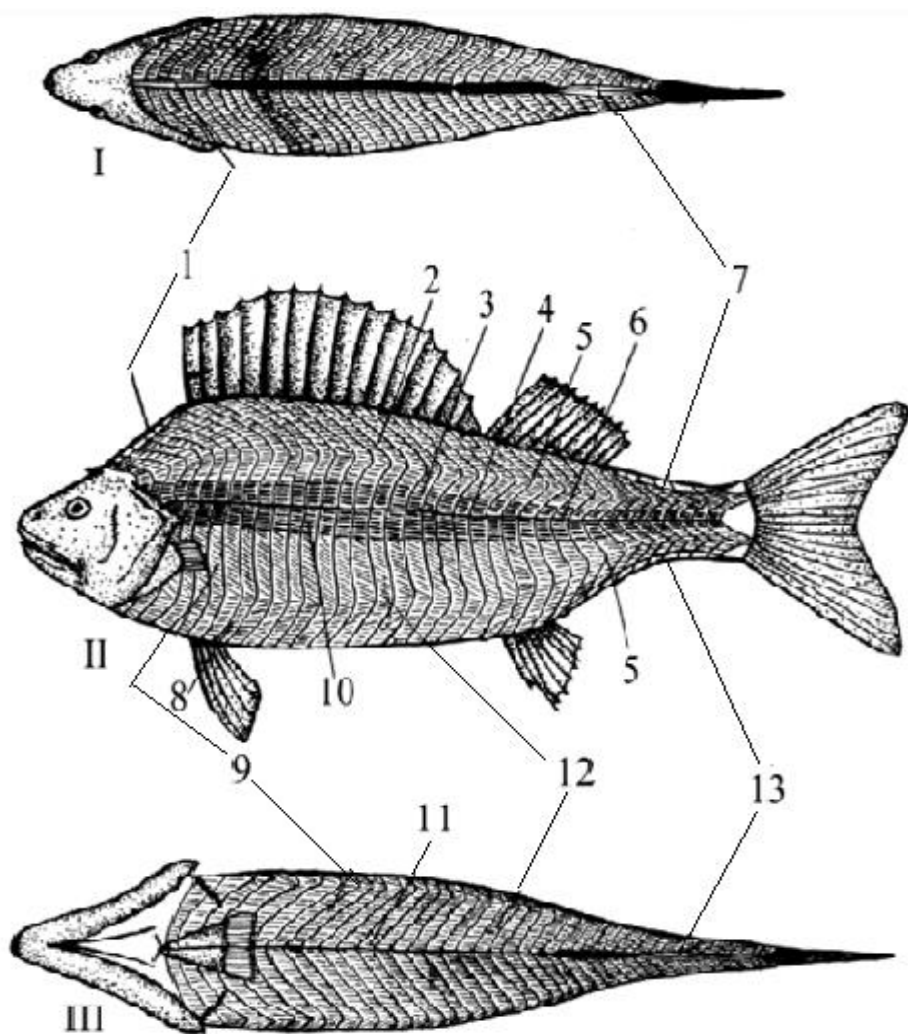


Рис. 1.37. М'язи тулуба коропа: I – вигляд зверху; II – вигляд збоку; III – вигляд знизу. 1 – передній надкільовий м'яз; 2 – спинний глибокий бічний м'яз; 3 –спинний поверхневий бічний м'яз; 4 – горизонтальна септа (поздовжня); 5 – задній надкільовий м'яз; 6 – поверхневі міжпроменеві м'язи хвостового плавця; 7 – зовнішній косий м'яз живота; 8 – внутрішній косий м'яз живота; 9 – передній підкільовий м'яз; 10 – середній підкільовий м'яз; 11 – черевцевий глибокий бічний м'яз; 12 – черевцевий поверхневий бічний м'яз; 13 – задній підкільовий м'яз

косими м'язами живота (черевця). Прямий м'яз розташований між основами грудних і черевних плавців, а косі – на бічній поверхні порожнини тіла.

М'язи непарних плавців поділяють на опускачі і підіймачі. Вони мають вигляд невеликий м'язових пучків, які з'єднані з променями плавців. М'язи грудних плавців представлені привідними, відвідними і підіймачами. Такі м'язи властиві черевним плавцям, які розташовані під- або спереду грудних плавців.

Електричні органи не є органами апарату руху, але вони утворені видозміненими скелетними м'язами. Ці органи є в окремих видів риб, які називають електричними (скат, сом, вугор тощо). Вони переважно розташовані в ділянці тулуба і хвоста. Риби використовують ці органи для захисту від ворогів і для нападу на здобич. Електричні органи побудовані з низки пластинок (видозмінені м'язові волокна), які здатні генерувати електричний струм. Верхня частина пластинки еластична заряджена позитивно, нижня – негативно. Кожна пластинка контактує з нервовими закінченнями. Між пластинками міститься драглиста сполучна тканина. Розряди електричних органів відбуваються внаслідок дії нервових імпульсів, які надходять від головного або спинного мозку.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Дайте визначення органа.
2. Як поділяють органи залежно від їх будови?
3. Особливості будови трубчастих і паренхіматозних органів.
4. Що відносять до складу апарату руху?
5. Як поділяють скелет риб?
6. Особливості будови черепа кісткових риб.
7. Назвіть відділи осьового скелета.
8. Будова хребця хрящових і кісткових риб.

9. Склад і будова скелета плавців.
10. Назвіть групи м'язів риб.
11. Охарактеризуйте м'язи голови.
12. Назвіть м'язи тулуба.
13. М'язи плавців.
14. Особливості будови електричних органів.

1.2.4. Апарат травлення

Апарат травлення об'єднує низку органів, які забезпечують процес травлення – засвоєння організмом із зовнішнього середовища речовин, необхідних для його життєдіяльності. Процес травлення включає такі етапи: приймання корму і води, хімічна (під дією травних ферментів) і механічна обробка корму, всмоктування поживних речовин та видалення неперетравлених решток. Апарат травлення представлений травною трубкою, яка починається ротовою щілиною і закінчується відхідниковим (анальним) отвором. До складу травної трубки входять рот з ротовою порожниною, глотка, стравохід, шлунок і кишечник, який закінчується анусом. У кишечник відкриваються протоки великих застінних травних залоз (печінка і підшлункова залоза). У частини риб перед анусом розташована клоака, в яку відкриваються товста кишка і протоки сечової та статеві систем.

Рот риб служить для прийому корму і води, для фільтрації та віджимання корму від води, а також для захвату і утримання здобичі (хижі риби). Він розташований на передньому кінці тіла але буває більш-менш зміщений на черевну поверхню (Рис. 1.38). До його складу органів входять: губи, зуби, язик і піднебіння. Слинні залози у риб відсутні. Лише у міног є ротові залози, які продукують протеолітичний фермент. Слизова оболонка органів ротової порожнини утворена багатошаровим плоским незроговілим, іноді частково зроговілим епітелієм і власною пластинкою.

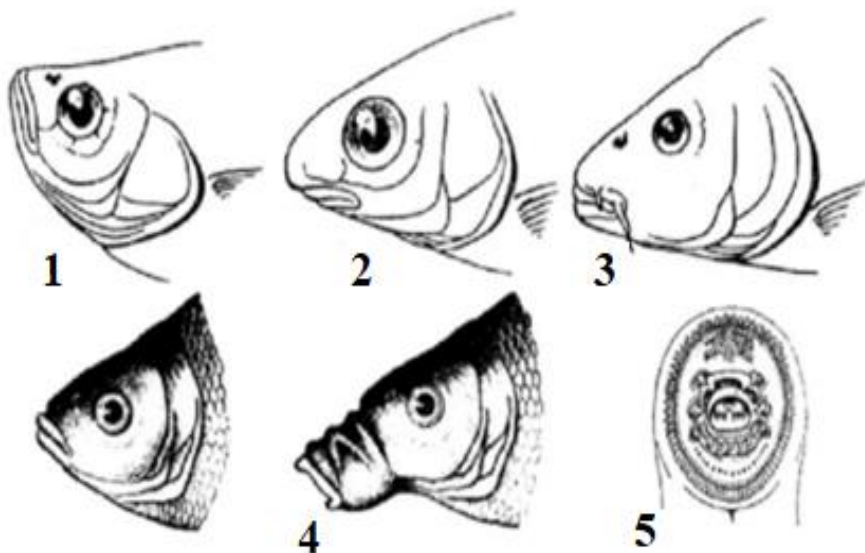


Рис. 1.38. Форми рота риb: 1 – верхній; 2 – нижній; 3 – кінцевий; 4 – висувний; 5 – воронкоподібний.

Губи – це шкірні валикоподібні складки, які обмежують ротову щілину. Їх основу утворює волокниста сполучна тканина, яка вкрита багат шаровим плоским епітелієм (Рис. 1.39). Товщина епітелію більша у хижих риb. У губах міститься багато чутливих нервових закінчень, смакових бруньок і кровоносних судин. У зв'язку з відсутністю в основі губ риb м'язової тканини вони є нерухомими.

Зуби – це тверді органи ротової порожнини, які найкраще розвинені у хижих риb. У частини риb (коропів та ін.) вони відсутні. Зуби розміщені переважно на щелепах, але в деяких акул (плащеносні, кунцеві та ін.) вони є майже на всій слизовій оболонці. У вищих риb зуби є на всіх органах, які формують ротову порожнину та її остів. Вони можуть бути на піднебінні, язиці, а також і в глотці. У дводишних риb зуби, які закладаються окремо, розростаються і утворюють великі зубні пластинки. Крім того у них, є пара зубів на лемішах. У

круглоротих справжніх зубів немає. Так звані зуби у них розташовані в ротовій лійці та на язиці і являють собою локальні скупчення зроговілого епітелію. Для риб властивий поліфіодонтизм – це необмежена зміна зубів. Тобто вони випадають і розвиваються протягом всього життя цих тварин.

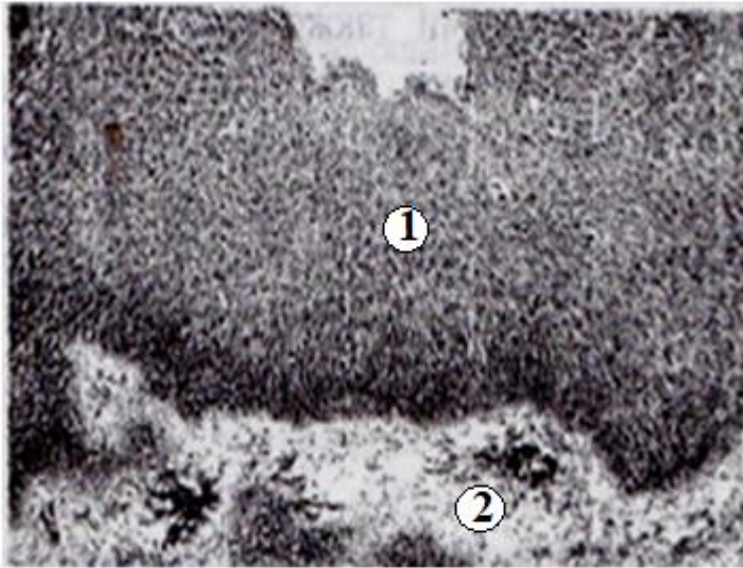


Рис. 1.39. Губа дворічки судака: 1 – епітелій; 2 – волокниста сполучна тканина (Препарат Козія М.С.)

Зуби риб мають конічну форму і на відміну від таких ссавців мають тільки коронку і шийку (Рис. 1.40). Розвиваючись, вони щільно з'єднуються з кістками, які формують основу ротової порожнини або сполучаються з ними рухомо.

Сформований зуб риб утворений дентином, емаллю і пульпою.

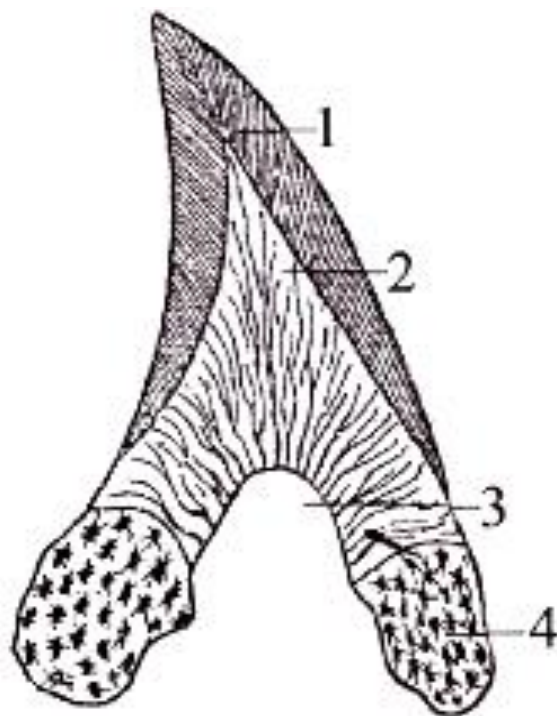


Рис. 1.40. Схема будови зуба риби (за Шимкевичем В., 1922 р.): 1– емаль; 2– дентин; 3– порожнина зуба; 4 – кістка

Дентин утворює основу коронки і шийки зуба. Він твердий і за своєї будовою нагадує кісткову тканину, але в ньому відсутні клітинні елементи та кровоносні судини. Містить 72% неорганічних речовин і 28% органічних речовин. Дентин утворений зв'язаними колагеновими волокнами і основною речовиною. У ньому є дентинні трубочки (канальці), у яких розміщені відростки клітин – одонтобластів (Рис. 1.41). Трубочками до дентину з тканинної рідиною надходять поживні речовини. Продукують дентин клітини–одонтобласти. Внутрішня частина дентину може містити канали з кровоносними судинами (вазодентин) і подібна до кістки у яку він може переходити біля основи.

Емаль вкриває дентин. Це сама тверда речовина організму тварин. Вона на 96–97% складається із неорганічних речовин і

3–4% органічних речовин. Структурно-функціональною одиницею емалі є емалеві призми. Їх основа утворена волокнами між якими розташовані кристали мінеральних речовин. Вони з'єднані звапнованою речовиною. Утворюють емалеві призми клітини – амелобласти.

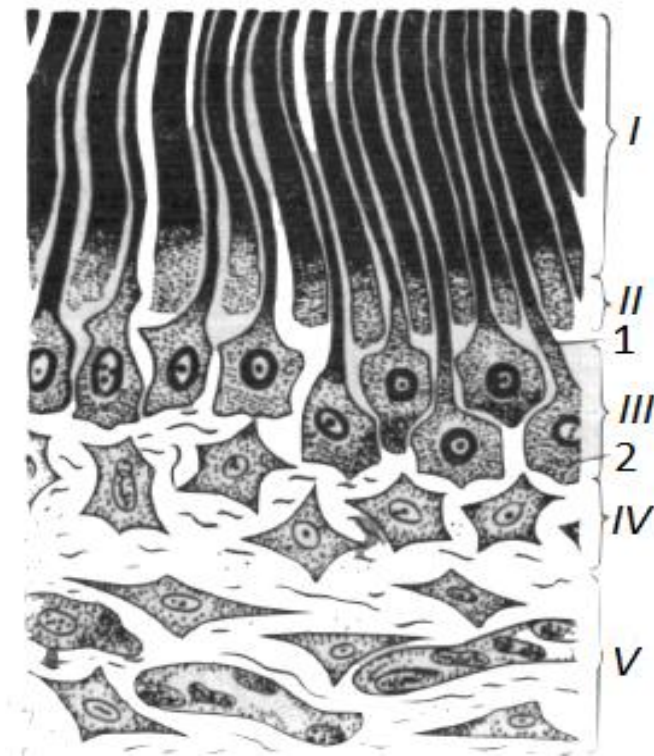


Рис. 1.41. Дентин і пульпа зуба (схема): I – дентин; II – предентин; III – периферійний шар пульпи; IV – проміжний шар пульпи; V – центральний шар пульпи; 1 – відростки одонтобластів, що потрапляють у дентинні каналці; 2 – тіла одонтобластів

Пульпа заповнює порожнину зуба. Завдяки їй відбувається живлення, іннервація, захист і регенерація складових зуба. Вона утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною і

містить тіла клітин – одонтобластів, кровоносні та лімфатичні судини, нервові волокна і закінчення.

Язик риб є складкою слизової оболонки дна ротової порожнини і на відміну від ссавців не містить своєї м'язової тканини. Остання добре розвинена в язиці круглоротих. У слизовій оболонці язика містяться смакові бруньки, а в деяких видів риб і зуби.

Піднебіння – це слизова оболонка, яка вкриває кісткове склепіння ротової порожнини і щільно з ним з'єднується. У піднебінні можуть бути зуби і смакові бруньки.

Глотка риб з'єднує ротову порожнину із стравоходом і пронизана зябровими щілинами, які ззовні вкриті зябровими кришками. В ній у ганоїдних і костистих риб розташовані верхньоглоткові та нижньоглоткові зуби, що розвиваються на верхніх та нижніх елементах зябрових дуг.

Стінка глотки риб утворена слизовою, м'язовою і адвентиційною оболонками.

Слизова оболонка глотки, яка утворює складки утворена багат шаровим плоским незроговілим епітелієм і власною пластинкою (Рис. 1.42). В епітелії є велика кількість слизових клітин. Вони виділяють слиз, який не містить травних ферментів, і сприяє лише проковтуванню корму. М'язова оболонка глотки представлена скелетною м'язовою тканиною, яка утворює циркулярний і повздовжній шари. Адвентиційна оболонка сформована пухкою волокнистою сполучною тканиною.

Стравохід з'єднує глотку з порожниною шлунка, а в риб, які його не мають – з початковою частиною тонкої кишки і служить для проведення корму. Його стінка має таку ж будову, як і стінка глотки (Рис. 1.43).

Шлунок являє собою розширену частину травної трубки і є лише у хижих риб (щука, окунь та ін.). У більшості риб він

відсутній (химери, дводишні, коропові, круглороті) і їжа зі стравоходу потрапляє безпосередньо в тонку кишку.



Рис. 1.42. Глотка трирічки окуня: 1 – складка слизової оболонки; 2 – слизові клітини епітелію; 3 – власна пластинка слизової оболонки; 4 – м'язова оболонка (Препарат Козія М.С.)



Рис. 1.43. Слизова оболонка стравоходу коропа: 1– розгалужені складки слизової оболонки; 2 – слизові клітини епітелію; 3 – власна пластинка слизової оболонки (Препарат Хомича В.Т., Дишлюк Н.В.)

Шлунок риб переважно однокамерний, розташований у передній частині черевної порожнини і спереду прикритий печінкою (Рис. 1.44). Його форма і розміри неоднакові в різних видів риб. Він може мати мішкоподібну, трубкоподібну та V-подібну форми. Найбільш великий шлунок у риб, які полюють на велику здобич, або споживають багато корму (сом, щука, акула та ін.).

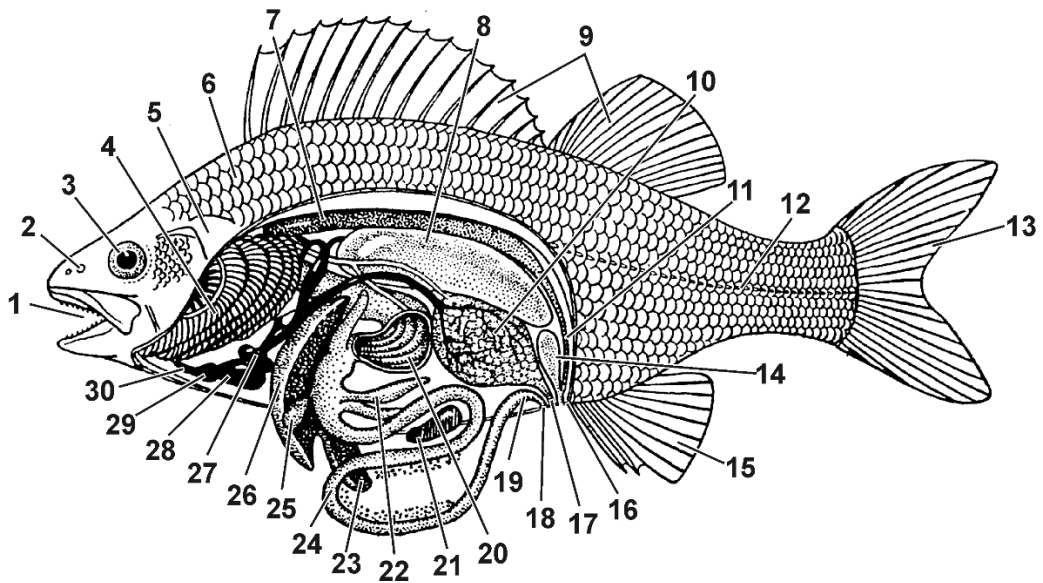


Рис 1.44. Зовнішня та внутрішня будова окуня
 1 – рот із зубами; 2 – ніздря; 3 – око; 4 – зябра; 5 – зяброва кришка; 6 – кісткова луска; 7 – нирки; 8 – плавальний міхур; 9 – спинні плавці; 10 – яєчник; 11 – сечовід; 12 – бічна лінія; 13 – хвостовий плавець; 14 – сечовий міхур; 15 – анальний плавець; 16 – видільний отвір; 17 – статевий отвір; 18 – анальний отвір; 19 – задня кишка; 20 – розрізаний шлунок із подовжніми складками; 21 – селезінка; 22 – пілоричні вирости; 23 – підшлункова залоза; 24 – кишка; 25 – жовчний міхур; 26 – печінка; 27 – передсердя; 28 – шлуночок серця; 29 – цибулина аорти; 30 – черевна аорта

Шлунок риб умовно ділять на три частини: кардіальну (направлена до серця), фундальну і пілоричну (прилягають до кишечника). У кардіальній і фундальній частинах їжа зволожується шлунковим соком, а в пілоричній – відбувається її перемішування і перетирання. Стінка шлунка утворена слизовою, м'язовою і серозною оболонками (Рис. 1.45).

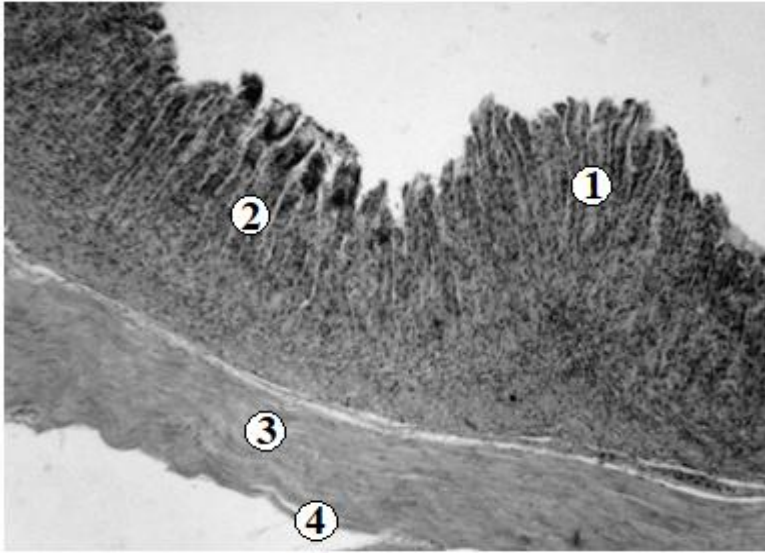


Рис. 1.45. Шлунок щуки: 1 – слизова оболонка; 2 – шлункові залози; 3 – м'язова оболонка; 4 – серозна оболонка (Препарат Хомича В.Т., Дишлюк Н.В.)

Епітелій слизової оболонки шлунка, яка формує складки, простий стовпчастий (циліндричний) залозистий. Він продукує слиз, який вкриває поверхню слизової оболонки і захищає її від перетравлюваної дії шлункового соку.

У власній пластинці слизової оболонки розміщені **залози**, які продукують шлунковий сік. Вони утворені залозистими клітинами у яких синтезуються складові шлункового соку. Підслизова основа слизової оболонки шлунка, крім пухкої волокнистої сполучної тканини, утворена ще й ретикулярною

тканиною. У ній, крім кровоносних і лімфатичних судин, містяться нервові сплетення.

М'язова оболонка стінки шлунка утворена двома шарами гладких м'язових клітин. Внутрішній шар циркулярний і зовнішній поздовжній.

Серозна оболонка стінки шлунка сформована епітелієм і волокнистою сполучною тканиною.

Кишечник риб являє собою трубку, площа якої збільшується за рахунок спірального клапана – складки слизової оболонки, що йде вздовж його значної частини. Кількість обертів спіралі може бути від 2 до 50. У костистих риб цієї складки немає. Кишечник представлений тонкою і товстою кишками, які розташовані в черевній порожнині (Рис. 1.46).

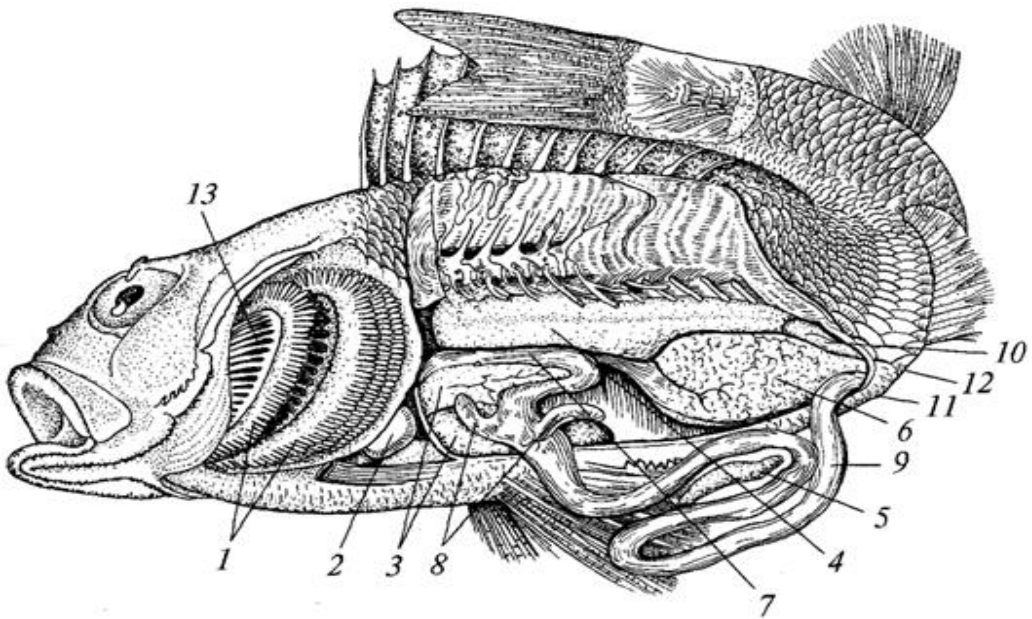


Рис. 1.46. Топографія внутрішніх органів кісткової риби: 1 – зябра; 2 – серце; 3 – печінка з жовчним міхуром; 4 – плавальний міхур; 5 – селезінка; 6 – яєчник; 7 – шлунок; 8 – пілоричні придатки кишки; 9 – кишка; 10 – сечовий міхур; 11 – анальний отвір; 12 – сечо-статевий отвір; 13 – тичинки зябрових дуг

В початкову частину тонкої кишки впадають жовчна протока та протока підшлункової залози. Ними в кишечник потрапляють жовч і секрет підшлункової залози, під дією яких проходить розщеплення органічних речовин до їх мономерів, які всмоктуються у кров. У деяких видів риб (окунь, лосось, форель) початкова частина тонкої кишки утворює сліпі вирости – пілоричні придатки, які збільшують всмоктувальну поверхню кишечнику (Рис. 1.47). В осетрових пілоричні придатки зрослися, утворивши часточкове тіло – пілоричну залозу, яка відкривається в кишечник широким отвором. Вважають, що в пілоричних придатках депонуються деякі травні ферменти. У коропових, сомових і щуки вони відсутні.

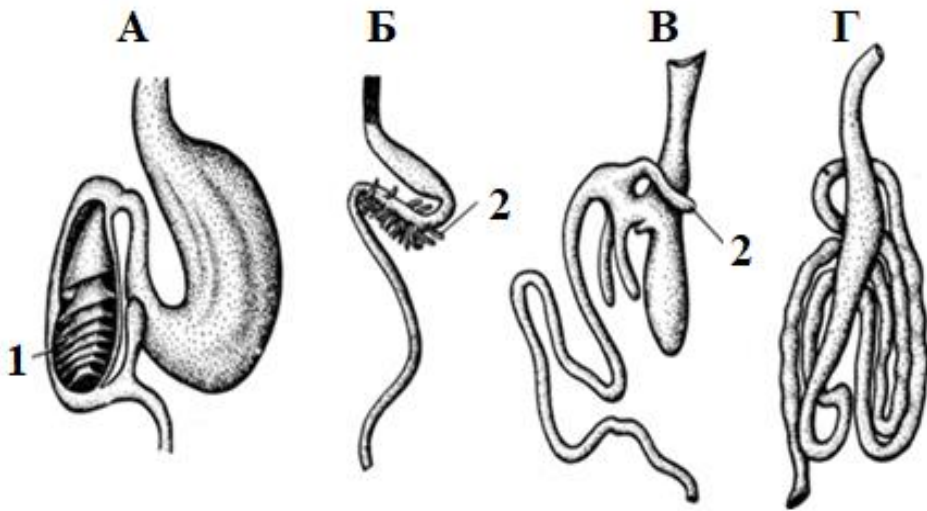


Рис. 1.47. Кишечник риб: А – скат; Б – лосось; В – окунь; Г – короп; 1 – спіральний клапан; 2 – пілоричні придатки

Стінка тонкої кишки, як і стінка шлунка утворена слизовою, м'язовою і серозною оболонками, які мають подібні шари. Слизова оболонка формує циркулярні складки, ворсинкоподібні вирости і крипти (Рис. 1.48). Циркулярні складки утворені всіма шарами слизової оболонки.

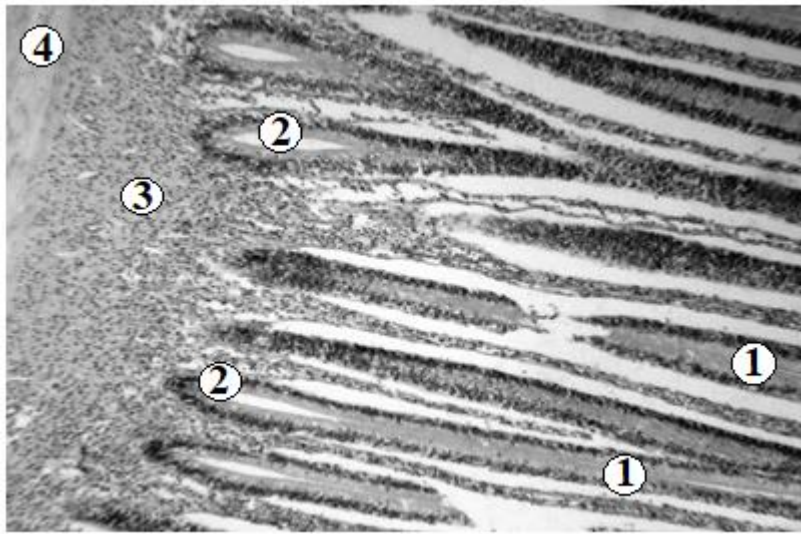


Рис. 1.48. Тонка кишка коропа: 1 – ворсинкоподібні вирости; 2 – крипти; 3 – підслизова основа; 4 – м'язова оболонка (Препарат Хомича В.Т., Дишлюк Н.В.)

Довгі ворсинкоподібні вирости власної пластинки слизової оболонки вкриті простим циліндричним облямівковим епітелієм і своїми верхівками спрямовані в порожнину кишки. Серед облямівкових епітеліоцитів є келихоподібні та ендокринні клітини. У власній пластинці ворсинкоподібних виростів міститься багато кровоносних капілярів і судин, лімфатичні капіляри та окремі гладкі м'язові клітини. Між ворсинкоподібними виростами слизової оболонки знаходяться заглиблення епітелію – крипти (кишкові залози).

Власна пластинки слизової оболонки тонкої кишки утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною і містить багато лімфоїдної тканини.

Підслизова основа слизової оболонки також утворена цією тканиною, містить багато кровоносних, лімфатичних судин, нервових волокон та нервових закінчень.

М'язова і серозна оболонки мають таку ж будову, як і ці оболонки стінки шлунка.

Товста кишка риб має подібну будову до тонкої кишки (Рис. 1.49). В епітелії її слизової оболонки є більше келихоподібних клітин, а у власній пластинці – крипт. У власній пластинці та підслизовій основі містяться значні скупчення лімфоїдної тканини. У відхідниковій частині товстої кишки риб епітелій слизової оболонки багат шаровий плоский, м'язова оболонка утворена скелетною м'язовою тканиною, а зовнішньою оболонкою є адвентиційна.

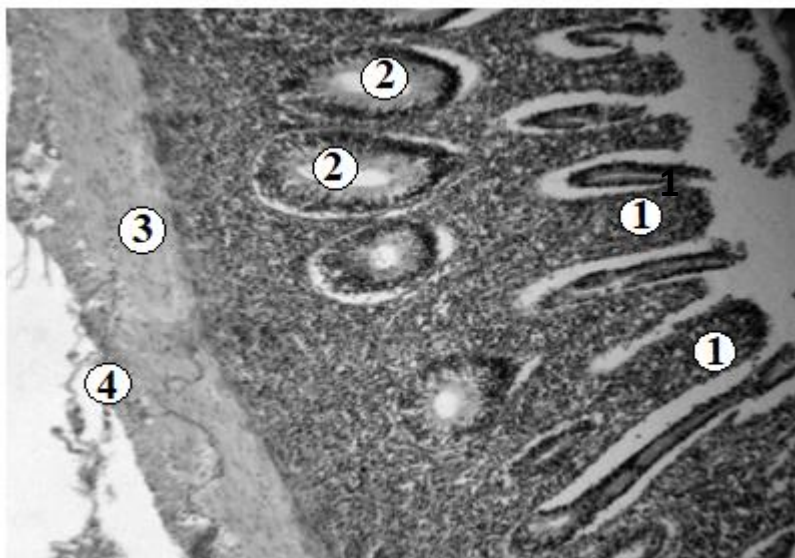


Рис. 1.49. Товста кишка коропа: 1 – ворсинкоподібні вирости слизової оболонки; 2 – крипти; 3 – м'язова оболонка; 4 – серозна оболонка (Препарат Хомича В.Т., Дишлюк Н.В.)

До застінних травних залоз риб відносять печінку і підшлункову залозу. Вони продукують секрети, які сприяють перетравленню корму.

Печінка – це залоза, в якій утворюється жовч, синтезуються білки плазми крові, відбувається кровотворення,

депонуються глікоген, ліпіди і вітаміни, знешкоджуються шкідливі речовини, які потрапили до неї з кишечника. Її маса становить у акул 14–25%, у кісткових риб – 1–8% маси тіла. У хрящових риб і ганоїдів вона містить багато жиру.

Особливістю печінки більшості риб є те, що в ній розташовані часточки підшлункової залози. У зв'язку з цим її називають гепатопанкреасом (Рис. 1.50).

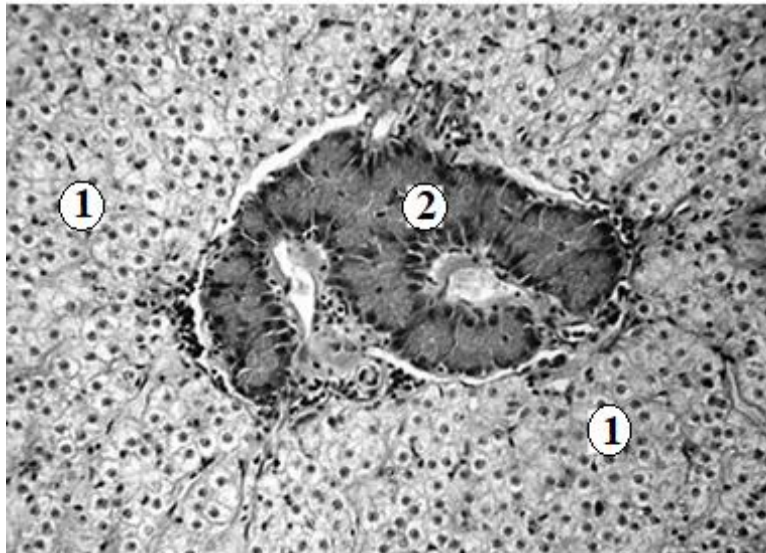


Рис. 1.50. Печінка коропа (гепатопанкреас): 1 – гепатоцити; 2 – ацинуси підшлункової залози (Препарат Хомича В.Т., Дишлюк Н.В.)

Печінка розташована перед шлунком у передній частині черевної порожнини і має темно-червоний або коричневий колір (Рис. 1.46). Вирізки поділяють її на частки (локуси). Останніх може бути дві, три і більше. У частках виділяють сегменти. В окремих видів риб (щука, окунь) печінка на частки не розділена. На печінці розташований жовчний міхур.

Печінка побудована зі сполучнотканинної строми й паренхіми. **Сполучнотканинна строма** представлена

капсулою, що вкрита серозною оболонкою і перегородками, які ділять паренхіму печінки на часточки. Між часточками знаходяться міжчасточкові артерія, вена і жовчна протока, які формують тріади. Часточки печінки у риб виражені лише за ходом судин і тому помітні слабо.

До складу *часточки печінки* входять: центральна вена, печінкові пластинки (балки), синусоїдні гемокапіляри та жовчні капіляри. Кров у печінковій часточці тече від її периферії до центру, а жовч – від центру до периферії.

Печінкові пластинки утворені двома рядами гепатоцитів і розміщені радіально від центральної вени. Між печінковими пластинками знаходяться синусоїдні гемокапіляри, що впадають у центральну вену. В печінкових пластинках, між рядами гепатоцитів, розміщені жовчні капіляри, які починаються сліпо всередині пластинок. Ними беруть початок жовчовивідні шляхи.

Гепатоцити мають полігональну форму і забезпечують майже всі функції печінки. У 20% цих клітин містяться два ядра. В їхній цитоплазмі є всі органели загального призначення та численні включення. Серед органел особливо добре розвинуті синтезуючі, а також мітохондрії. Гепатоцити функціонують 200–400 діб. Вони здатні до мітозу. На них виділяють дві робочі поверхні. Поверхню спрямовану до жовчного капіляра називають біліарною (жовчною), а направлену до синусоїдного гемокапіляра – васкулярною (судинною). На обох поверхнях гепатоцитів є мікроворсинки.

До печінки надходить артеріальна і венозна кров, яка тече до часточок частковими, сегментними, міжчасточковими і навколочасточковими артеріями і венами. На периферії часточок навколочасточкові артерії і вени розгалужуються на капіляри, які дають початок синусоїдним капілярам часточок. Тобто останніми тече змішана кров. Проходячи через часточку печінки кров звільняється від шкідливих речовин і надходить у

центральну вену, яка продовжується у підчасточкову вену. Підчасточкові вени дають початок печінковим венам, що впадають у каудальну порожнисту вену.

Жовчовивідні шляхи печінки починаються жовчними капілярами, які дають початок міжчасточковим протокам. Останні з'єднуються і формують печінкові протоки (праву і ліву). Печінкові протоки дають початок загальній печінковій протоці в яку впадає протока жовчного міхура. Стінка більшості жовчовивідних шляхів утворена слизовою, м'язовою і адвентиційною оболонками.

Жовчний міхур – це тонкостінний порожнистий орган, який є резервуаром жовчі, що продукується в печінці. Його вивідна протока впадає у початкову частину тонкої кишки. Стінка жовчного міхура утворена слизовою, м'язовою і адвентиційною оболонками (Рис. 1.51). З боку порожнини тіла риб зовнішньою оболонкою стінки жовчного міхура є серозна оболонка. В окремих видів риб (круглороті та ін.) жовчного міхура немає і жовч безпосередньо із печінки потрапляє у кишечник.

Підшлункова залоза – це змішана залоза. Вона має екзо- і ендокринну частини. В екзокринній частині відбувається синтез підшлункового соку, що містить травні ферменти, а в ендокринній – гормонів, які регулюють обмін вуглеводів, ліпідів і білків. Підшлунковий сік протокою надходить у тонку кишку, а гормони потрапляють безпосередньо в кров, або лімфу.

У більшості видів риб підшлункова залоза не є компактным органом. Вона включена у вигляді часточок у печінку (гепатопанкреас), селезінку (спленопанкреас), а також локалізована поблизу жовчного міхура, в брижі і в жировій тканині, розташованій між петлями кишечника.

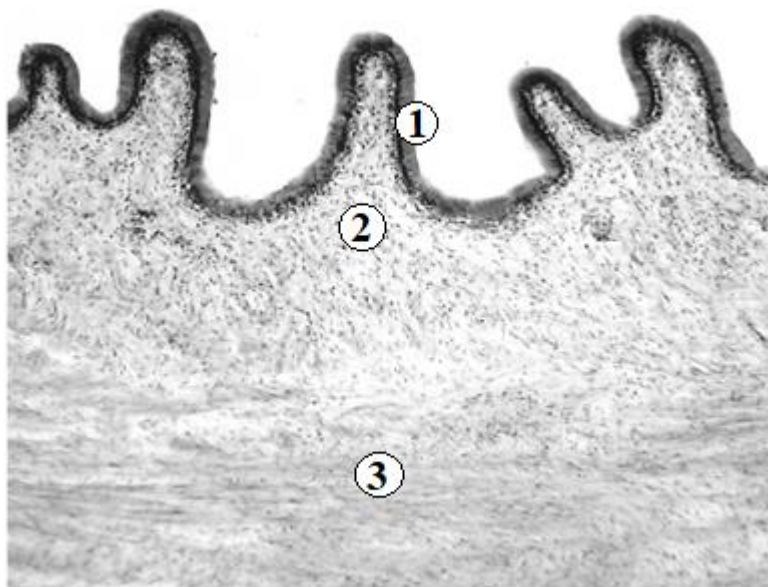


Рис. 1.51. Жовчний міхур трирічки лускатого коропа: 1 – епітелій; 2 – власна пластинка слизової оболонки; 3 – м'язова оболонка (Препарат Козія М.С.)

У хрящових і крупних осетрових риб підшлункова залоза є компактним органом. Вона побудована із сполучнотканинної стромы і паренхіми. *Сполучнотканинна строма* представлена капсулою і трабекулами. Останні відходять від капсули і ділять паренхіму залози на часточки. У сполучнотканинній стромі містяться кровоносні і лімфатичні судини, нерви, нервові вузли, нервові закінчення та міжчасточкові вивідні протоки.

У часточках підшлункової залози розрізняють дві частини: екзокринну та ендокринну. Перша становить близько 97 %, а друга – до 3 % від усієї маси залози.

Структурно-функціональною одиницею екзокринної частини підшлункової залози є *панкреатичний ацинус* (Рис. 1.50), до складу якого входять кінцевий секреторний відділ і вставна протока. Ацинус має форму мішечка і складається з екзокринних панкреатоцитів (ациноцитів), які розміщені на

базальній мембрані та декількох плоских клітин вставної протоки.

Панкреатоцити мають конусоподібну форму, їх апікальна частина звужена. Цю частину називають зимогенною зоною. У ній містяться ацидофільні крупнозернисті гранули на різних стадіях дозрівання, які зафарбовуються оксифільно. Базальна частина панкреатоцитів розширена. У ній знаходиться ядро і гранулярна ендоплазматична сітка, в якій синтезуються травні ферменти підшлункового соку. Ця частина клітини фарбується базофільно і називається гомогенною зоною.

Ендокринна частина підшлункової залози представлена панкреатичними острівцями (острівцями Лангерганса), які розташовані в часточках залози між панкреатичними ацинусами і відокремлені від них сполучнотканинними оболонками. До їх складу входять ендокринні клітини (інсулоцити), які продукують гормони та фенестровані кровоносні капіляри. Форма острівців переважно округла або овальна. Їх гормони регулюють переважно обмін вуглеводів.

Інсулоцити мають менші розміри ніж панкреатоцити. Їх цитоплазма фарбується слабо. У зв'язку з цим острівці на гістопрепаратах залози мають світлий вигляд. У цитоплазмі інсулоцитів містяться добре розвинені синтезуючі органели і численні секреторні гранули.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Назвіть функції апарату травлення.
2. Які органи входять до складу апарату травлення?
3. Охарактеризуйте ротову порожнину.
4. Будова губ і зубів.
5. Будова стінки глотки.
6. У яких риб є шлунок?
7. Будова стінки шлунка.
8. На які відділи поділяють кишечник?

9. Будова стінки кишки.
10. Назвіть застінні травні залози.
11. Будова і функції печінки та підшлункової залози.

1.2.5. Апарат дихання

Органи апарату дихання риб забезпечують зовнішнє дихання – газообмін між кров'ю і повітрям, яке знаходиться у воді. Внаслідок цього процесу в кров потрапляє Оксиген, а вуглекислий газ виділяється з крові у воду.

У процесі історичного розвитку в риб сформувалася ціла низка органів через які може здійснюватися газообмін, що відбувається шляхом дифузії.

У сучасних риб органи дихання ділять на головні і додаткові.

До головних належить **зябровий апарат**, який представлений зябрами, що виконують функцію газообміну між кров'ю і водою (Рис. 1.52).

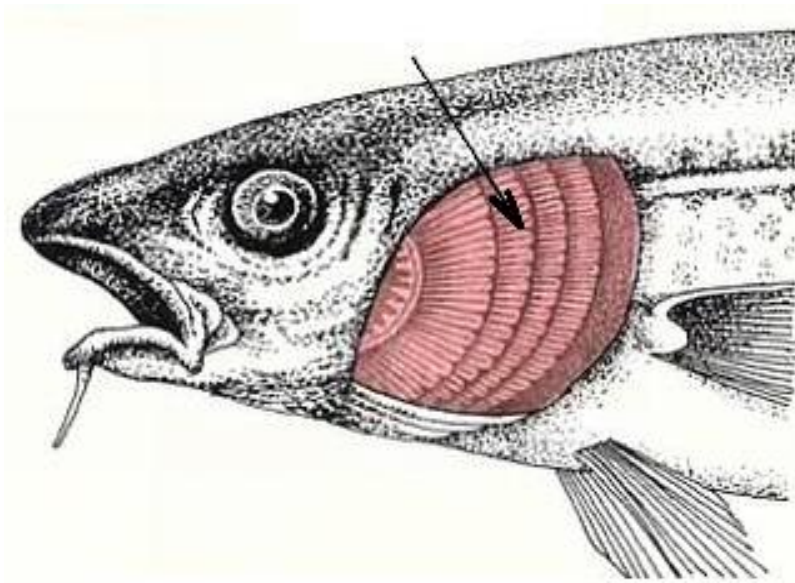


Рис. 1.52. Зябра кісткової риби (показані стрілкою)

Так, зябровий апарат форелі може поглинати до 80% Оксигену, який знаходиться у воді. При зябровому диханні кісткових риб вода через ротовий отвір поступає у глотку, проходить між зябровими пелюстками, віддає Оксиген в кров, отримує вуглекислоту і виходить із зябрової порожнини назовні. Через зябра також здійснюється водно-сольовий обмін і виділяються продукти азотистого обміну (аміак, сечовина).

Форма зябер може бути різною залежно від видової приналежності і рухової активності риб (мішечки зі складками слизової оболонки, пластинки, пелюстки) (Рис. 1.53). Така різноманітність їх форм направлена на формування найбільшої поверхні при найменшому об'ємі. У селяхій зовнішні зяброві отвори (від 5 до 7) у вигляді вузьких щілин знаходяться на бічних поверхнях голови.

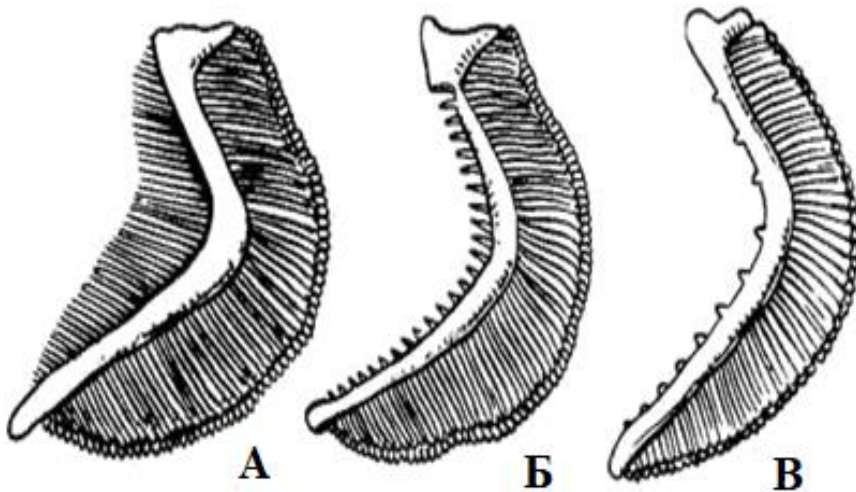


Рис. 1.53. Зябра планктоноядної (А), бентосоядної (Б) і хижої (В) риб

У більшості кісткових риб зябровий апарат представлений чотирма добре розвиненими зябровими дугами, які розташовані в зябровій порожнині і прикриті зябровою кришкою. В основі

кожної зябрової дуги лежить стрижень, який утворений гіаліновою хрящовою або пластинчастою кістковою тканиною. Навколо стрижня розміщені пухка волокниста сполучна тканина та волокна скелетної м'язової тканини. Зяброва дуга має дві поверхні: опуклу та увігнуту. На опуклій поверхні зябрової дуги розташовані два ряди зябрових пелюсток яскраво-червоного кольору, які утворені пухкою волокнистою сполучною тканиною, що вкрита багатошаровим плоским незроговілим епітелієм. В центрі пелюсток розміщений промінь, який може мати таку ж будову як і стрижень (Рис. 1.54).

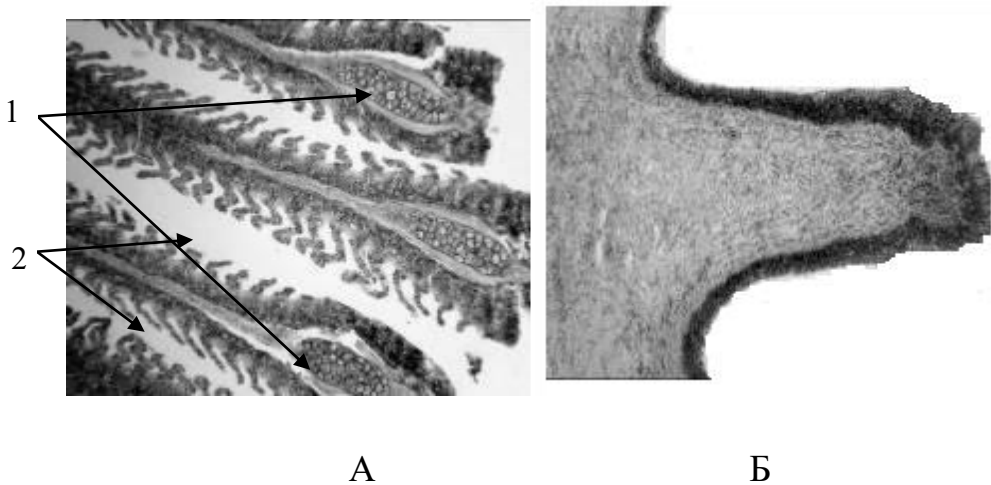


Рис. 1.54. Зяброві пелюстки і зяброва тичинка коропа: А-зяброві пелюстки: 1 – хрящовий промінь; 2 – зяброві пластинки; Б-зяброва тичинка (Препарати Хомича В.Т., Дишлюк Н.В.)

Від пелюсток беруть початок зяброві пелюсточки (пластинки), які утворені пухкою волокнистою сполучною тканиною, що вкрита простим плоским епітелієм. Кількість зябрових пелюсток і пелюсточок коливається в широких межах і залежить від виду і віку риб. У риб, які ведуть активний спосіб

життя (щука, окунь, йорш), загальна поверхня зябер велика, але здатність поглинати Оксиген з води, порівняно з малорухливими рибами у них невисока. Біля основи зябрових пелюсток розташовані хлоридні клітини, які регулюють сольовий обмін і виводять солі із організму.

На увігнутій поверхні зябрової дуги знаходяться зяброві тичинки білуватого кольору. У хижих риб їх мало і вони грубі. Зяброві тичинки запобігають пошкодженню зябрових пелюсток, служать для утримання здобичі, а також утворюють щідильний апарат, який перешкоджає проходженню кормових часток із порожнини глотки в зябровий апарат.

У планктонофагів вони можуть утворювати сітчасті фільтруючі структури для затримання дрібних організмів. Зяброві тичинки вкриті багатошаровим плоским незроговілим епітелієм, а їх основа утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною із включеннями хрящової тканини. В основу зябрових тичинок впинаються пучки м'язових волокон із нижче розташованої м'язової тканини.

Для повного розуміння газообміну в зябрах необхідні знання про їх кровоносні судини. На випуклій поверхні зябрової дуги, у місцях відходження від неї зябрових пелюсток, розташовані принося і виносна зяброві кровоносні судини. Принося зябровою судиною (артерією) до зябер притікає венозна кров. Від цієї артерії відходять пелюсткові артерії, від яких відгалужуються дуже тонкі артерії, які заглиблюються у зяброві пелюсточки. У зябрових пелюсточок вони діляться на декілька капілярів, які прилягають до епітелію. Тобто газообмін між кров'ю і водою відбувається через стінку капілярів і епітелій зябрових пелюсточок. Збагачена Оксигеном кров (артеріальна) надходить у вени перетинок, а із них - у пелюсткові вени, які впадають у виносну зяброву кровоносну судину (вену).

Подібну будову мають і зябра хрящових риб. Але в них від зябрової дуги відходить міжзяброва перетинка, яка вкрита зябровими пелюстками.

До додаткових органів дихання риб належать шкіра, надзяброві органи, слизова оболонка ротової порожнини і кишечника, плавальний міхур і «легені» (Рис. 1.55). Деякі з них здатні поглинати атмосферний Оксиген.

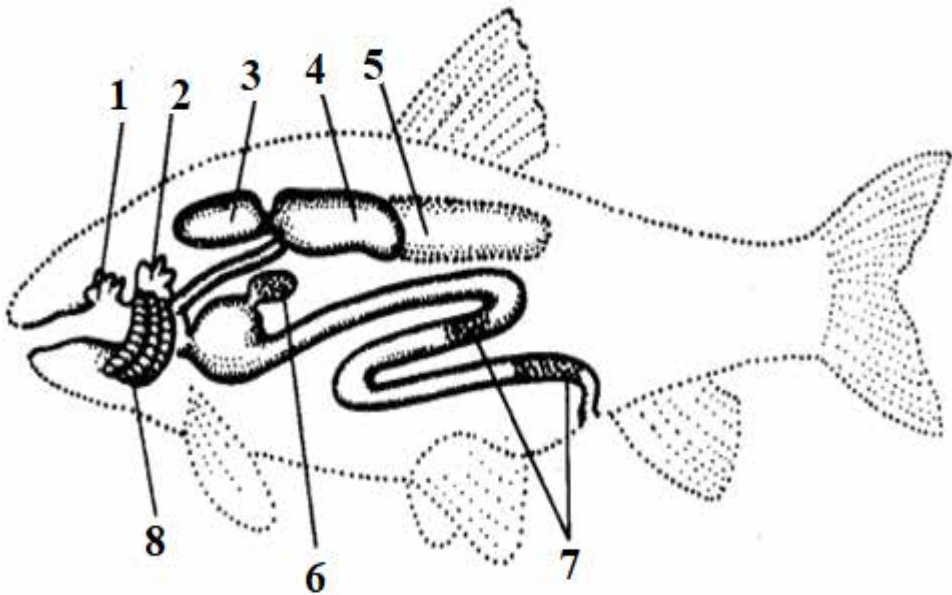


Рис. 1.55. Органи водного і повітряного дихання у дорослих риб: 1 – випинання в ротовій порожнині; 2 – надзябровий орган; 3, 4, 5 – відділи плавального міхура; 6 – випинання в шлунку; 7 – ділянка поглинання Оксигену в кишечнику; 8 – зябра

Шкірне дихання властиве майже всім риbam. У риб теплих стоячих водойм через шкіру надходить близько 20% Оксигену, інколи цей показник може становити до 80% (короп, карась, лин, сом). У риб, що мешкають у водоймах з високим вмістом Оксигену, шкірне дихання не перевищує 10%. Молодь, як правило, більш інтенсивно дихає шкірою, ніж дорослі особини.

Надзяброві органи забезпечують атмосферне (повітряне) дихання, яке властиве окремим видам риб (Рис. 1.56). У верхній частині глотки у багатьох із них розвиваються парні порожнисті камери (надзяброві порожнини), слизова оболонка яких утворює численні складки, що пронизані кровоносними капілярами (змієголов). Лабіринтові риби мають лабіринт – розширену ділянку зябрової порожнини, складчасті стінки якої також пронизані кровоносними капілярами. Таким чином окремі види риб можуть знаходитися поза межами води на протязі декількох діб і дихати повітрям.

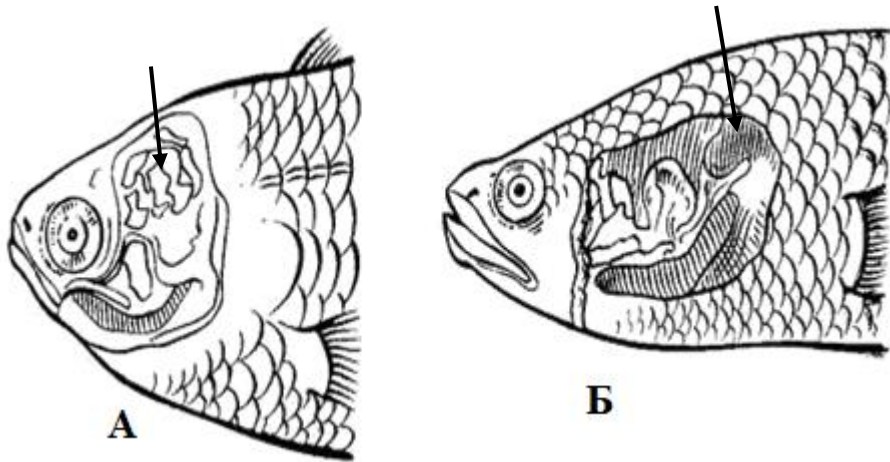


Рис. 1.56. Надзяброві органи (показані стрілками) анабаса (А) і змієголова (Б)

Кишкове дихання використовується багатьма видами риб в екстремальних умовах (гіпоксія). Однак є риби у яких кишечник зазнав морфологічних змін з метою ефективного газообміну. При цьому, як правило довжина кишечника збільшується. У таких риб (сомик, піскар) повітря заковтується і перистальтичними рухами кишечника направляється в спеціалізований відділ. У цій частині кишечника його стінка пристосована до газообміну за рахунок гіпертрофованої капілярної сітки і за рахунок респіраторного циліндричного

епітелію. Заковтнутий пухирець атмосферного повітря, в кишці знаходиться під значним тиском, який підвищує коефіцієнт дифузії Оксигену в кров. У цьому місці кишка інтенсивно забезпечується венозною кров'ю, тому виникає різниця парціального тиску Оксигену і вуглекислого газу і однонаправленість їх дифузії. Кишкове дихання широко розповсюджено в американських сомиків. Серед них є види з пристосованим для газообміну шлунком.

Плавальний міхур – це тонкостінний виріст верхньої стінки стравоходу, заповнений сумішшю газів (Оксигеном, Нітрогеном, вуглекислим газом), який розташований у верхній частині черевної порожнини (Рис. 1.46). У більшості риб це непарний орган, який в окремих видів перетяжкою розділений на дві або три камери (коропові), а в оселедцевих і тріскових має сліпі відростки. Форма його мішкоподібна, колір сріблястий. Плавальний міхур виконує гідростатичну функцію, а також впливає на тонус і координацію рухів м'язів. Дихальна функція плавального міхура виражена слабо. Він буває відкритим (лососеві) і закритим (короп). Відкритий міхур зв'язаний повітряним ходом із стравоходом і його газовий склад може швидко оновлюватися. В закритому міхурі зміна газового складу проходить тільки через кров. У стінці плавального міхура є особлива капілярна система, яку прийнято називати "газовою залозою". Ендотелій цієї залози здатний виділяти молочну кислоту і тим самим локально змінювати рН крові. Це, в свою чергу сприяє відщепленню Оксигену від оксигемоглобіну і надходження його прямо в плазму крові. Завдяки цьому кров, яка відтікає від плавального міхура, перенасичена Оксигеном. Останній, завдяки особливостям кровотоку в капілярах залози може дифундувати в порожнину міхура. Таким чином, міхур створює запас Оксигену, який використовується організмом риби в несприятливих умовах.

Внутрішня поверхня стінки плавального міхура коропових, тріскових та інших видів риб вкрита простим плоским епітелієм, а в осетрових – багаторядним війчастим. Під епітелієм лежить шар пухкої волокнистої сполучної тканини, в якій виявляються кровоносні капіляри, колагенові волокна, нервові волокна, нервові клітини і нервові закінчення. У щукових і окуневих цей шар утворений щільною неоформленою волокнистою сполучною тканиною. В стінці плавального міхура міститься гладка м'язова тканина, яка має переважно циркулярний напрямок по відношенню до його поздовжньої осі.

У дводишних риб плавальний міхур перетворився у своєрідні легені, які мають комірчасту будову і сполучаються з глоткою. Повітря при диханні поступає у легені через ротовий або носовий отвір. Серед дводишних риб є однолегеневі (неоцератода) і дволегеневі (протоптер, лепідосирен). В однолегеневих легеня розділена на дві частини і добре розвинуті зябра, тому вони однаково можуть дихати і легенями і зябрами. У дволегеневих плавальний міхур парний, зябра недорозвинуті. Коли риби знаходяться у воді, легені є додатковими органами дихання, а у пересохлих водоймах, коли вони зариваються в ґрунт, легені стають основними органами дихання.

У хрящових риб плавальний міхур відсутній. Їх плавучість підвищується завдяки жировим відкладенням, або підтримується завдяки безперервному руху плавців, що не дають рибі заглиблюватись. Він також відсутній і в донних риб (камбала, бички).

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Що забезпечує апарат дихання?
2. Як поділяють органи дихання?
3. Що входить до складу зябрового апарату?
4. Будова зябер.

5. Назвіть додаткові органи дихання риб.
6. Надзябровий орган дихання.
7. Будова і функції плавального міхура.

1.2.6. Сечо-статевий апарат

Сечо-статевий апарат включає сечову і статеву системи.

1.2.6.1. Сечова система

Органи сечової системи спеціалізовані на виконання видільної функції. В них утворюється сеча з якою з організму тварин виділяється біля 80% кінцевих продуктів обміну речовин. Крім видільної функції, вони беруть участь у кровотворенні, регуляції осмотичного тиску крові, підтриманні кислотно-лужної рівноваги і виконують ендокринну функцію. До складу органів сечової системи риб входять нирки, сечоводи і сечо-статевий синус.

Нирки риб, на відміну від таких вищих хребетних тварин, мають більш примітивну тулубову нирку (мезонефрос), а їх личинки – переднирку (пронефрос).

Переднирка (головна нирка) закладається в передній частині порожнини тіла у вигляді 6–7 видільних ниркових каналців. Кожний із них починається лійкою (нефростомом), яка відкривається у порожнину тіла, а закінчується у вивідному каналі (сечоводі). До верхньої частини лійки примикає клубочок кровоносних капілярів. Продукти розпаду потрапляють у канали переднирки із целомічної рідини через лійки, а із крові – шляхом фільтрації через судинні клубочки. У круглоротих і риб головна нирка функціонує на ранніх стадіях розвитку. В деяких видів риб вона зберігається у вигляді 2–3 каналців у дорослих особин (бичок, бельдюга, кефаль) і може виконувати видільну функцію. Але в більшості риб вона перетворюється в лімфоїдний орган, який бере участь у

кровотворенні. У дорослих круглоротих і риб позаду переднирки розвиваються тулубові (мезонефричні) нирки.

Тулубові нирки є парними паренхіматозними органами, які мають вигляд стрічкоподібних тяжів червоного кольору, що розташовані між хребтом та плавальним міхуром (Рис. 1.46). У нирці виділяють передній, середній і задній відділи. У всіх видів риб передній відділ представлений передниркою (головна нирка), яка не виконує видільну функцію. В ній, як і в селезінці, утворюються клітини крові і руйнуються еритроцити, які завершують свій життєвий цикл. Середній і задній відділи нирки забезпечують осморегуляцію і сечовиділення. У багатьох видів риб деякі відділи правої і лівої нирки зливаються.

Тулубові нирки риб вкриті волокнистою капсулою, яка утворена щільною волокнистою сполучною тканиною. На відміну від ссавців, у них не виділяють кіркову і мозкову речовину. Паренхіму нирок риб утворюють ниркові тільця і ниркові каналці (Рис. 1.57).

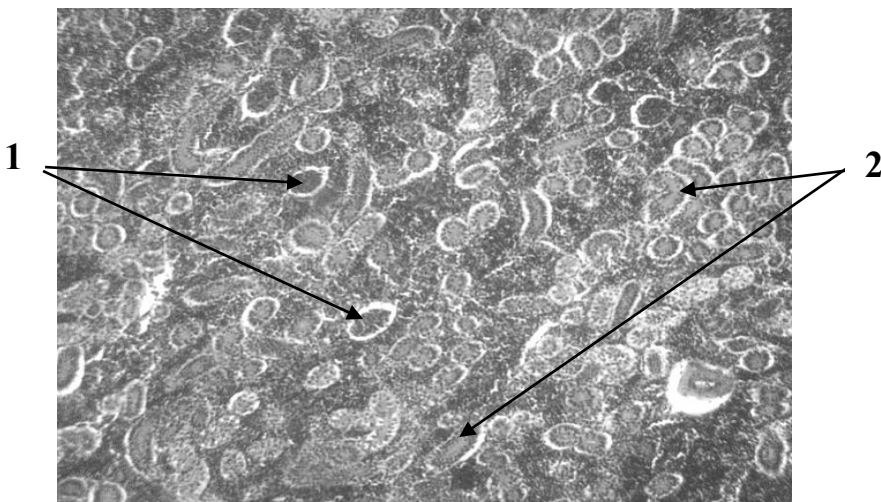


Рис. 1.57. Нирка риби: 1 – ниркові тільця; 2 – ниркові каналці (Препарат Хомича В.Т., Дишлюк Н.В.)

Ці структури розділені прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини і кровоносними судинами. У прісноводних костистих риб ниркових тілець значно більше, ніж у морських і вони більші за розмірами. **Ниркові тільця** утворені судинним клубочком і капсулою нефрона – ниркового каналця. У них утворюється первинна сеча.

Нефрон риб має дві частини: проксимальну та дистальну. Тонка частина, яка є у нефроні ссавців, відсутня, а в морських риб немає і його дистальної частини. В акул, скатів і осетрових перед капсулою від ниркового каналця відходить лійка. Нефрон починається капсулою, яка прилягає до капілярів судинного клубочка і продовжується у вигляді трубочки. Його стінка утворена шаром епітеліоцитів, які розташовані на базальній мембрані. Навколо стінки знаходяться кровоносні капіляри. У частинах нефрона із первинної сечі утворюється вторинна.

Нефрони відкриваються у збірні ниркові каналці (трубочки), будова стінки яких подібна стінці нефрона. Збірні ниркові каналці об'єднуються в більш крупні і впадають у сечоводи. Стінка сечоводів утворена слизовою, м'язовою і адвентиційною оболонками. Сеча із сечоводів надходить у сечо-статевий синус, який утворений з'єднаними розширеними частинами сечоводів. У синус також впадають протоки статевих залоз. Із синуса сеча через сечо-статевий отвір (у самців більшості кісткових риб), або через анальний отвір (у самиць костистих і самців лососевих та щук) виділяється в навколишнє середовище. В акул і скатів сечовід відкривається у клоаку.

1.2.6.2. Статева система

Статева система утворена органами, які забезпечують репродуктивну функцію. Завдяки їй відбувається безперевна спадкоємність поколінь риб та збільшення їх поголів'я. Крім цієї

функції, органи статеві системи виконують і ендокринну функцію. Статеву систему поділяють на статеву систему самців і самиць, які мають однаковий склад. До них належать статеві залози і статеві шляхи.

Статева система самців риб представлені сім'яниками і сім'япроводами. У сім'яниках відбувається розвиток сперматозоїдів. Вони також виконують ендокринну функцію.

Сім'яники (молоки) у більшості видів риб є парними білуватими органами стрічкоподібної форми (Рис. 1.58), які розміщені в черевній порожнині тіла над кишечником. Зовні вони вкриті серозною оболонкою і капсулою. Остання побудована із щільної неоформленої волокнистої сполучної тканини та містить кровоносні судини і нервові волокна. Від капсули всередину органа відходять сполучнотканинні тяжі – *септи*, які ділять сім'яник на часточки.

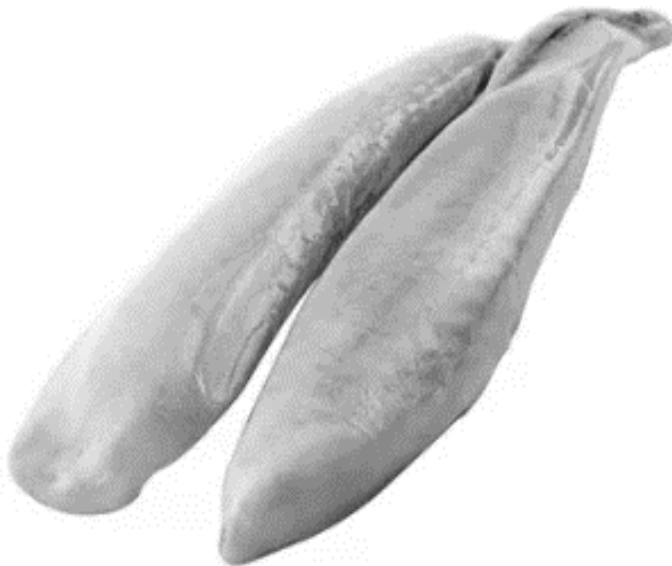


Рис. 1.58. Сім'яники (Молоки) лосося

Часточки утворені сім'яними канальцями на стінці яких розташовані сперматоцити (групи клітин сперматогенного

епітелію) і підтримувальні клітини (Рис. 1.59). У стінках каналців відбувається сперматогенез. Сім'яні каналці оточені прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини з ендокриноцитами (інтерстиційними клітинами).

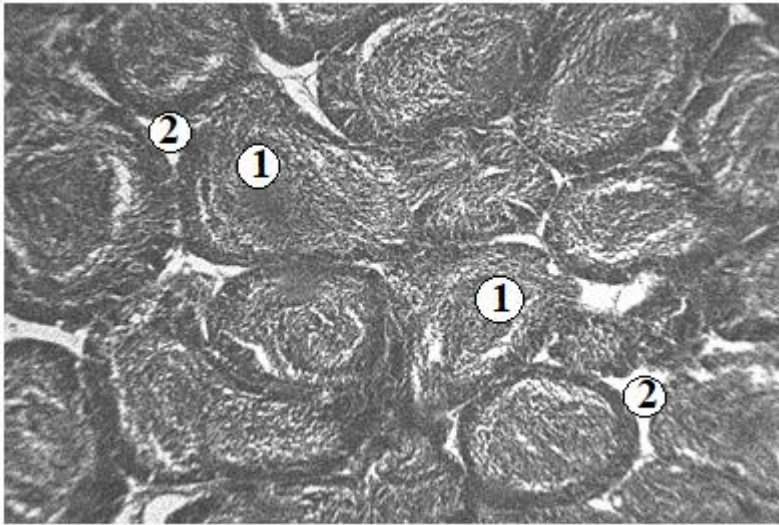


Рис 1.59. Сім'яник цьогорічки коропа 1 – сім'яні каналці з клітинами на різних стадіях сперматогенезу; 2 – прошарки пухкої волокнистої сполучної тканини (Препарат Хомича В.Т., Дишлюк Н.В.)

За положенням сім'яних каналців сім'яники кісткових риб ділять на дві групи: циприноїдні, або ацинозні (короп, оселедець, лосось, щука, осетр, тріска) і перкоїдні, або радіальні (окунь, колюшкові) (Рис. 1.60).

У сім'яниках циприноїдного типу сім'яні каналці звивисті, внаслідок чого на поперечних гістологічних зрізах помітні їх окремі ділянки неправильної форми (ампули).

У сім'яниках перкоїдного типу сім'яні каналці прямі, розташовані радіально від їх стінок.

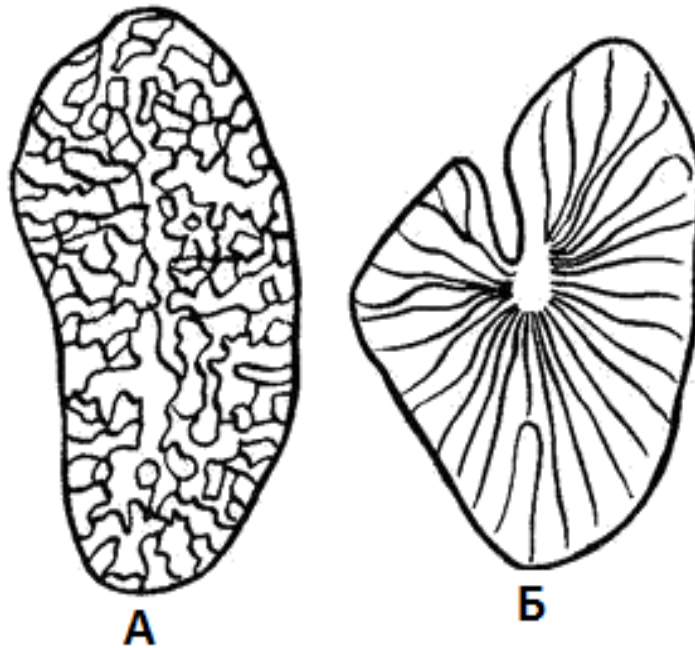


Рис. 1.60. Типи будови сім'яників костистих риб:
А – циприноїдний; Б – перкоїдний

Із сім'яників сперматозоїди сім'япроводами виводяться назовні через спеціальний статевий отвір (лососі, щуки, оселедці) або потрапляють у сечо-статевий синус (у самців більшості костистих риб).

Стінка сім'япроводів утворена слизовою, м'язовою і адвентиційною оболонками.

У самців акул, скатів, химер є додаткові статеві залози. Їх виділення прирівнюються до сперми.

Статеві органи самок риб представлені яєчниками і яйцепровадами.

Яєчник риб є парним органом стрічкоподібної або мішкоподібної форми і має зернисту структуру зумовлену великою кількістю видимих неозброєним оком яйцеклітин (ікринок) (Рис. 1.61). Він розташований у черевній порожнині і в окремих видів риб може бути жовтого чи помаранчевого

кольору. В осетрових цей орган сірого або майже чорного кольору. Зовні він вкритий **капсулою**, яка побудована із щільної неоформленої сполучної тканини, містить кровоносні судини і нервові волокна. Від капсули в щілиноподібну порожнину яєчника відходять поперечні пластинки, основу яких формують сполучнотканинні тяжі з численними відгалуженнями. Вддовж тяжів проходять дуже розгалужені кровоносні судини. Зовні поперечні пластинки вкриті мезотелієм.



Рис. 1.61. Яєчники оселедця

На бічних поверхнях **поперечних пластинок** розвиваються **овоцити (ікринки)** (Рис. 1.62). Їх розвиток починається із овогоній (період розмноження овогенезу). Овогонії дають початок овоцитам, які вступають у період росту овогенезу. В цей період у них відбуваються зміни в ядрі (рекомбінація спадкового матеріалу) і в цитоплазмі. В останній накопичуються поживні речовини внаслідок чого розміри овоцита збільшуються. Овоцит у цей період оточений

первинною оболонкою (похідна овоцита), навколо якої розташовані фолікулярні клітини до яких прилягають клітини волокнистої сполучної тканини, тобто формується фолікул (фолікули). В подальшому фолікулярні клітини утворюють фолікулярну оболонку (спочатку одношарову, а пізніше – двошарову), клітини волокнистої сполучної тканини – сполучнотканинну оболонку фолікула.

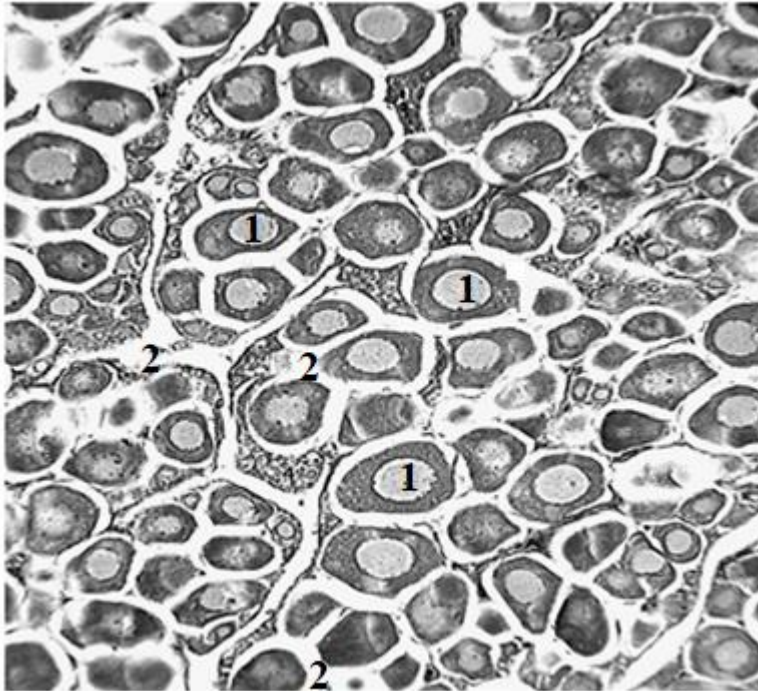


Рис. 1.62. Яєчник чотирирічки лускатого коропа: кінець протоплазматичного росту (II стадія стиглості): 1 – овоцити; 2 – волокниста сполучна тканина (Препарат Козія М.С.)

В останній, розташовані численні кровоносні судини. Через їх стінку (капіляри) у фолікулярний шар надходить плазма крові з поживними речовинами. Вони потрапляють у фолікулярні клітини, а через їх відростки до первинної оболонки овоцита. При цьому в останній формуються променеві (радіальні) каналіці,

якими поживні речовини потрапляють у цитоплазму овоцита. Із поживних речовин у цитоплазмі овоцита синтезуються білки і ліпіди (утворюють жовток) і вуглеводи. Останні формують кортикальні гранули, що розташовані на периферії його цитоплазми. У деяких видів риб у цитоплазму овоцита потрапляють і пігментні речовини. Внаслідок накопичення жовтка в цитоплазмі овоцита його ядро (з багатьма ядерцями) теж зміщується на периферію, навколо первинної оболонки овоцита похідні фолікулярних клітин (міжклітинна речовина) утворюють вторинну оболонку овоцита. Після закінчення періоду росту овогенезу, овоцит вступає у його третій період – період дозрівання. У цьому періоді утворюється зрілий овоцит (ікринка) і три редуційні тільця. У зрілому овоциті формується мікропіле біля якого розташоване ядро. Після цього відбувається овуляція овоцита. При цьому сполучнотканинна і фолікулярна оболонки фолікула локально руйнуються та залишаються на поперечних пластинках, а овоцит потрапляє у порожнину яєчника, яка може бути розташована в центрі його (окуневі) або збоку (коропові). Із порожнини яєчника вони потрапляють у яйцепровід через який виділяються назовні.

Стінка яйцепроводів утворена слизовою, м'язовою і адвентиційною оболонками.

У деяких риб (лососеві, осетрові) яєчники не мають порожнини (незамкнені) і зрілі яйця випадають у порожнину тіла, а із неї через спеціальні протоки виводяться із організму.

У стінці яйцепроводів хрящових риб є залози, які продукують секрет, що вкриває овоцит білком, а потім щільною рогоподібною оболонкою, яка часто має вирости і жгути (третинна оболонка). В задній частині яйцепроводи мають особливі розширення – матки, які відкриваються разом із сечовим сосочком у клоаку.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Які системи органів входять до складу сечо-статевого апарату?
2. Назвіть складові сечової системи.
3. Будова і функції нирок.
4. Будова стінки сечоводу і сечового міхура.
5. Назвіть органи статеві системи.
6. Будова і функції яєчників.
7. Будова і функції сім'яників.
8. Будова стінки сім'я- і яйцепроводів.

Тема 1.3. Основи анатомії і спеціальної гістології. Внутрішня будова тіла риби (серцево-судинна, лімфатична, ендокринна, нервова системи і органи чуття)

1.3.1. Серцево-судинна система

Серцево-судинна система забезпечує транспорт крові до всіх органів, регуляцію кровопостачання органів, обмін речовин між кров'ю і тканинами та відведення крові і лімфи від них. До її складу входять серце, кровоносні судини (кровоносна система) і лімфатичні судини. Останні відносять до лімфатичної системи, але морфологічно і функціонально вони пов'язані з кровоносними судинами.

Серце у костистих риб розміщене в перикардіальному мішку зразу ж за головою, позаду останніх зябрових дуг, тобто зміщене вперед. У деяких хрящових риб воно розташоване на хрящовій пластинці у відповідній ямці, яка вистелена перикардом, а у міног локалізоване в хрящовій капсулі. Його маса у риб становить 1% від маси тіла. Серце риб двокамерне і складається з тонкостінного передсердя і товстостінного м'язового шлуночка. Воно заповнене венозною кров'ю (за виключенням дводишних і кистеперих). Перед передсердям є венозна пазуха, або синус із спадаючими стінками, а після

шлуночка артеріальний конус, який переходить в аорту (Рис. 1.63). Венозна пазуха є у всіх нижчих хребетних, а артеріальний конус відсутній у круглоротих і кісткових риб, у яких замість нього є цибулина аорти (розширена частина аорти). Камери серця розділені клапанами, які забезпечують течію крові при скороченні серця, тільки в одному напрямі (від венозного синусу до артеріального конусу), але не навпаки.

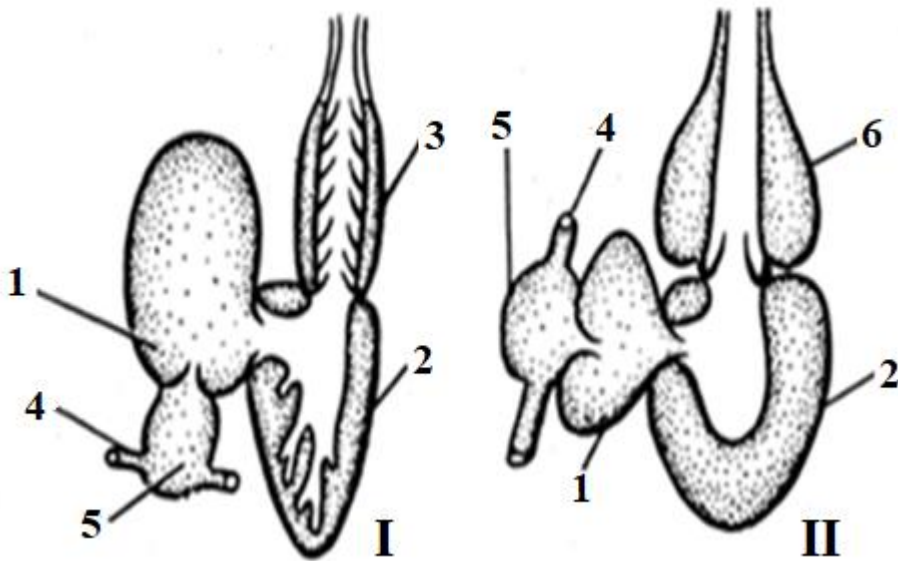


Рис. 1.63. Будова серця акули (I) і кісткової риби (II): 1 – передсердя; 2 – шлуночок; 3 – артеріальний конус; 4 – кюв'єрова протока; 5 – венозний синус; 6 – цибулина аорти

Стінка серця риб утворена трьома оболонками: ендокардом, міокардом і епікардом. **Ендокард** утворений ендотелієм і волокнистою сполучною тканиною, в якій є пучки гладких м'язових клітин. **Міокард** (серцевий м'яз) утворений серцевою м'язовою тканиною і прошарками пухкої волокнистої тканини з кровоносними та лімфатичними судинами і нервами. **Епікард** – це вісцеральний листок перикарда (серозна

оболонка), який вкриває зовні міокард. Він утворений волокнистою сполучною тканиною, багатою на колагенові та еластичні волокна, яка вкрита мезотелієм.

У дводишних риб, у зв'язку з розвитком легеневого дихання, передсердя майже повністю розділене перетинкою на дві частини. Перетинка має вигляд складки і продовжується в шлуночок і артеріальний конус. У ліву частину серця поступає артеріальна кров з легень, а в праву – венозна кров з венозної пазухи.

Кровоносні судини – це система замкнутих трубок різного діаметру, які у більшості риб утворюють одне коло кровообігу. Кровоносними судинами транспортується кров до тканин органів і від них. Вони регулюють кровопостачання органів, через їх стінку відбувається обмін речовин між кров'ю і тканинами.

Кровоносні судини представлені артеріями, венами і мікроциркуляторними судинами. Артеріями кров тече від серця, а венами – до серця. Мікроциркуляторні судини розташовані між артеріями і венами. Вони виконують не тільки транспортну функцію, а й функції обміну речовин між кров'ю і тканинами та депонування крові. До їх складу входять артеріоли, капіляри, венули і артеріоло-венулярні анастомози.

Будова стінки кровоносних судин залежить від швидкості току крові і тиску останньої в них. Стінка артерій і більшості вен утворена внутрішньою оболонкою – інтимою, середньою – медією і зовнішньою – адвентицією.

Артерії – це судини, якими кров тече від серця. У риб венозна кров тече від серця по черевній аорті і приносних зябрових артеріях до зябер, де й збагачується Оксигеном.

Залежно від особливостей будови стінки артерії ділять на артерії еластичного, м'язового і м'язово-еластичного типів. Перші розташовані поблизу серця, другі – в ділянці тулуба і хвоста риби, а треті – в ділянці голови.

Артерії галузяться на артеріоли, стінка яких утворена тими ж оболонками, що і стінка артерій, але вона дуже тонка. Артеріоли розгалужуються на капіляри.

Капіляри – це найтонші та найменші і найчисленніші кровоносні судини організму. Через їх стінку відбувається обмін речовин між кров'ю та тканинами. Обмінні процеси відбуваються завдяки особливостям будови стінки цих судин, незначній швидкості течії крові і низькому її тиску в них. Вони відсутні в епітеліальній і хрящовій тканинах. Довжина капілярів становить 0,7 – 0,9 мм, а діаметр 4 – 8 мкм.

Капіляри, з'єднуючись між собою, утворюють сітки, які можуть мати різну архітекtonіку. Щільність розміщення капілярів неоднакова в різних органах, що залежить від їх морфофункціональних особливостей. Найбільше їх в активно функціонуючих органах.

Стінка кровоносних капілярів утворена шаром ендотеліоцитів, які знаходяться на базальній мембрані і клітинами – перицитами (Рис. 1.64). Останні містяться у розщепленнях (роздвоєннях) базальної мембрани. *Перицити* – це відросчасті, малодиференційовані сполучнотканинні клітини, які у вигляді своєрідних корзинок оточують кровоносні капіляри. Вважають, що вони беруть участь у скороченні стінки капілярів та її регенерації.

За особливостями будови стінки капіляри поділяють на соматичні (будова описана вище), вісцеральні (в ендотеліоцитах є пори – фенестри, які прикриті мембранами) і синусоїдні (між ендотеліоцитами і в базальній мембрані є значні щілини).

Капіляри продовжуються у венули, які мають дуже тонку стінку. Стінка частини венул утворена інтимою, медією і адвентицією. У частині венул медія відсутня. Із венул починаються вени.

Артеріоло-венулярні анастомози з'єднують однойменні судини.

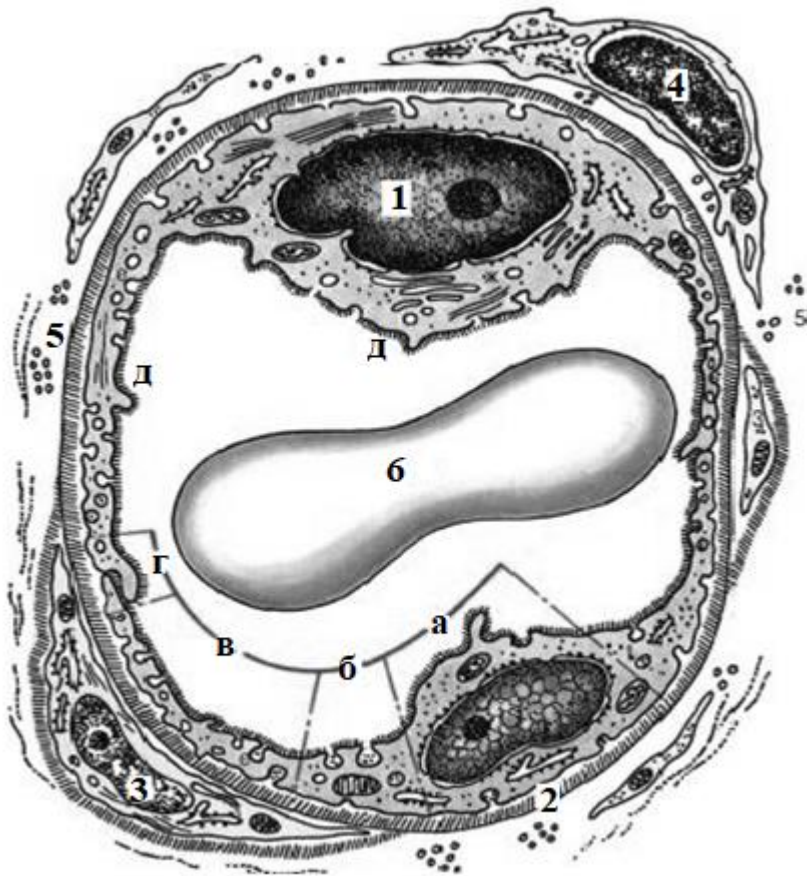


Рис. 1.64. Схема субмікроскопічної будови кровоносного капіляра соматичного типу: 1 – ендотеліоцит: а-ядровмістима, б-органеловмістима, в – обмінна і г-контактна зони; д-глікокалікс; 2 – базальна мембрана; 3 – перицит; 4 – клітина волокнистої сполучної тканини; 5 – колагенові волокна; 6 – еритроцит

Вени – це судини, якими кров тече до серця. Вони також депонують кров.

Основними венозними судинами у більшості риб є передні і задні кардинальні вени, які зливаються на рівні серця і утворюють кюв'єрові протоки. Останні впадають у венозний синус серця.

Стінка більшості вен, як і стінка артерій утворена інтимою, медією і адвентицією (Рис. 1.65). Медія стінки вен розвинена слабо.

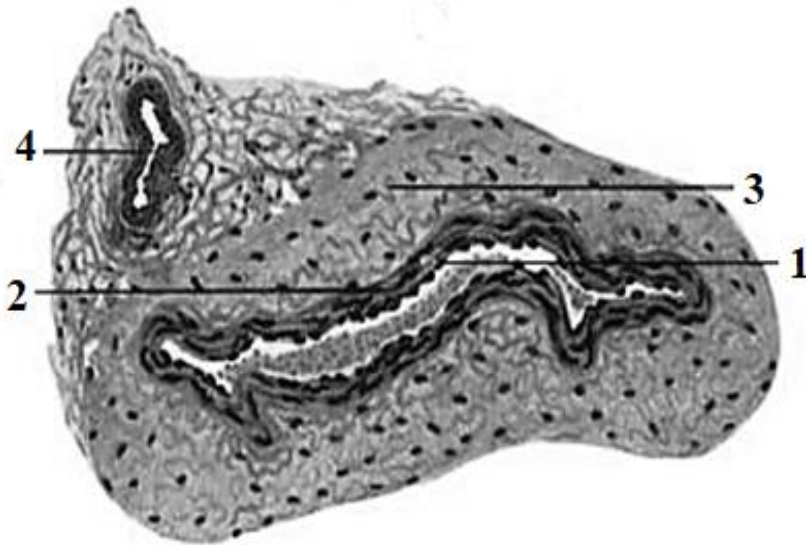


Рис. 1.65. Вена м'язового типу: 1 – інтима; 2 – медія; 3 – адвентиція, 4 – судини судин

Кровообіг. У риб, за виключенням дводишних і кистеперих є одне коло кровообігу (Рис. 1.66).

Венозна кров з шлуночка серця надходить в артеріальний конус, а з нього в черевну аорту, яка прямує до зябер. Від неї відходять приносні зяброві артерії, які заглиблюються у зяброві перегородки де розгалужуються на капіляри. Через стінку останніх відбувається газообмін. Збагачена Оксигеном кров тече від зябер виносними зябровими артеріями, які впадають у корені спинної аорти або в саму спинну аорту. Корені спинної аорти з'єднуються і дають початок спинній аорті. Від коренів спинної аорти відходять загальні сонні артерії, які несуть кров до голови і підключичні артерії – прямують до грудних плавців і передньої частини стінки тулуба.

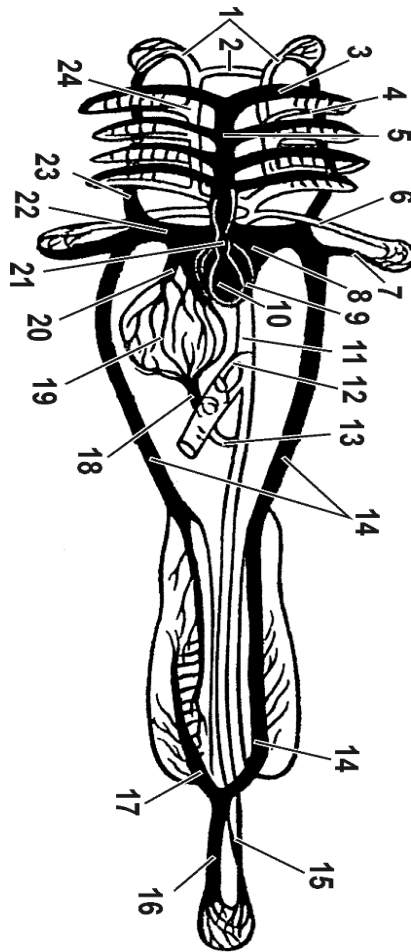


Рис. 1.66. Схема кровоносної системи кісткової риби: 1 – сонна артерія; 2 – передня перемичка, що з’єднує корені аорти; 3 – приносні зяброві артерії; 4 – виносні зяброві артерії; 5 – черевна аорта; 6 – підключична артерія; 7 – підключична вена; 8 – венозний синус; 9 – передсердя; 10 – шлуночок серця; 11 – спинна аорта; 12 – кишкова артерія; 13 – брижова артерія; 14 – задня кардинальна вена; 15 – хвостова артерія; 16 – хвостова вена; 17 – ворітні вени нирок; 18 – ворітна вена печінки; 19 – печінка; 20 – печінкова вена; 21 – цибулина аорти; 22 – кюв’єрова протока; 23 – передня кардинальна вена; 24 – корені спинної аорти (чорним кольором позначені судини з венозною кров’ю, білим – з артеріальною)

Спинна аорта розташована під хребтом, а в його хвостовому відділі – в гемальному каналі де називається хвостовою артерією. Від спинної аорти відходять артерії до органів черевної порожнини (черевно-брижова, нижня брижова) та її стінок. В органах артерії розгалужуються до капілярів, які дають початок венам, що несуть венозну кров до венозного синуса. Від голови кров відтікає передніми кардинальними венами і нижньою яремною веною. Від хвоста кров відводить хвостова вена, яка прямує у черевну порожнину і розділяється на ворітні вени нирок, які в нирках формують ворітні системи. Залишаючи нирки вони з'єднуються і утворюють задні кардинальні вени. Задні і передні кардинальні вени та підключичні вени, які відводять кров від грудних плавців, з'єднуються і утворюють протоки Кюв'є, якими кров тече у венозний синус. Вени шлунка, кишечника, селезінки дають початок ворітній вені, яка в печінці розгалужується, утворюючи ворітну систему. З печінки кров відтікає печінковою веною, яка прямує до венозного синуса. З венозного синуса кров надходить у передсердя серця.

Лімфатичні судини – це судини якими тече лімфа. Вони морфологічно і функціонально доповнюють кровоносні, а власне їх венозну частину. Ними відводяться із тканин органів продукти обміну речовин, які не можуть проникнути у кровоносні капіляри. Це тканинна рідина, яка містить органічні речовини з великою молекулярною масою і клітинний детрит, а при патології ще й мікроорганізми, клітини злоякісних пухлин, продукти запалення тощо.

До лімфатичних судин належать капіляри, посткапіляри, внутрішньо- і позаорганні лімфатичні судини.

Лімфатичні капіляри – це початкові лімфатичні судини, які розташовані разом з мікроциркуляторними кровоносними судинами, тобто в місцях утворення тканинної рідини. Вони

відсутні в головному і спинному мозку, селезінці, оболонках очного яблука, епітеліальній та хрящовій тканинах. Лімфатичні капіляри мають значно більший діаметр ніж кровоносні. Вони починаються сліпо, з'єднуються один з одним і утворюють сітки. Їх стінка утворена тільки одним шаром ендотеліоцитів, до зовнішньої поверхні яких фіксуються особливі мікрофіламенти (якірні).

Лімфатичні посткапіляри є продовженням капілярів. Будова їх стінки така як і стінки капілярів, але вона утворює клапани (дублікатура стінки), які виступають у просвіт посткапілярів. Завдяки цьому лімфа в посткапілярах тече тільки у певному напрямку.

Лімфатичні судини починаються із посткапілярів. Ними відводиться лімфа від органів до крупних лімфатичних стовбурів і проток. За розташуванням їх ділять на внутрішньоорганні і позаорганні. Вони мають дуже тонку стінку, яка утворена інтимою, медією і адвентицією. Інтима лімфатичних судин утворює клапани, які як і в посткапілярах зумовлюють течію лімфи в одному напрямку.

Найбільш крупними лімфатичними судинами риб є лімфатичні стовбури тулуба і голови, які збирають лімфу з органів порожнини тіла, шкіри і мускулатури і проводять її у кюв'єрову протоку, а також непарні лімфатичні судини: поверхневі дорсальна, вентральна, остиста та лімфатичні серця. Останні мають вигляд овальних тіл, отримують лімфу з судин хвостового плавця і проштовхують її до серця. У хрящових риб лімфатичні серця відсутні. Крупні лімфатичні судини з'єднані з кровоносними.

1.3.2. Лімфатична система

За сучасними даними до лімфатичної системи відносять лімфатичні судини і органи гемо- і лімфопоезу. Лімфатичні судини, з методичної точки зору, як було відмічено вище,

розглядають при вивченні серцево-судинної системи. Гемо- і лімфопоез у риб відбувається в зябрах (ендотелій судин і ретикулярний синцитій), стравоході, кишечнику (слизова оболонка), серці, нирках (ретикулярний синцитій між нирковими каналцями), тимусі, селезінці, судинній крові і лімфоїдному (перикардіальному) органі.

Тимус риб розташований у зябровій порожнині. В ньому утворюються Т-лімфоцити і гормони, які впливають на ріст риби. У молодому віці він має найбільший об'єм, потім відбувається його інволюція. Так, у форелей вона настає у віці 2-2,5 років.

Тимус зовні вкритий капсулою від якої відходять трабекули, які поділяють його на часточки, що сформовані епітеліальною тканиною. На периферії часточок міститься слабо виражена *кіркова речовина*, а в їх центрі – *мозкова* (Рис. 1.67). У них відбувається розвиток Т-лімфоцитів. У мозковій речовині часточок помітні *тимусні тільця*, які можуть зливатися і утворювати кісти та займати значну площу.

Селезінка риб розташована між петлями кишки в порожнині тіла і може мати стрічкоподібну, витягнуту або кулясту форму. Вона є універсальним органом гемо- і лімфопоезу, де розвиваються клітини лімфоїдного, еритроїдного та гранулоцитарного рядів. У круглоротих селезінка відсутня, а в химер зростається з підшлунковою залозою. У міног сформованої селезінки немає, її тканина розташована в оболонці спірального клапана кишечнику.

Зовні селезінка вкрита *капсулою* від якої відходять трабекули, але вони не поділяють її на часточки. Паренхіму селезінки називають *пульпою*, яка утворена лімфоїдною тканиною. Пульпу поділяють на червону і білу. У білій пульпі, яка переважно представлена лімфоїдними вузликами відбувається розвиток лімфоїдних клітин, а в червоній – еритроцитів і гранулоцитів.

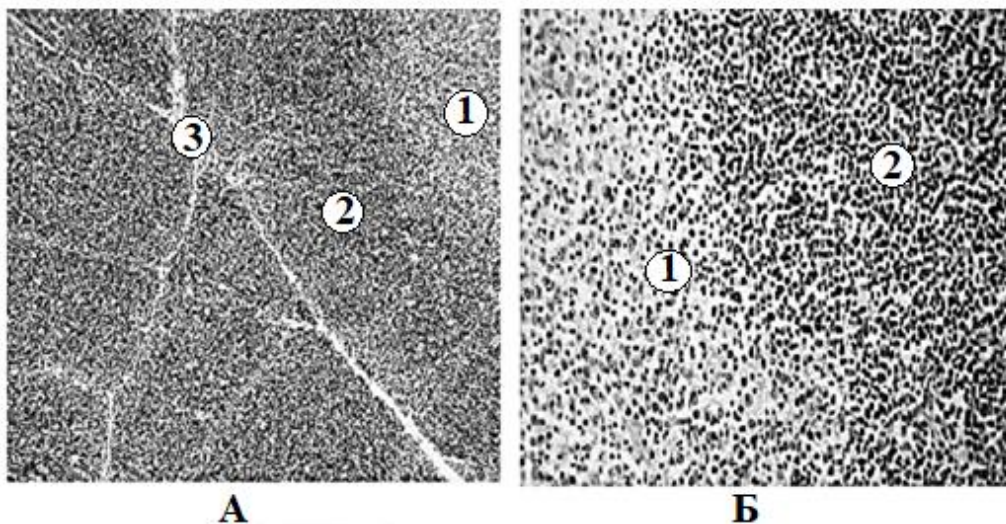


Рис. 1.67. Тимус трирічки сріблястого карася: А – за малого збільшення: 1 – мозкова речовина; 2 – кіркова речовина; 3 – міжчасточкова сполучна тканина. Б – генерації лімфоцитів за великого збільшення у кірковій і мозковій речовині (Препарати Козія М.С.)

До складу червоної пульпи риб входять мелано-макрофагальні центри, які містять багато меланіну, гемосидерину та ліпофусцину. Вони беруть участь у фагоцитозі, накопиченні та зберіганні неперетравних речовин, руйнуванні еритроцитів та обміні заліза. Є дані, що вони також виконують імунну функцію. У корокових та деяких інших риб в місцях розташування великих кровоносних судин у селезінці є скупчення (острівці) клітин підшлункової залози (спленопанкреас).

Лімфоїдна тканина головної нирки є гемопоетичною тканиною кісткових риб. У цю частину нирки не заходить ворітна вена і вона виконує не видільну, а гемопоетичну функцію. В ній часто відкладаються пігменти жовтуватого-

коричневого або темно-коричневого кольору. Це гранули меланіну та гемосидерину.

Лімфоїдний орган є у осетрових риб і локалізований під склепінням черепа. Він являє собою парне, майже округле утворення, у трьохрічної білуги його маса досягає 0,8% маси тіла. У гістозрізах лімфоїдного органа завжди виявляються нейтрофіли, еозинофіли, базофіли, тромбоцити і навіть незрілі еритроцити, тобто лімфоїдний орган бере участь в утворенні всіх клітин крові. При цьому наявність незрілих клітин у крові риб не є патологічним показником, порівняно з кров'ю ссавців.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Склад і функції серцево-судинної системи.
2. Скільки камер має серце?
3. Будова стінки серця.
4. Які судини називають артеріями, їх типи.
5. Будова стінки артерій і вен.
6. Охарактеризуйте кровоносні капіляри.
7. Особливості кровообігу риб.
8. Що входить до складу лімфатичної системи?
9. Назвіть органи кровотворення.
10. Будова і функції тимусу та селезінки.
11. Особливості будови лімфатичних капілярів.
12. Назвіть крупні лімфатичні судини.

1.3.3. Ендокринна система

Ендокринна система об'єднує ендокринні залози і окремі ендокринні клітини, які здатні продукувати біологічно активні речовини – гормони, що стимулюють або пригнічують діяльність органів, які забезпечують такі функції організму як обмін речовин, ріст, розвиток та репродуктивну функцію. Тобто ендокринна система паралельно з нервовою системою регулює і координує діяльність організму.

Для ендокринних залоз характерна низка ознак. На відміну від екзокринних залоз, вони не мають вивідних проток і продукти їх діяльності надходять у кров або лімфу. Ендокринні залози, як і інші паренхіматозні органи, утворені сполучнотканинною стромою і паренхімою. Паренхіма може бути представлена залозистою епітеліальною або нервовою тканиною. Між складовими паренхіми знаходяться численні кровоносні капіляри переважно синусоїдного типу. Залозисті епітеліоцити ендокринних залоз називають ендокриноцитами. Вони можуть бути кубічними, циліндричними, овальними й багатокутними. В їхній цитоплазмі добре розвинені синтезуючі органели і є багато секреторних включень. Ендокриноцити формують тяжі (трабекули) або пухирці (фолікули). Нервова тканина паренхіми ендокринних залоз утворена нейросекреторними клітинами і нейроглією. Нейросекреторні клітини поєднують у собі функції нервових і секреторних клітин. Як секреторні клітини вони продукують не тільки медіатори, що властиво нервовим клітинам, а й гормони.

Ендокринні залози поділяють на центральні і периферичні. Центральні залози продукують гормони, які регулюють не тільки названі вище функції організму, а й діяльність інших ендокринних залоз. До їх складу входять нейросекреторні ядра гіпоталамуса, гіпофіз і епіфіз. Групу периферичних залоз формують щитоподібна, надниркова, ультімабранхіальні залози і урогіпофіз. Їх гормони регулюють тільки відмічені вище функції.

Крім ендокринних залоз, до складу ендокринної системи входять органи, які поєднують ендокринні функції з неендокринними. Це підшлункова і статеві залози, тимус та нирки. До складу цієї системи відносять також поодинокі ендокриноцити, які є в більшості органів.

Нейросекреторні ядра гіпоталамуса утворені нейросекреторними клітинами, які продукують гормони, що

впливають на діяльність гіпофіза і гормони подібні до окситоцину і вазопресину ссавців. Ці гормони по аксонам нейросекреторних клітин потрапляють у нейрогіпофіз, де надходять у кровоносні судини. Вони впливають на тонус стінки кровоносних судин і регулюють водно-сольовий обмін.

Гіпофіз продукує гормони, які впливають на діяльність периферичних ендокринних залоз (гіпофіззалежних) і багатьох неендокринних клітин різних тканин та органів. У гіпофізі виділяють аденогіпофіз і нейрогіпофіз (Рис. 1.68).

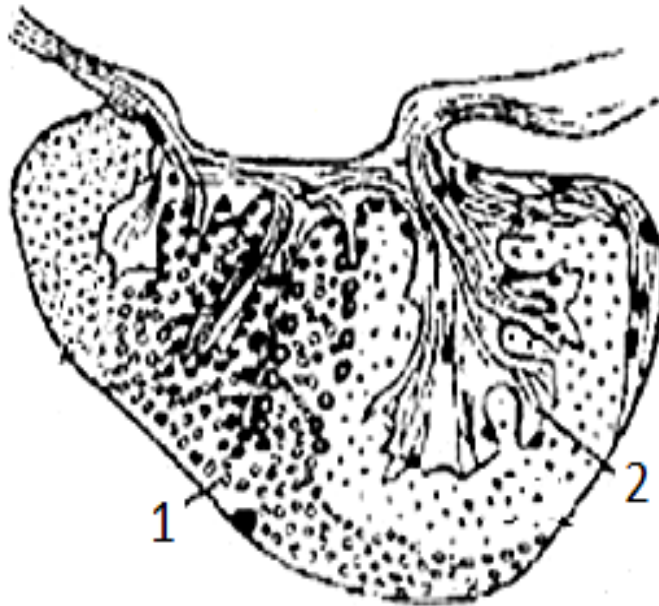
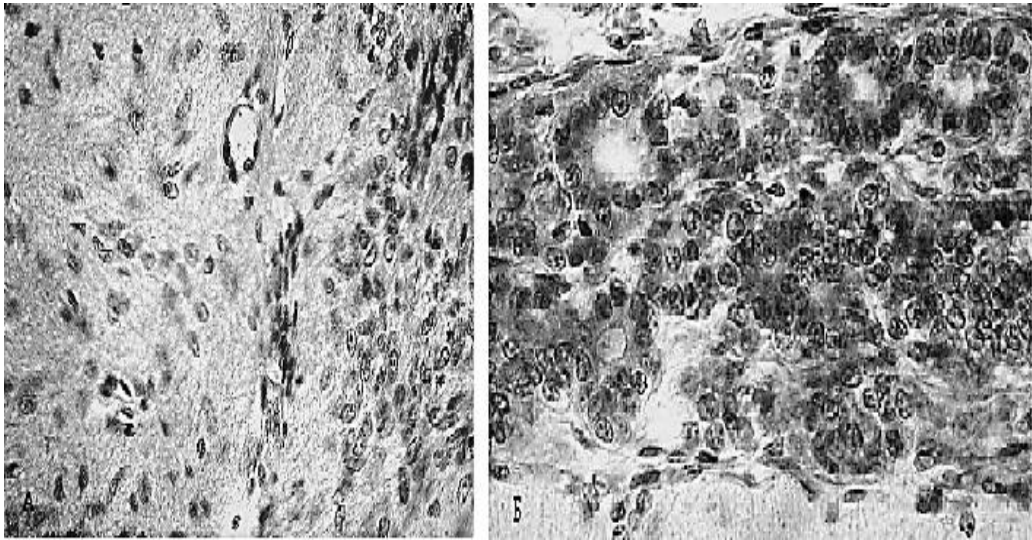


Рис. 1.68. Гіпофіз кісткової риби (схема): 1 – аденогіпофіз; 2 – нейрогіпофіз

Аденогіпофіз має епітеліальне походження і утворений дистальною (передньою), проміжною і туберальними частинами. Ендокриноцити усіх частин формують трабекули, між якими є ніжні прошарки пухкої волокнистої сполучної тканини з кровоносними судинами (Рис. 1.69).

У *дистальній* частині аденогіпофіза утворюються соматотропний (впливає на ріст риби), гонадотропний (впливає

на розвиток статевих клітин і залоз), кортикотропний (впливає на діяльність надниркових залоз) і тиротропний (впливає на функцію щитоподібної залози) гормони.



А

Б

Рис. 1.69. Гіпофіз дворічки стерляді: А – нейрогіпофіз; Б – аденогіпофіз (Препарати Козія М.С.)

У *проміжній* частині аденогіпофіза, яка містить фолікулоподібні структури, синтезуються гормони, що впливають на пігментний обмін (меланотропний) і обмін ліпідів (ліпотропний).

За даними окремих літературних джерел меланотропний і ліпотропний гормони утворюються в ендокриноцитах *туберальної* частини.

У *нейрогіпофізі* основа якого утворена клітинами нейроглії (пітуїцитами) гормони не утворюються. Він акумулює гормони вазопресин і окситоцин у вигляді накопичувальних тілець, які продукуються нейросекреторними

клітинами ядер гіпоталамуса. Із накопичувальних тілець вони надходять у кровоносні судини.

Епіфіз входить до складу епіталамуса проміжного мозку і має вигляд зерна пшениці або шишки. Зовні він вкритий сполучнотканниною капсулою, від якої відходять перегородки, які ділять його на часточки. Паренхіма часточок утворена нейросекреторними клітинами – пінеалоцитами і клітинами нейроглії - гліоцитами.

Пінеалоцити синтезують гормон мелатонін, попередником якого є серотонін. Мелатонін впливає на діяльність гонадотропоцитів аденогіпофіза, запобігаючи тим самим передчасному статевому дозріванню, контролює пігментний обмін, добові та сезонні ритми.

Гліоцити – це також відросчасті клітини. Вони виконують переважно опорну функцію відносно до пінеалоцитів. Відростки цих клітин вплітаються у складові сполучнотканинної строми органа.

Щитоподібна залоза в частини риб (деякі акули, лососеві) є щільним компактним парним утворенням, у інших (окуневі, коропові) розташована дифузно у волокнистій сполучній тканині. Структурно-функціональною одиницею цієї залози є **фолікул**. Він утворений стінкою і порожниною. Стінка фолікула утворена базальною мембраною на якій розташовані клітини-тироцити. Порожнина фолікула заповнена колоїдом у якому відбувається формування гормонів (тироксин і трийодтиронін), складові яких продукуються тироцитами. Гормони щитоподібної залози впливають на всі види обміну речовин в організмі риб.

Ультимабранхіальні залози (підстравохідні) розташовані поблизу стравоходу. У них синтезуються такі ж гормони, як в щитоподібній залозі, а також гормон кальцитонін. Останній впливає на мінеральний обмін.

Надниркової залози, як самостійного органа у риб немає. Їх інтерреналова і хромафінна тканини обособлені та мають різне розташування. У хрящових риб інтерреналова тканина знаходиться між нирками (міжниркова залоза), хромафінна тканина розташована навколо симпатичних гангліїв або в них. У костистих інтерреналова і хромафінна тканина знаходиться в ділянці головної нирки.

В *інтерреналовій тканині* відбувається синтез гормонів, які впливають на мінеральний обмін (альдостерон), обмін білків, вуглеводів і ліпідів, стимулюють енергетичний обмін та пригнічують запальні процеси (кортизон, кортикостерон тощо), гормони зі слабкою андрогенною дією (подібні до статевих).

У *хромафінній тканині* продукуються гормони (адреналін, норадреналін), які посилюють діяльність серця, визивають скорочення стінки кровоносних судин, підвищуючи тиск крові, впливають на обмін вуглеводів і ліпідів та є медіаторами. Підвищення рівня цих гормонів у крові спостерігається при стресі.

Урогіпофіз є у кісткових риб. Він розміщений у хвостовому відділі спинного мозку і утворений великими нейросекреторними клітинами з товстими відростками. В урогіпофізі утворюються гормони уротензіни, які регулюють процес осморегуляції, беруть участь у регуляції тиску крові і можливо в регуляції процесу розмноження.

У кісткових риб є тільки Станіуса, які розташовані у тулубовій нирці. Вважають, що вони відіграють роль в її осморегуляції, їх видалення визиває серйозні порушення водно-сольового гомеостазу.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Які органи об'єднує ендокринна система?
2. Функції ендокринної системи.
3. Особливості будови ендокринних залоз.

4. Як поділяють ендокринні залози?
5. Назвіть центральні ендокринні залози.
6. Які ендокринні залози відносять до периферичних?
7. Будова і функції гіпофіза.
8. Будова і функції щитоподібної залози.
9. Будова і функції надниркової залози.

1.3.4. Нервова система

До складу нервової системи входять органи, які утворені нервовою тканиною. Вона регулює роботу всіх органів, координує та інтегрує їх діяльність, об'єднуючи організм в єдине ціле та здійснює зв'язок із його зовнішнім і внутрішнім середовищем. Морфологічно нервову систему поділяють на центральну і периферичну, а функціонально – на соматичну і автономну. До центральної нервової системи належать головний і спинний мозок, а до периферичної – нервові вузли, нерви і нервові закінчення. Соматична нервова система іннервує усе тіло, крім нутрощів, серця, кровоносних і лімфатичних судин та залоз, які є об'єктами іннервації автономної нервової системи. Обидві класифікації нервової системи є умовними, оскільки в основі її діяльності знаходяться рефлекторні дуги, які охоплюють різні її відділи і органи.

Головний мозок риб розташований у черепній порожнині і має три великі відділи: передній, середній та задній (Рис. 1.70).

Передній мозок складається з кінцевого мозку та проміжного. На роstrальному (передньому) кінці кінцевого мозку розташовані нюхові цибулини, у які вступають нюхові нерви. Від цибулин відходять нюхові тракти, які прямують до нюхових долей. Нюхові цибулини найкраще виражені у риб, що мають добре розвинений орган нюху (акули).

Кінцевий мозок представлений двома півкулями із незначною перегородкою між ними та однією порожниною.

Основу його дна і стінок формує нервова тканина, а дах у більшості риб, за виключенням акул сформований епітеліальною тканиною. На розрізі в півкулях кінцевого мозку розрізняють периферійно розташовану сіру речовину і центрально – білу. Сіра речовина формує кору півкуль у якій знаходяться центри вищої нервової діяльності. Кора утворена нервовими клітинами, нервовими волокнами та нейроглією. Біла речовина не містить нервових клітин і формує провідні шляхи.

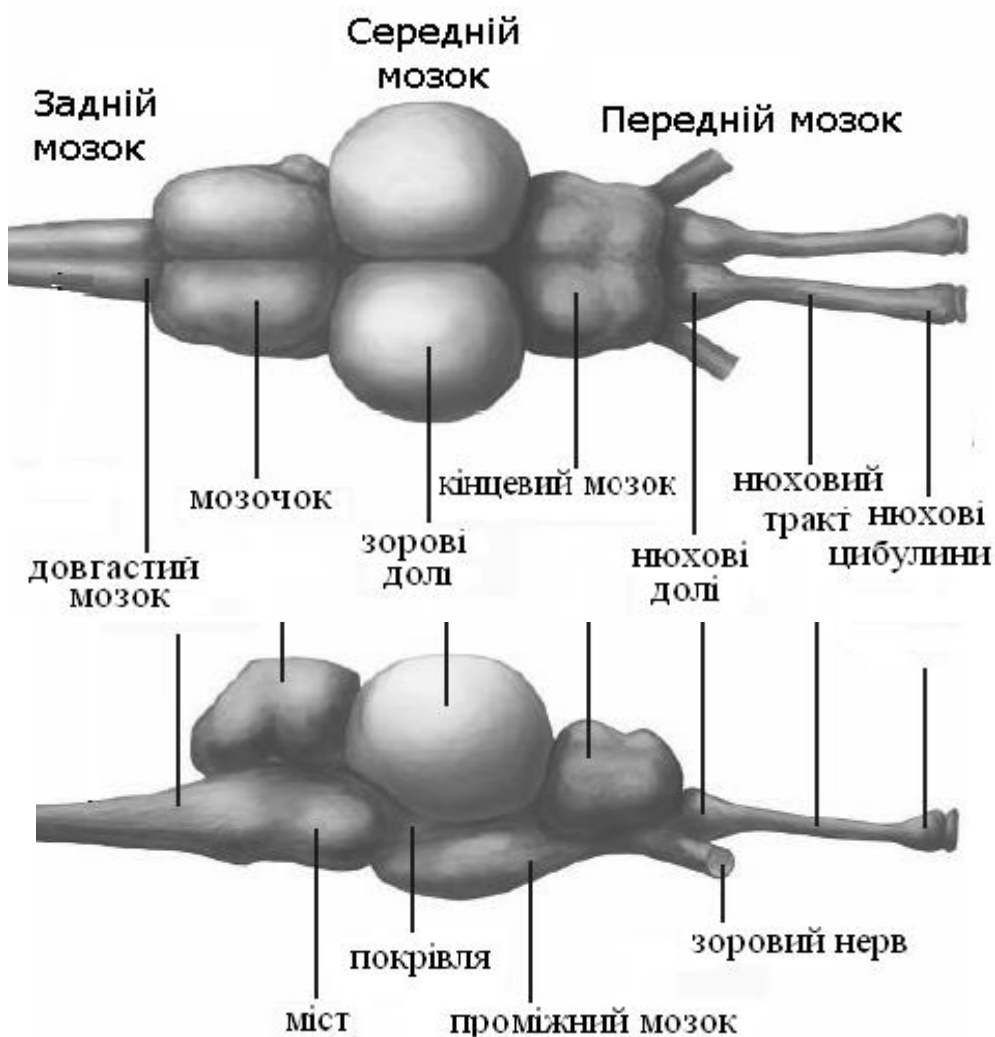


Рис. 1.70. Схема будови головного мозку риби

Проміжний мозок складається з надзорогорбкової (епіталамус), зорогорбкової (таламус) і підзорогорбкової частин (гіпоталамус). Він сприймає нервові імпульси від сітківки ока, бере участь у координації рухів, а також у ньому проходить аналіз інформації, яка надходить з інших відділів головного мозку. До складу епіталамусу входить верхній мозковий придаток – епіфіз, який продукує гормон - мелатонін. Таламус представлений зоровими горбами, які обумовлюють чіткість (гостроту) зору риб. У гіпоталамусі розташований нижній мозковий придаток – гіпофіз, гормони якого регулюють ріст і розвиток тіла риб та їх статеву діяльність. Зоровий нерв (II пара черепних нервів), котрий прямує до мозку від сітківки ока, входить у проміжний мозок і надсилає волокна в таламус, гіпоталамус та середній мозок.

Середній мозок кісткових риб, порівняно з іншими відділами головного мозку, добре розвинений. Він складається із зорових долей і покрівлі. В зорових долях знаходяться первинні зорові центри. Крім аналізу нервових імпульсів, які надходять від органів зору, в них аналізуються імпульси, що поступають від органів присінкового, смаку і пігментних клітин. Основною функцією покрівлі є контроль м'язів ока, які забезпечують його фокусування на предметі. Також покрівля виконує частину функцій моторного контролю (плавання тощо).

Задній мозок складається з мозочка, моста, та довгастого мозку. Мозочок знаходиться над передньою ділянкою довгастого мозку. Він відповідає за координацію рухів, що пов'язані із плаванням. Найкраще мозочок розвинутий у швидкоплаваючих видів риб (акули, тунець). У скатів поверхня мозочка розділена борознами. Мозочок риб побудований із сірої та білої речовини. Сіра речовина утворює кору і ядра мозочка. Останні розташовані в білій речовині.

Міст та довгастий мозок формують стовбур головного мозку риб. Він теж утворений ядрами та білою речовиною. У

довгасти́й мозок черепними нервами надходить чутлива інформація та відводяться ними генеровані в ньому нервові імпульси до мускулатури.

Загальна маса головного мозку риб незначна і становить в середньому 0,06 – 0,44% від маси тіла, в той час як у ссавців вона складає 3,0– 6,3%.

Спинний мозок знаходиться в хребетному каналі хребетного стовпа і є інтегратором складних локомоторних рухів. У ньому знаходиться урогіпофіз, який є залозою внутрішньої секреції, що регулює водно - сольовий обмін. Спинний мозок має вигляд округлої форми тяжа і побудований із сірої та білої речовини (Рис. 1.71).

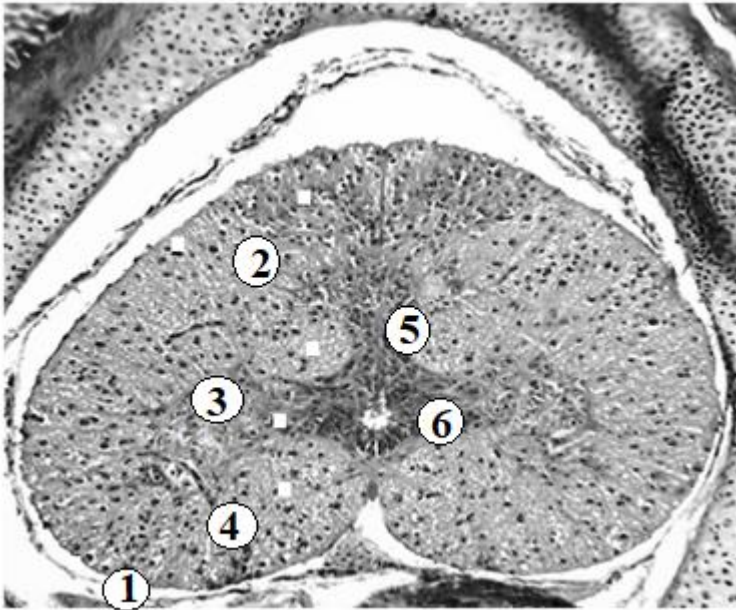


Рис. 1.71. Спинний мозок дворічки катрана: 1 – мозкові оболонки; 2 – біла речовина (дорсальний стовбур); 3 – біла речовина (латеральний стовбур); 4 – біла речовина (вентральний стовбур); 5 – сіра речовина (дорсальний ріг); 6 – сіра речовина (вентральний ріг) (Препарат Козія М.С.)

Сіра речовина спинного мозку розташована в центрі і представлена двома половинками, які з'єднані сірою спайкою.

В останній розташований центральний канал. Сіра речовина формує дорсальні і вентральні та слабо виражені бічні роги. Вона утворена мультиполярними нейронами, мієліновими і безмієліновими нервовими волокнами та нейроглією. Групи функціонально однакових нейронів формують ядра сірої речовини спинного мозку. У деяких видів риб (короп) ядра несформовані (Л.П. Горальський, В.Т. Хомич та ін., 2013). **Біла речовина** розташована на периферії і утворена мієліновими нервовими волокнами і нейроглією. Нервові волокна формують провідні шляхи, які з'єднують спинний мозок з головним і провідні шляхи власне рефлекторного апарату спинного мозку. До складу останнього входять спинномозкові нерви, які іннервують шкіру і м'язи тулуба.

Головний і спинний мозок оточені трьома оболонками: м'якою, павутинною і твердою. **М'яка оболонка** прилягає до мозку. Вона утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, містить багато кровоносних судин та нервових закінчень. Над м'якою оболонкою знаходиться **павутинна оболонка**, яка теж утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною. Між павутинною і м'якою оболонками знаходиться підпавутинний простір, який заповнений спинномозковою рідиною. Над павутинною оболонкою розташована **тверда оболонка**, яка утворена щільною волокнистою сполучною тканиною. Вона відокремлена від павутинної оболонки підтвердим простором, у якому знаходиться спинномозкова рідина. Тверда оболонка головного мозку зрощена з окістям кісток, які формують черепну порожнину, а спинного мозку – відмежована від стінки хребетного каналу надтвердим простором, що заповнений пухкою волокнистою сполучною і жировою тканинами. Тверда і павутинна оболонка з боку підтвердого та підпавутинного просторів укриті шаром плоских гліальних клітин.

Нерви відходять від головного і спинного мозку. Перші називають черепними, а другі – спинномозковими. Нерв утворений нервовими волокнами і пухкою волокнистою сполучною. Остання оточує окремі волокна (*ендоневрій*), їх пучки (*периневрій*) та нерв (*епіневрій*). У периневрії та епіневрії є кровоносні судини.

Черепних нервів 10 пар. За функціональними особливостями їх поділяють на рухові, чутливі і змішані. Рухові нерви іннервують м'язи голови (окоруховий, блоковий, відвідний), чутливі – органи чуттів (нюховий, зоровий) і змішані іннервують м'язи, шкіру, слизові оболонки (трійчастий, лицевий, язикоглотковий, блукаючий). Блукаючий нерв іннервує також стінки нутрощів.

Спинномозкові нерви утворені двома корінцями верхнім чутливим і нижнім руховим. Їх кількість відповідає кількості хребців. Вони іннервують шкіру, м'язи тулуба і хвоста, а також кровоносні і лімфатичні судини нутрощів.

Нервові вузли поділяють на черепні і спинномозкові. Вони мають сполучнотканинну строму і паренхіму. Остання утворена нервовою тканиною.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Функції нервової системи.
2. Як поділяють нервову систему?
3. Що входить до складу центральної нервової системи?
4. На які відділи поділяють головний мозок?
5. Що входить до складу переднього мозку?
6. Будова кінцевого мозку.
7. Чим утворений середній і задній мозок?
8. Будова спинного мозку.
9. Чим утворена сіра речовина мозку?
10. Будова нерва.

11.Що іннервують спинномозкові нерви?

12.Охарактеризуйте черепні нерви.

1.3.5. Органи чуття

Нервова система, регулюючи і координуючи діяльність організму, постійно отримує і аналізує інформацію, що надходить до неї із його зовнішнього та внутрішнього середовищ. Частину нервової системи, яка виконує цю функцію, називають *аналізаторами*. Кожний аналізатор має три частини: периферійну (орган чуття, який сприймає подразник і генерує нервовий імпульс), проміжну (представлена нервом і підкорковими ядрами, якими імпульс передається до центральної частини) і центральну (ділянка кори півкуль великого мозку де відбувається синтез і аналіз імпульсів).

Аналізаторів, які здійснюють зв'язок організму із зовнішнім середовищем є п'ять: зору, присінково-завитковий, нюху, смаку і дотику. Відповідно і органів чуття є також п'ять.

Залежно від особливостей будови і походження органи чуття поділяють на первинно-чутливі, вторинно-чутливі та органи, які не мають чіткої органної будови. Сприймаючими подразники клітинами первинно-чутливих органів є клітини (нервові), які розвиваються з нервової пластинки. До складу цих органів входять орган зору і нюху. Вторинно-чутливими органами є орган смаку і присінково-завитковий орган. Їх сприймаючими подразники елементами є спеціалізовані епітеліальні клітини (сенсорно-епітеліальні). Від них трансформовані подразники передаються нервовим клітинам.

До органів чуття, які не мають чіткої органної будови відносять орган дотику, який представлений чутливими нервовими закінченнями.

Орган зору риб представлений очним яблуком і захисними та допоміжними органами. Очне яблуко утворене

трьома оболонками і світлозаломлювальними середовищами (Рис. 1.72).

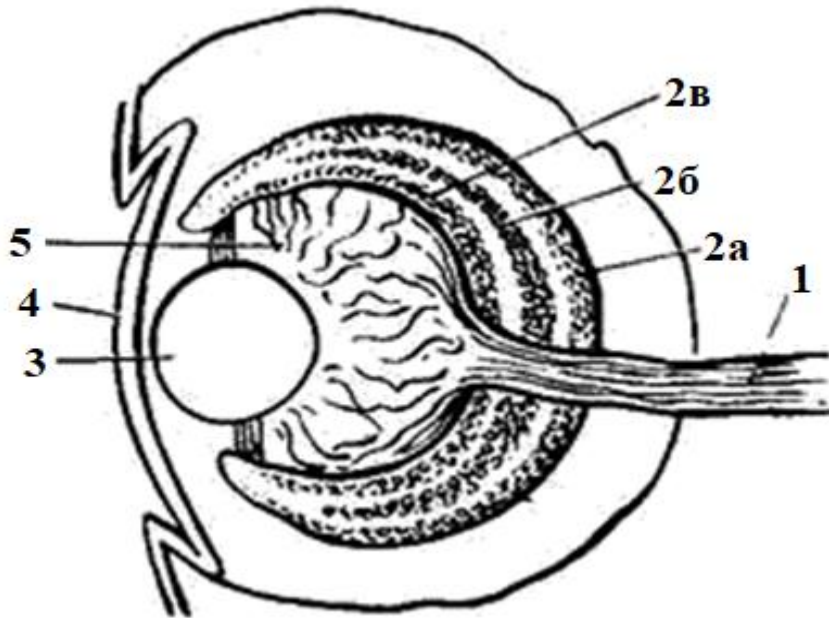


Рис. 1.72. Схема будови очного яблука кісткової риби (по Протасову, 1968): 1 – зоровий нерв; 2 – сітківка: а) зовнішній ядерний шар, б) внутрішній ядерний шар, в) гангліонарний шар; 3 – кришталик; 4 – рогівка; 5 – склисте тіло

Зовнішня оболонка **білкова**. Її передню частину називають рогівкою, а задню – склерою. Рогівка прозора і майже плоска. У ній відсутні кровоносні судини і є багато нервових закінчень. Вона утворена епітелієм і власною сполучнотканинною пластинкою. Склера сформована щільною волокнистою сполучною тканиною. Вона непрозора, білуватого кольору. У ній є кровоносні судини та міститься хрящова тканина, а також можуть бути і кісткові включення (Рис. 1.73).



Рис. 1.73. Склера ока малька лускатого коропа: 1 – склера, 2 – хрящова тканина (Препарат Козія М.С.)

Судинна оболонка є середньою оболонкою очного яблука. Вона утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, м'язовою тканиною і пігментними клітинами та містить багато кровоносних судин. У судинній оболонці виділяють райдужку, війкове тіло і власне судинну оболонку. *Райдужка* розташована позаду рогівки і в її центрі знаходиться отвір – зіниця. У більшості риб вона немає м'язових елементів або вони слабо розвинені. Завдяки цьому просвіт зіниці майже не змінюється. У деяких видів риб (камбала, вугор, хрящові риби) просвіт зіниці звужується або розширюється завдяки спеціальній зв'язці. *Війкове тіло* виражене слабо. У більшості риб у ньому відсутній війковий м'яз. У зв'язку з цим воно майже не бере участі в акомодатії очного яблука. *Власне судинна оболонка* добре розвинена. Між нею та склерою є срібляста оболонка на

внутрішній поверхні якої утворюється люстерко - шар плоских клітин, наповнених блискучими кристалами гуаніна. Він відбиває світлові промені, які проходять через сітківку і підсилює зір при слабкій освітленості та надає оку зеленувато-золотистого забарвлення. У окремих видів риб (акули, скати) у власне судинній оболонці є блискучий шар – люстерко (тапетум), що відбиває світлові промені назад на сітківку і зумовлює світіння очей у майже повній темряві. Від власне судинної оболонки, ділянки дна порожнини очного яблука, відходить серпоподібний відросток. Він пронизує сітківку і склисте тіло і фіксується за допомогою особливого м'яза (орган Галера) до кришталика.

Сітківка є внутрішньою оболонкою стінки очного яблука. Вона має сліпу і зорову частини. *Сліпа частина* утворена пігментними клітинами, які вкривають задню поверхню райдужки і війкового тіла.

Зорова частина сітківки складається із двох шарів: зовнішнього пігментного і внутрішнього нервового. У нервовому шарі розташовані світлочутливі і допоміжні клітини. Серед світлочутливих клітин виділяють паличкові і колбочкові. Перші сприймають чорно-біле зображення, а другі – кольорове. У риб, які ведуть нічний спосіб життя в пігментному шарі сітківки мало меланіну, а із світлочутливих клітин є лише паличкові. У риб, що ведуть денний спосіб життя меланіну в сітківці багато, паличкові клітини поодинокі, а колбочкових багато. На личинковій стадії розвитку у сітківці більшості риб переважають колбочкові клітини, а у деяких видів риб (оселедцеві) паличкові взагалі відсутні. І лише при переході молоді на активне харчування проходить формування паличкових клітин.

Відростки допоміжних нервових клітин (гангліонарних) дають початок зоровому нерву.

До *світлозаломлювальних середовищ* очного яблука відносять рогівку, водянисту вологу, яка заповнює передню і задню камери, кришталик і склисте тіло, що займає порожнину.

Кришталик прозорий, має кулясту незмінну форму і може виступати із зіниці в передню камеру очного яблука. Він утворений капсулою і волокнами. У верхній частині кришталик підтримується зв'язкою, а в нижній – фіксується до серпоподібного відростка власне судинної оболонки. Акомодация очного яблука у риб здійснюється не шляхом зміни кривини кришталика як у ссавців, а за допомогою серпоподібного відростка і м'яза, які віддаляють його від сітківки, або приближують до неї. Кришталик має таку ж щільність як і вода, тому світло яке проходить через нього не заломлюється і на сітківці отримується чітке зображення.

Склисте тіло заповнює порожнину очного яблука. Воно прозоре і має желеподібну консистенцію.

Із додаткових органів органа зору риб розвинені м'язи очного яблука. У більшості видів риб повіки і слізний апарат відсутні, тому очі завжди відкриті. Однак у деяких акул є миготлива перетинка, у кефалів і в окремих оселедців розвинуті жирові повіки.

У окремих глибоководних і печерних риб очі взагалі відсутні.

Присінково-завитковий орган риб представлений **внутрішнім вухом** (перетинчастий лабіринт), яке розташоване в слухових капсулах задньої частини черепа. Слухові капсули заповнені рідиною – *перилімфою*, а **перетинчастий лабіринт** – *ендолімфою*. До складу перетинчастого лабіринту входять **два мішечки**: верхній – *маточка* (вушко, овальний) та нижній – *круглий* (мішечок) (Рис. 1.74). У хрящових риб вони розділені не повністю. У багатьох видів риб від круглого мішечка відходить виріст, або лагена, який є зачатком завитки. Від овального мішечка у трьох взаємно перпендикулярних

площинах відходять три півколові канали (у міног – 2, у миксин – 1). На одному кінці півколових каналів є розширення (ампула). Від лабіринту відходить ендолімфатична протока, яка у костистих риб закінчується сліпо, а у хрящових з'єднана із зовнішнім середовищем.

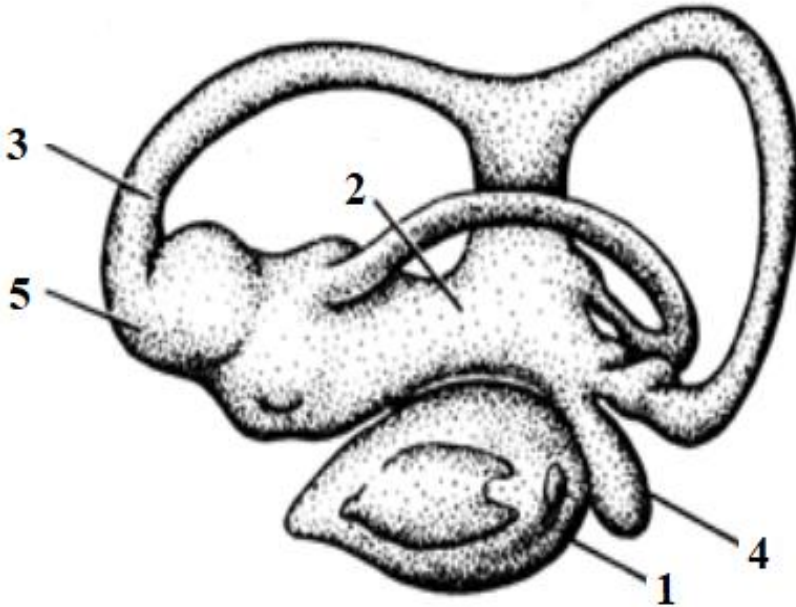


Рис. 1.74. Присінково-завитковий орган риб (схема): 1 – круглий мішечок; 2 – овальний мішечок; 3 – півколові канали; 4 – лагена; 5 – ампули півколових каналів

На внутрішній поверхні стінки перетинчастого лабіринту розташовані присінковий і завитковий органи, які утворені чутливими епітеліальними (волосковими) і підтримувальними клітинами. З основами чутливих клітин контактують дендрити чутливих нейронів, аксони яких формують присінково-завитковий нерв. Вважають, що присінковий орган переважно локалізований в ампулах півколових каналів і овальному мішечку, а завитковий у круглому мішечку і лагені. У спеціальній літературі є відомості, що присінковий орган в ампулах півколових каналів представлений ампульними

гребінцями як і у ссавців (Рис. 1.75). Обособленого спірального органа у риб немає. В ендолімфі мішечків і лагени містяться отоліти (по одному). Зміна положення голови у риб викликає рух ендолімфи і отолітів, що призводить до подразнення чутливих клітин.



Рис. 1.75. Присінковий орган личинки лускатого коропа: 1 – війчастий епітелій купули; 2 – порожнина ампули (Препарат Козія М.С.)

Риби сприймають у воді звуки в діапазоні від 5 Гц до 15 кГц, звуки більш високих частот (ультразвуки) рибами не сприймаються. Чутливість внутрішнього вуха підвищується у риб з плавальним міхуром, який є резонатором і рефлектором звукових коливань. З'єднання плавального міхура з внутрішнім вухом здійснюється за допомогою Веберова апарату (система 4 кісточок у коропових), сліпих виростів плавального міхура (у оселедцевих, тріскових), або особливих повітряних порожнин. Найбільш чутливими до звуку є риби, що мають Веберів апарат.

Органи нюху і смаку риб зазвичай називають органами хімічної рецепції. У комбінації вони дозволяють орієнтуватись у хімічному складі оточуючого середовища. Здатність риб до відчуття хімічних сигналів добре ілюструється лососями, які ідучи на нерест з моря до річкових систем, визначають за смаком води саме той струмінь, в якому колись самі вийшли з ікри.

До складу *органа нюху* риб відносять ніздрі, нюхові (ольфакторні) мішки, нюхові нерви і нюхові цибулини. У більшості видів риб *ніздрі* розташовані на верхній щелепі і на відміну від інших хребетних тварин не з'єднані з носоглоткою (за виключенням дводишних і кистеперих). Вони ведуть в *нюхові мішки*. Кожний мішок має вхідний і вихідний отвори, через які вода надходить і після аналізу видаляється із них. Дно мішка має складчасту будову. Кількість складок може коливатися від двох до декількох сотень. Існує думка, що гострота нюху залежить від їх кількості і від мікробудови слизової оболонки нюхових мішків. Складки також забезпечують певну турбулентність води під час руху її через нюхові мішки.

Слизова оболонка нюхових мішків утворена *нюховим епітелієм*, який є периферійною частиною нюхового аналізатора і власною пластинкою (Рис. 1.76). До складу нюхового епітелію, який вкритий двома шарами слизу, входять чотири види клітин: нюхові, підтримувальні, базальні і слизові. Нюхові клітини – це видозмінені біполярні нервові клітини, які сприймають подразники. Підтримувальні клітини виконують опорну і трофічну функцію. Слизові клітини продукують слиз, а базальні – є камбіальними.

Нюхові мішки за допомогою нюхового нерва з'єднуються із нюховими цибулинами. За місцем розташування нюхових цибулин риби ділять на три типи: 1 – цибулини розташовані поблизу нюхових мішків (коропові); 2 – цибулини віддалені від нюхових мішків і розташовані на головному мозку риб

(більшість костистих, хрящові ганоїди); 3 – цибулини розташовані на однаковій відстані від нюхових мішків і переднього мозку риб (харацінідові риби). В цибулинах аксони нюхових клітин утворюють синапси із дендритами вторинних нюхових нейронів. Аксони останніх формують нюхові тракти, які у складі латерального і медіального пучків вступають у передній мозок.

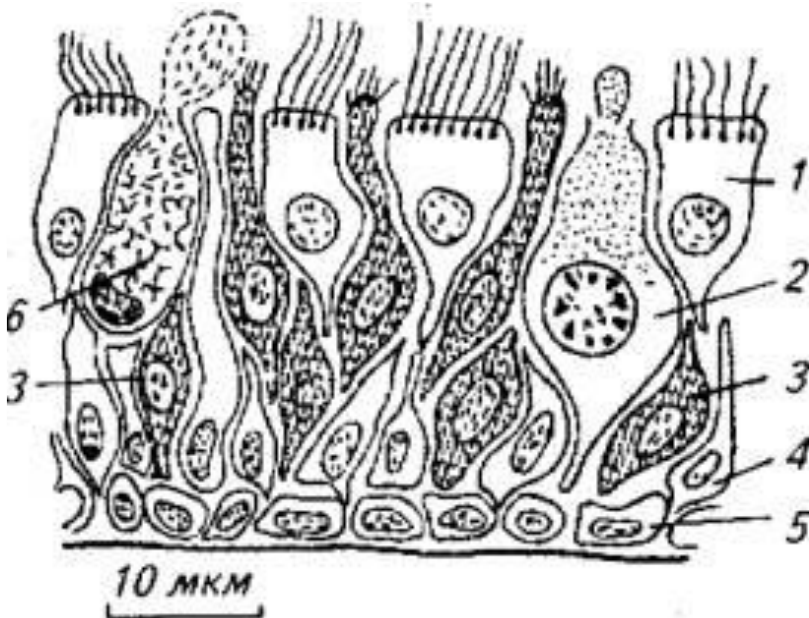


Рис. 1.76. Мікроструктура нюхового епітелію риби (схема): 1 і 3 – нюхові (рецепторні) клітини; 2 – велика слизова клітина; 4 і 5 – підтримувальні клітини; 6 – мала слизова клітина

Орган смаку представлений смаковими бруньками, які локалізовані в епітелії слизової оболонки ротової порожнини, глотки, на структурах зябер, вусиках і навіть на променях плавців і шкірі (Рис. 1.77). Сигнали смакових рецепторів передаються до довгастого мозку через кілька нервів (лицевий, язико-глотковий, блукаючий).

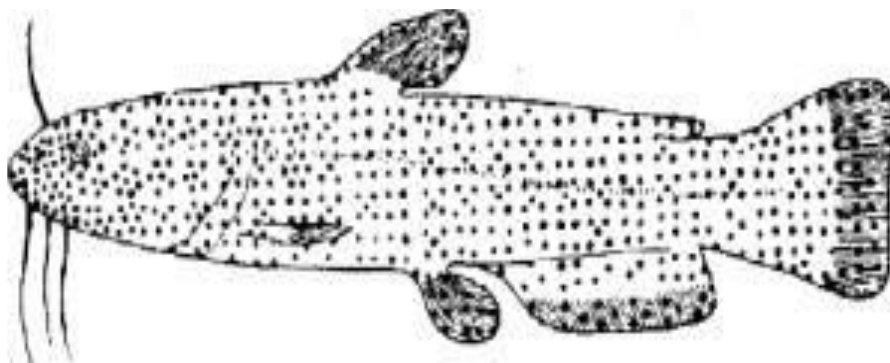


Рис. 1.77. Поверхнева топографія смакових бруньок (темні крапки) у силурід

Смакові бруньки мають овальну форму і зовні вкриті шаром слизу. Вони утворені епітеліоцитами чотирьох видів: чутливими, підтримувальними, секреторними і базальними, які знаходяться на базальній мембрані (Рис. 1.78). Чутливі клітини сприймають подразник, а функції інших такі як і в органі нюху.

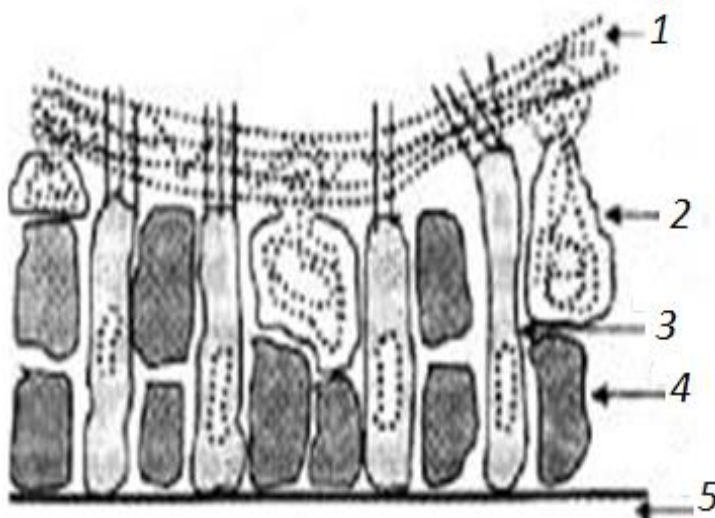


Рис. 1.78. Будова смакової бруньки риби (схема): 1 – шар слизу; 2 – секреторна (слизова) клітина; 3 – чутлива клітина; 4 – підтримувальна клітина; 5 – базальна мембрана

Бічну лінію відносять до сейсмоденситивних спеціалізованих шкірних органів. Вона сприймає зміну тиску течії води, вібрації низької частоти, інфразвукові коливання і електромагнітні поля. Завдяки сприйманню зміни тиску води риба виявляє поверхневі хвилі, течії і підводні рухливі (вороги, здобич) та нерухливі об'єкти (скали, рифи тощо). Бічна лінія представлена поздовжнім каналом, який занурений у шкіру і відкривається назовні отворами. У деяких видів риб (гальян) канал розташований відкрито на поверхні шкіри. Візуально бічна лінія помітна як темна або світла смуга на бічних поверхнях тіла, що простягається від голови до кінця хвоста. Її структура, зовнішня форма і місце розташування на тілі риб сильно різняться. У більшості риб є по одному каналу з кожного боку, а у деяких - до 5 і більше (терпуги). У одних видів риб вона дугоподібна, у інших - з одним або декількома горбками. Бічна лінія може бути повною – простягається по усій довжині тіла, або неповною і навіть бути відсутньою (кефаль, коропозубоподібні).

Найбільш просту будову бічна лінія має у круглоротих і личинок коропових. У них вона представлена чутливими епітеліальними клітинами (механорецепторами), які розташовані серед скупчень ектодермальних клітин на поверхні шкіри або в дрібних ямках. Основи чутливих клітин контактують з розгалуженнями блукаючого нерва, а на їх протилежних полюсах розташовані вирости цитоплазми (війки, волоски), що сприймають коливання води.

У більшості костистих риб канали бічної лінії заглиблені в шкіру і простягаються від основи хвоста до зябер та розгалужуються в ділянці голови. Вони заповнені слизом і відкриваються назовні через отвори (пори) в лусці, яка розташована над ними (Рис. 1.79).

На дні каналу містяться групи чутливих епітеліоцитів з війками. Кожна така група чутливих клітин разом з нервовими

волокнами, що контактують з ними, утворює – невромаст (чутливу бруньку). У багатьох видів риб невромаст вкритий драглистим виступом (купула), куди впинаються війки чутливих клітин. Купули легко вібрують за дії течії води і війки чутливих клітин відчують її тиск. При цьому в чутливих клітинах виникають нервові імпульси різної частоти, які передаються нервами до довгастого мозку.

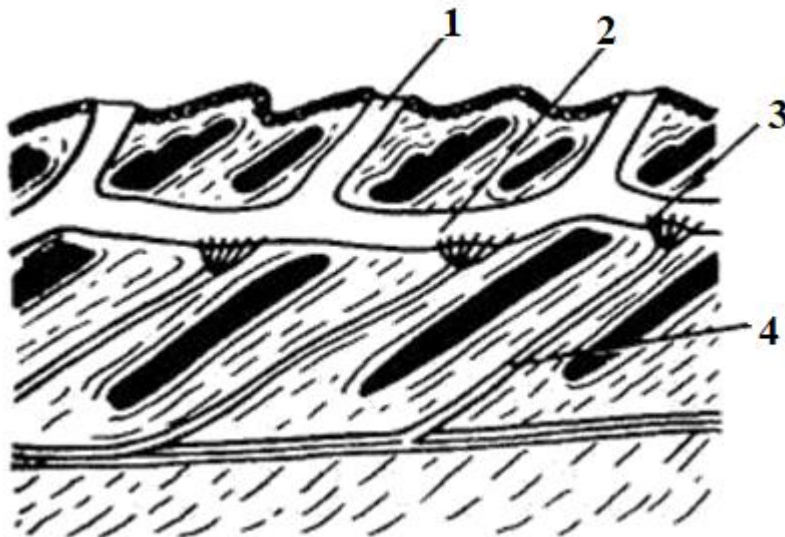


Рис. 1.79. Бічна лінія костистої риби (за Кузнецовим, Черновим, 1972): 1 – отвір бічної лінії в лусці; 2 – поздовжній канал бічної лінії; 3 – чутливі клітини; 4 – нерви

Бічна лінія окрім чутливих клітин містить ампулярні і ампулярноподібні клітини, які виконують електрорецепторні функції.

Орган дотику представлений скупченнями чутливих епітеліальних клітин, які контактують з нервовими закінченнями і чутливими нервовими закінченнями чутливих нейронів. Він локалізований переважно в шкірі і слизовій оболонці ротової порожнини та глотки, а в донних риб ще й на вусах і плавцях. Орган дотику сприймає подразники (фізичні,

хімічні, біологічні) із зовнішнього та внутрішнього середовищ організму риб. У відповідь на дію подразника в органі дотику генерується нервовий імпульс, який нервами передається до головного мозку.

Відчуття електричного поля притаманне багатьом видам риб — не тільки тим, які можуть самі генерувати електричні імпульси. Електричні сигнали сприймаються рибою за допомогою спеціальних ямкових органів, що розташовані на поверхні тіла. Ямкові органи заповнені желеподібною речовиною, яка проводить електричний струм та містять електрорецепторні клітини, що утворюють синапси з нейронами. Електрорецепторні клітини мають таку ж будову, що й чутливі клітини бічної лінії, однак у них відсутні війки.

Електричними рецепторами хрящових риб є ампули Лоренціні (ампуляторні органи). Вони розташовані в ділянці голови і представлені капсулами, які занурені в шкіру. Від капсул відходять трубочки, які відкриваються отворами на поверхню шкіри. Капсули заповнені желеподібною речовиною, на їх стінках розташовані чутливі клітини. До кожної капсули підходять нервові закінчення.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Назвіть органи чуття риб.
2. Орган зору. Будова очного яблука.
3. Назвіть додаткові органи органа зору.
4. Присінково-завитковий орган, особливості будови і функції.
5. Мікроструктура органів нюху і смаку.
6. Особливості будови і функції бічної лінії риб.

Тема 1.4. Основи морфології ракоподібних

До складу класу Ракоподібні у Світі входять понад 70 000 видів, а в Україні – понад 800. Усі вони мають ознаки, які характерні тваринам типу «Членистоногі» до якого належить цей клас. Для них також властиві особливості будови і фізіології, що зумовлені способом їх життя. Багато видів ракоподібних є основою харчового ланцюга для хребетних тварин. Частину з них використовують для харчування людей. Найбільш вживаними серед них є креветки, краби, омари, лангусти і раки. Особливості будови їх тіла описані на прикладі річкового рака.

1.4.1. Зовнішня будова річкового рака

Тіло річкового рака має двобічну симетрію і ззовні вкрите хітиною кутикулою, яка формує своєрідний панцир. У тілі виділяють три відділи: голову, груди і черевце (Рис. 1.80). У ракоподібних перші два відділи зростаються і формують головогруді. Власне грудний і черевцевий відділи тіла сегментовані.

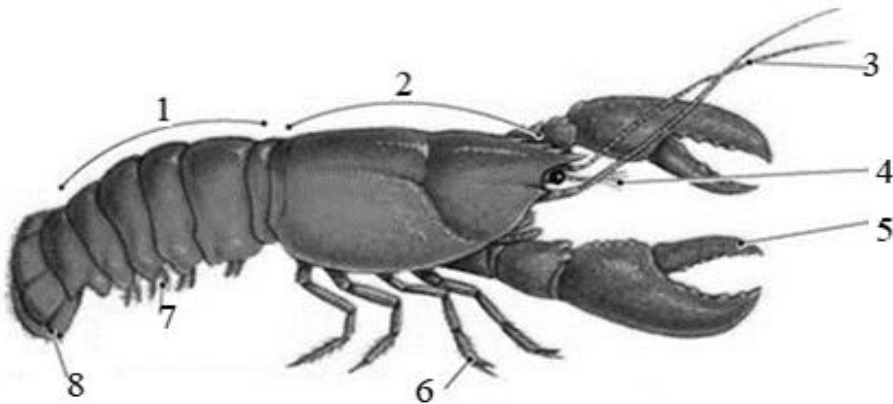


Рис. 1.80. Зовнішня будова річкового рака: 1 – черевце; 2 – головогруді; 3 – довгі і 4 – короткі вусики; 5 – клешня; 6 – ходильні кінцівки; 7 – черевцеві кінцівки; 8 – хвостовий плавець

Джерело: Р.Г. Прокопюк (2020).

У грудному відділі є вісім сегментів, а в черевцевому – шість. До кожного сегменту приєднана пара кінцівок. Остання пара черевцевих кінцівок, разом з анальною пластинкою, якою закінчується черевце, утворюють вієлоподібний хвостовий плавець. На передньому кінці тіла рака (ділянка голови) розташовані по одній парі довгих і коротких вусиків (антен) та на рухливих стебельцях пара очей.

Зовнішній покрив тіла рака, як відмічено вище, представлений хітиною кутикулою, яка є зовнішнім скелетом цих тварин. Він виконує опорну функцію апарата руху і захисну функцію. Ступінь запанування хітинового покриву неоднакова в різних ділянках тіла. В ділянці головогрудей він значний і формує своєрідний щит – карапакс, що вкриває головогруді зверху і з боків. На зовнішній поверхні карапакса помітний поперечний шов, що відділяє голову від грудей. На передньому кінці карапакс має виступ – роstrum. Хітиновий покрив сегментів черевця і нижньої поверхні грудних сегментів менш запанований і представлений щитками, які з'єднані м'якими мембранами. У хітиновому покриві є пігменти, які надають йому певного кольору. У річкового рака від бурозелений.

Кінцівки рака членисті, частина з них двогіллясті. Їх поділяють на грудні та черевцеві. Грудних кінцівок вісім пар. Перші три пари двогіллясті і входять до складу ротового апарату (ногощелепи). Інші п'ять пар одногіллясті, їх називають ходильними. Перша пара ходильних кінцівок сильно розвинена і має клешні. Біля основ ходильних кінцівок розташовані шкірні зябра. Черевцевих кінцівок шість пар. У самців перші дві пари трубчасті, утворюють копуляційний орган. Інші пари двогіллясті, їх називають плавальними. У самок черевцеві кінцівки слугують для вирощування потомства. Хвостовий плавець бере участь у забезпеченні руху раків. При скороченні

м'язів черевця він разом з ним підгинається вниз, що забезпечує плавання раків заднім кінцем тіла вперед.

1.4.2. Внутрішня будова річкового рака

М'язова система річкового рака утворена поперечно-посмугованою м'язовою тканиною. Вона представлена пучками м'язових волокон, які формують м'язи черевця, головогрудей і кінцівок. Специфічних назв ці м'язи не мають, їх пучки починаються на стінці одного сегмента або членика і закінчуються на стінці сусіднього. Скорочення м'язів забезпечує рухливість сегментів і кінцівок тіла рака. Серед м'язів найкраще розвинені м'язи черевця.

Апарат травлення представлений травною трубкою, яка починається ротовим отвором і закінчується анальним. У ній виділяють рот, глотку, передню, середню і задню кишки. До складу апарату травлення входить також гепатопанкреас.

Ротовий отвір знаходиться знизу голови і оточений ротовим апаратом, який захоплює їжу, розриває її на шматочки і спрямовує у глотку. До його складу входять три пари ногощелеп, дві пари нижніх щелеп і пара верхніх щелеп. З глотки їжа потрапляє у стравохід, а з нього у шлунок (складові передньої кишки). Внутрішня поверхня цих органів вкрита хітиновою кутикулою.

Шлунок розташований у передній частині порожнини тіла (Рис. 1.81). Він має передню (кардіальну, жувальну) і задню (пілоричну, фільтрувальну) камери. У передній камері хітинова кутикула формує три пластинки, які при скороченні стінки шлунка перетирають їжу. Хітинова кутикула задньої камери утворює сіткоподібні структури, які забезпечують фільтрацію їжі. Профільтрована їжа надходить у коротку (середню) кишку, внутрішня поверхня якої немає хітинової кутикули. У середню кишку відкривається протока гепатопанкреаса, яка розташована над нею. У цій кишці відбувається процес травлення їжі за дії

ферментів травних соків гепатопанкреаса і всмоктування поживних речовин. Неперетравні рештки їжі переміщуються у задню кишку, внутрішня поверхня якої вкрита хітиною кутикулою. Кишка знаходиться у верхній частині черевця (над його м'язами) і закінчується анальним отвором, який розташований на анальній пластинці.

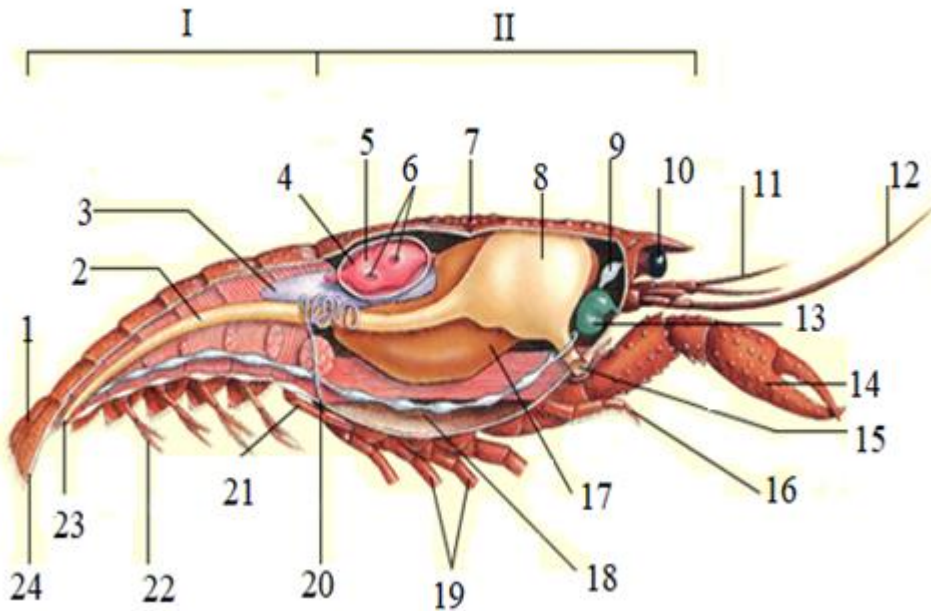


Рис. 1.81. Внутрішня будова рака: I – черевце. II – головогруди. 1 – остання пара черевцевих кінцівок; 2 – кишечник; 3 – сім'яник; 4 – навколосерцева сумка; 5 – серце; 6 – отвори; 7 – щит; 8 – шлунок; 9 – надглоткові нервові вузли; 10 – око; 11 – короткі вусики; 12 – довгі вусики; 13 – зелена залоза; 14 – клешня; 15 – ротовий отвір; 16 – ногощелепа; 17 – гепатопанкреас; 18 – черевцевий нервовий ланцюжок; 19 – ходильні кінцівки; 20 – сім'япровід; 21 – копуляційний орган; 22 – плавальна кінцівка; 23 – анус; 24 – анальна пластинка
Джерело: І.Ю. Бортівий (2021).

Гепатопакреас розташований між серцем і середньою кишкою. Він має дві лопаті. У ньому продукується травний сік з ферментами, який протокою потрапляє у середню кишку. У гепатопанкреасі може відбуватися травлення їжі і всмоктування поживних речовин.

Апарат дихання забезпечує газообмін. Він представлений парними шкірними зябрами (Рис. 1.81), які є виростами основ ходильних кінцівок. Зябра мають пір'ясту або пластинчасту форму і вкриті ніжною кутикулою. Через стінку кутикули і стінку кровоносних судин зябер відбувається газообмін між водою і гемолімфою. З води у гемолімфу надходить Оксиген, а з неї у воду – вуглекислий газ. Зябра розташовані у зябровій порожнині, яка знаходиться між карапаксом і власне грудним відділом. У порожнину постійно надходить вода, омиває зябра і витікає з неї.

Органи виділення розташовані у передній частині головогрудей. До них належать пара зелених залоз та їх протоки. Залози мають вигляд пухирців зеленого кольору. Вони забезпечують виведення з організму раків шкідливих для них продуктів обміну речовин. Вивідні протоки залоз відкриваються біля основи довгих вусиків.

Статеві органи самців представлені непарним сім'яником, парними сім'япроводами і копуляційним органом, а самок – непарним яєчником і парними яйцепровадами. Сім'яник і яєчник розташовані у задній частині порожнини головогрудей. У них відбувається розвиток статевих клітин. Яйцепроводи відкриваються отворами на нижньо-бічній поверхні шостого грудного сегменту, біля основи третьої пари ходильних кінцівок, а сім'япроводи – на восьмому сегменті, біля основи п'ятої пари ходильних кінцівок. Копуляційний орган порожнистий і є видозміною перших двох пар черевцевих кінцівок.

Кровоносна система незамкнута. До її складу входять серце і кровоносні судини, у яких тече гемолімфа. Остання переважно безбарвна, а в окремих видів ракоподібних може мати синюватий або червоний колір. Серце розташоване у верхній частині порожнини головогрудей (Рис. 1.81) і міститься в навколосерцевій сумці (осерді, перикарді). Воно мішкоподібне (п'ятикутне) і має три пари отворів з клапанами. Кожна пара отворів відкривається у камери серця, які також мають клапани. При скороченні стінки серця клапани закривають отвори і відкривають камери. При цьому, збагачена Оксигеном і поживними речовинами гемолімфа виштовхується у кровоносні судини. Від серця відходить декілька судин до передньої та задньої ділянок тіла, де вони галузяться на більш дрібні і відкриваються у порожнину головогрудей. В останій, гемолімфа омиває органи розташовані в ній, збагачуючи їх Оксигеном і поживними речовинами та відводить від них продукти обміну речовин. З порожнини тіла гемолімфа проникає у приносні зяброві судини. У зябрах вона звільняється від вуглекислого газу і збагачується Оксигеном. Від зябер гемолімфа відтікає виносними зябровими кровоносними судинами, які впадають у порожнину (синус) навколосерцевої сумки, а з неї – через отвори у серце.

Нервова система представлена нервовими вузлами і нервами, які відходять від них (Рис. 1.81). Нервові вузли розташовані у вигляді кільця навколо глотки і в черевцевому нервовому ланцюжку. Нерви, які відходять від вузлів навколо глоткового кільця іннервують органи передньої частини головогрудей. Усі інші складові тіла раку іннервують нерви нервових вузлів черевцевого ланцюжка.

Органи чуття. За допомогою цих органів організм раків сприймає інформацію із зовнішнього середовища. До їх складу входять органи зору, рівноваги, дотику, нюху і смаку. Їх сприймаючими інформацію елементами є спеціалізовані

чутливі клітини, які контактують з нервовими закінченнями (органи дотику, смаку, рівноваги) або видозмінені нервові клітини (органи зору і нюху). Орган зору представлений парою очей, які розташовані на довгих стебельцях голови. Очі складні, кожне із них утворене 3000 очками. Такі очі забезпечують мозаїчний зір. Орган рівноваги утворений впинанням хітинової кутикули біля основи коротких вусиків, у якому є чутливі клітини. У впинання з води потрапляють частинки ґрунту, які при зміні положення тіла подразнюють чутливі клітини. Орган дотику розміщений на довгих вусиках, орган нюху – на коротких вусиках, а орган смаку – на ногощелепах.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. До якого типу тварин відносять ракоподібні?
2. Назвіть ракоподібні, які використовують для харчування людей.
3. Які відділи тіла є у ракоподібних?
4. Чим вкрите тіло ракоподібних?
5. Які особливості зовнішнього покриву ракоподібних у ділянці головогрудей?
6. Скільки сегментів мають головогруді і черевце річкового рака?
7. Які є кінцівки у річкового рака?
8. Що знаходиться у ділянці голови річкового рака?
9. Чим представлений ротовий апарат річкового рака?
10. Назвіть складові органів травлення річкового рака.
11. Охарактеризуйте органи дихання річкового рака.
12. Особливості органів виділення річкового рака.
13. Статеві органи річкового рака.
14. Охарактеризуйте нервову систему річкового рака.
15. Назвіть органи чуття річкового рака. Де вони розташовані.

Тема 1.5. Основи морфології молюсків

Тип молюски об'єднує біля 130 000 видів, які живуть у воді і на суші. Вони мають м'яке і несегментоване тіло, яке в більшості видів захищене черепашкою (мушлею). В частини молюсків у тілі виділяють голову, тулуб і ногу. Для харчування людей використовують окремі види молюсків, які належать до класів Двостулкові (устриці, мідії, морський гребінець) і Головоногі (кальмари, каракатиці, восьминоги). Особливості їх будови у двостулкових описані на прикладі устриці, а головоногих – на прикладі кальмара.

1.5.1. Зовнішня будова устриць

Устриці мають округлу або овально-клиноподібну форму і сплюснені з боків. Їх тіло утворене тільки тулубом, який знаходиться у черепашці (зовнішній скелет). Черепашка має дві несиметричні стулки з нерівною поверхнею, які на спинній поверхні з'єднані еластичною зв'язкою. Закривається черепашка м'язом-замикачем, який прикріплюється до внутрішньої поверхні протилежних стулок. Він утворений гладкою м'язовою тканиною. Ліва стулка (нижня) опукла, а права (верхня) плоска. У зв'язку з відсутністю ноги, устриці не здатні самотійно рухатись. Вони осідають на дно водойми і з'єднуються нижньою стулкою, у якій розташоване їх тіло, з субстратом (камінцями) або раковинами інших молюсків.

Тулуб устриць вкриває шкірна складка – мантия, яка на спинній поверхні зростається з ним. Між нею і тулубом знаходиться мантийна порожнина. В задній ділянці складки мантиї утворюють два трубчасті сифони: верхній вивідний і нижній – ввідний. Через ввідний сифон у мантийну порожнину надходить вода, яка видаляється з неї вивідним сифоном. У мантийній порожнині розташовані зябра, в неї також відкриваються ротовий і анальний отвори та протоки статевих органів і органів виділення.

1.5.2. Внутрішня будова устриць (Рис. 1.82)

Апарат травлення. До його складу входять ротовий отвір, стравохід, шлунок, передня і задня кишки та гепатопанкреас.

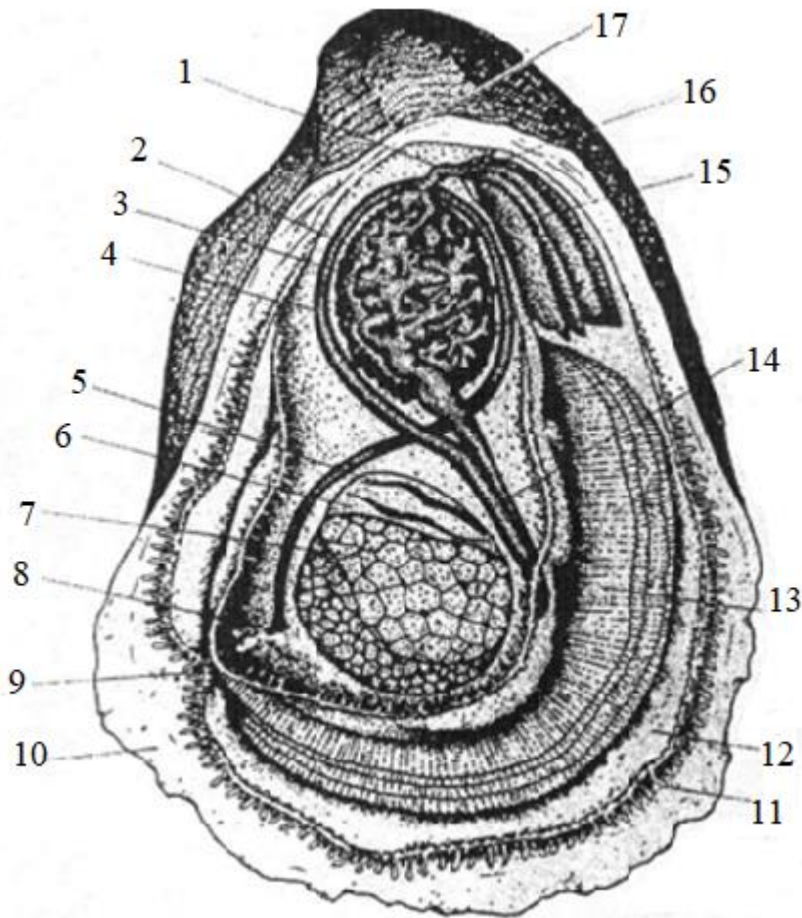


Рис. 1.82. Внутрішня будова устриці: 1 – стравохід; 2 – гепатопанкреас; 3 – шлунок; 4 – кишечник; 5 – серце; 6 – навколосерцева сумка; 7 – м'яз-замикач; 8 – анус; 9 – з'єднання мантії і зябер; 10 – черепашка; 11 – бахрома; 12 – край мантії; 13 – зябра; 14 – кишка; 15 – ротові лопаті; 16 – рот; 17 – зв'язка.

Для устриць характерний фільтраційний спосіб харчування. Через ввідний сифон у мантийну порожнину надходить вода з часточками їжі (найпростіші, одноклітинні водорості, частинки відмерлих рослин). Колюваннями війок війчастого (миготливого) епітелію, який вкриває внутрішню поверхню мантиї, поверхні зябер і ротових лопатей, вода з їжею спрямовується в ділянку ротового отвору, який оточений чотирма ротовими лопатями трикутної форми. За їх участі їжа відфільтровується з води і потрапляє до ротового отвору, а з нього в стравохід, який відкривається в шлунок. Шлунок однокамерний, оточений великою травною залозою (гепатопанкреас) темного кольору, яка має дві лопаті. Протоки залози відкриваються в шлунок, у якому за дії ферментів її соку відбувається травлення їжі. У сліпому вирості шлунка знаходиться кристалічне стебельце, яке перемішує його вміст і розчиняється в ньому. Його ферменти також беруть участь у травленні.

Із шлунка вмістиме надходить у кишечник, в якому продовжується травлення і відбувається всмоктування поживних речовин у гемолімфу. Задній відділ кишечника закінчується анальним отвором, через який екскременти потрапляють у мантийну порожнину, а з неї через вивідний сифон в оточуюче середовище.

Апарат дихання представлений зябрами, які розташовані в мантийній порожнині і своїми основами з'єднані з мантиєю і тулубом. Вони мають складчастий вигляд, пластинчасту будову і утворені волокнистою сполучною та м'язовою тканинами з кровоносними судинами і нервовими закінченнями. Зовні вони вкриті війчастим епітелієм. Зябра мають приносні і виносні кровоносні судини. Крім функції газообміну, вони берть участь у фільтрації частинок їжі та їх спрямування до ротового отвору.

Органи виділення складаються з пари трубчастих нирок, які мають мішкоподібну форму. В нирках є два отвори. Одним

вони з'єднані з порожниною навколосерцевої сумки, а іншим – з мантийною порожниною.

Статева система. Більшість видів устриць роздільностатеві, а частина гермафродити зі зміною статті. Роздільностатеві устриці мають парні статеві залози (сім'яник, яєчник) і вивідні протоки (сім'япровід, яйцепровід), які відкриваються у мантийну порожнину.

Кровоносна система не замкнена. До її складу входять серце і кровоносні судини, у яких знаходиться безколірна гемолімфа. Серце розташоване у навколосерцевій сумці (перикардії) і має дві камери: передсердя і шлуночок. Від шлуночка відходить артеріальний стовбур, який поділяється на декілька артерій, що галузяться у стінці тулуба і відкриваються у лакун, які містяться у волокнистій сполучній тканині між нутрощами. Із лакун гемолімфа надходить у велику венозну лакуну з якої починаються приносні зяброві кровоносні судини. Ними гемолімфа надходить до зябер. В останніх вона звільняється від вуглекислого газу, збагачується Оксигеном і виносними зябровими судинами надходить до передсердя.

Нервова система утворена нервовими вузлами і нервами. Нервових вузлів є дві пари: головні і нутрощеві. Головні вузли розташовані біля стравоходу, а нутрощеві – на нижній поверхні м'яза-замикача. Від вузлів відходять нерви, які закінчуються в органах.

Органи чуття устриць, у зв'язку з нерухливим способом життя, розвинені слабо. Вони представлені чутливими клітинами мантиї, які сприймають подразнення зовнішнього середовища і передають їх до нервових закінчень.

1.5.3. Зовнішня будова кальмарів

Тіло кальмара має двобічну симетрію, торпедоподібну (веретеноподібну) форму із загостреним заднім кінцем. У ньому виділяють голову і тулуб, між якими є перехват. На

голові розташовані 8 коротких і 2 довгих щупалець з присосками і крючками, які обмежують ротовий отвір та пара очей. Довгі щупальці закінчуються розширеннями (Рис. 1.83).

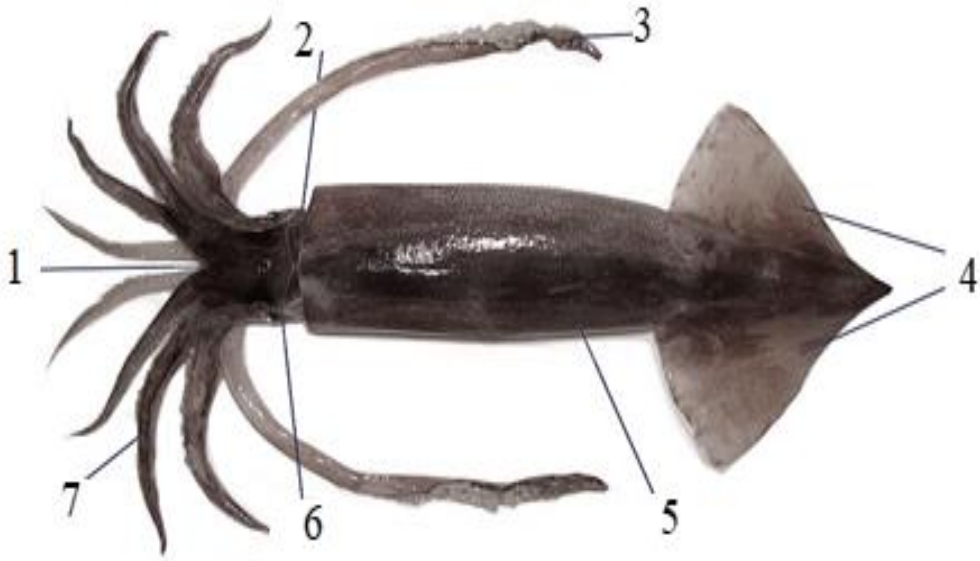


Рис. 1.83. Зовнішня будова кальмара: 1 – ротовий отвір; 2 – перехват; 3 – довге щупальце; 4 – плавці; 5 – тулуб; 6 – голова; 7 – коротке щупальце

Джерело: Каханбор (2022).

Зовні тулуб оточує мантия, яка утворює його основу. Вона вкрита епітелієм, під яким розташована волокниста сполучна тканина і сильно розвинений м'язовий шар. У товщі тканин верхньої поверхні мантиї знаходиться рудимент раковини – безбарвна хітинова пластинка. На нижній поверхні передньої частини мантиї знаходиться широка щілина, якою її порожнина з'єднана з оточуючим середовищем. У щілину виступає лійка – шкірна трубка, яка є своєрідним сифоном, що забезпечує рух кальмара. Отвір лійки, який спрямований у мантийну порожнину широкий, а протилежний – вузький. Коли мантийна порожнина заповнюється водою, щілина закривається і

внаслідок скорочення м'язів мантиї вона під значним тиском виштовхується з неї через лійку – реактивний рух. При цьому кальмар рухається заднім кінцем вперед. Його руху сприяють також щупальці та плавці. Останні є виростами мантиї, які розташовані на бічних поверхнях задньої частини тулуба, мають переважно трикутну форму і є своєрідними рулями. Колір кальмарів неоднорідний і залежить від їх стану. Він може бути білим, сірим, коричневим, червоним тощо.

1.5.4. Внутрішня будова кальмара (Рис. 1.84)

Внутрішній скелет. У представників класу Головоногі моллюски, до якого належать кальмари є елементи внутрішнього скелету. Вони представлені хрящами, які утворюють черепну коробку, в якій знаходяться нервовий центр, камери для органів зору і рівноваги. До черепної коробки прикріплюються м'язи голови. Хрящі також містяться в основі щупалець і плавців, виконують для них опорну функцію.

Апарат травлення представлений травною трубкою, у якій виділяють рот, глотку, стравохід, шлунок і кишечник. До його складу також входять слинні залози, підшлункова залоза і печінка. Ротовий отвір, як відмічено вище, оточений м'язистими щупальцями. Довгими щупальцями кальмари захоплюють здобич і спрямовують її до ротового отвору, а короткими – утримують її. Двома міцними щелепами, які утворені рогоподібною речовиною і за формою подібні клюву папуги, крупна здобич розкушується на шматки і за допомогою язика з терткою глотки переміщується у довгий стравохід. У порожнину глотки відкриваються протоки слинних залоз. Дрібну здобич кальмари ковтають цілою. Стравохід відкривається у шлунок, який розташований у задньо-верхній частині мантийної порожнини. Шлунок об'ємний і має сліпий придаток. У ньому, за дії травного соку підшлункової залози, їжа розм'якшується і переміщується у

спіралеподібний сліпий придаток. В останній відкриваються протоки печінки. Під впливом ферментів секрету печінки у ньому відбувається травлення вмістимого і всмоктування поживних речовин. Із спірального придатка вмістиме потрапляє у тонку і задню (пряму) кишки. У тонкій кишці продовжується всмоктування поживних речовин. Неперетравні рештки їжі через анальний отвір, яким закінчується задня кишка, потрапляє у мантийну порожнину.

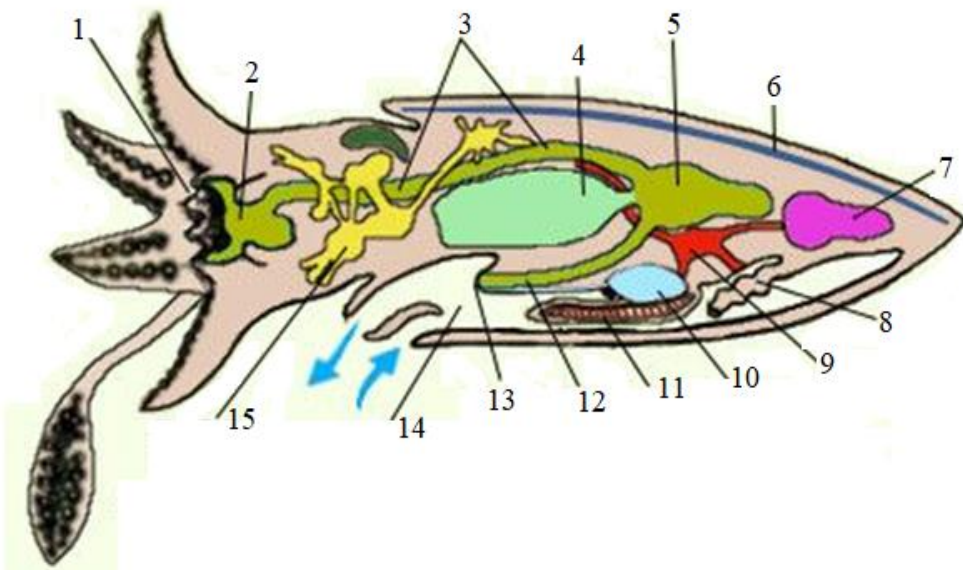


Рис. 1.84. Внутрішня будова кальмара: 1 – щелепи; 2 – ротовий отвір; 3 – стравохід; 4 – печінка; 5 – шлунок; 6 – хітинова пластинка; 7 – яєчник; 8 – яйцепровід; 9 – серце; 10 – нирка; 11 – зябра; 12 – кишка; 13 – анус; 14 – мантийна порожнина; 15 – нервові вузли. Стрілками показаний напрямок течії води.

Джерело: Головоногі молюски (2024).

Підшлункова залоза має гроноподібний вигляд і є дивертикулом стінки протоки печінки. Печінка кальмарів велика, бурого або червоного кольору, має дві лопаті,

розташована перед шлунком. У ній продукується секрет і накопичуються жири і глікоген.

Чорнильна залоза властива головоногим молюскам, має грушоподібну форму і є випинанням верхньої стінки кінцевої ділянки задньої кишки. У ній виділяють залозисту частину і резервуар. Залоза продукує пастоподібний секрет, який містить пігмент – меланін. При загрозі нападу ворогів секрет виділяється через анальний отвір у мантийну порожнину, а з неї у навколишнє середовище і маскує місце знаходження кальмара.

Органи дихання представлені парними зябрами, які розташовані вздовж бічних стінок мантийної порожнини. Вони мають двобічнопир'ясту будову і не вкриті війками. Біля їх основи розташовані зяброві (венозні) серця.

Органи виділення не мають вивідних проток і представлені мішкоподібними парними нирками. Їх видільні отвори відкриваються у мантийну порожнину.

Статева система. Кальмари є різностатевими тваринами. Статеві органи самок представлені непарним яєчником і яйцепроводом, який може бути парним. Яйцепровід відкривається у мантийну порожнину. У самців до їх складу входять непарний сім'яник, сім'япровід (може бути парним) і додаткові статеві залози. Сім'япровід закінчується сперматофорним мішком, який відкривається у мантийну порожнину потовщенням – пенісом.

Кровоносна система кальмарів замкнута. До її складу входять системне (головне) серце, два зяброві серця і кровоносні судини, які заповнені гемолімфою блакитного кольору. Системне серце має два передсердя і шлуночок. Із шлуночка беруть початок передня і задня аорти. Перша прямує у передню частину тіла, а друга – в задню. Аортами тече збагачена Оксигеном і поживними речовинами гемолімфа. Вони галузяться на артерії, а останні на капіляри. Через стінку

капілярів відбувається обмін речовин між гемолімфою і тканинами. Капіляри дають початок дрібним венозним судинам, вони з'єднуються і утворюють передню та задню вени, які відкриваються у зяброві серця. Останні скорочуються і проштовхують гемолімфу у приносні зяброві судини, якими вона надходить у зябра і збагачується Оксигеном. Від зябер гемолімфа відтікає виносними зябровими судинами, які відкриваються у передсердя серця.

Нервова система добре розвинена. Вона сформована нервовим центром і нервами. Нервовий центр утворений скупченням навкологлоткових нервових вузлів і знаходиться у хрящовій коробці. Він має вигляд пухира, що оточений поясною зоною, через яку проходить стравохід. У пухирі аналізується інформація, яка надходить від органів чуття, а поясна зона відповідає за координацію рухів. Нерви відходять від нервового центру і прямують до органів, а від органів чуття вступають у нього.

Органи чуття також добре розвинені. Їх основу утворюють чутливі клітини, які спеціалізовані на сприйнятті специфічних подразників оточуючого середовища. Орган зору (пара очей) і орган рівноваги (пара статистів) містяться у заглибинах хрящової коробки, у якій знаходиться нервовий центр. Орган нюху і смаку локалізовані у щупальцях. Орган дотику знаходиться у зовнішньому покриві тіла кальмарів.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Чим вкрите тіло устриці?
2. Як закриваються стулки черепашки устриці?
3. Чим представлено тіло устриці?
4. Де знаходиться мантійна порожнина?
5. Які сифони має устриця?
6. Що входить до складу апарату травлення устриці?

7. Як харчується устриця?
8. Чим представлені органи дихання устриці?
9. Назвіть органи виділення устриці.
10. Статеві органи устриці.
11. Яка кровоносна система в устриці?
12. Скільки камер має серце устриці?
13. Чим утворена нервова система устриці?
14. Що виділяють у тілі кальмара?
15. Що знаходиться в ділянці голови кальмара?
16. Чим закінчується тулуб кальмара?
17. Назвіть елементи внутрішнього скелету кальмара.
18. Що входить до складу апарату травлення кальмара?
19. Як харчується кальмар?
20. Який вигляд має печінка кальмара?
21. Де розташована чорнильна залоза кальмара?
22. Чим представлені органи виділення кальмара?
23. Яка кровоносна система у кальмара?
24. Які камери має серце кальмара?
25. Чим представлена нервова система кальмара?
26. Назвіть органи чуття кальмара.

РОЗДІЛ II. МАТЕРІАЛЬНЕ ЗАБЕЗПЕЧЕННЯ ГІСТОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

Для успішного проведення гістологічних досліджень м'яса риби і безхребетних морепродуктів необхідне матеріальне забезпечення. Останнє включає засоби вимірювальної техніки, обладнання, матеріали, рективи і посуд.

Тема 2.1. Засоби вимірювальної техніки, обладнання, матеріали, рективи і посуд для гістологічних досліджень.

Основа мікроструктурного аналізу м'яса риби, рибних продуктів і морепродуктів базується на гістологічних методах досліджень, які проводяться у гістологічній лабораторії. Для проведення гістологічних досліджень необхідне спеціальне матеріальне забезпечення складові якого повинні відповідати вимогам ДСТУ або ГОСТів.

2.1.1. Засоби вимірювальної техніки

1. Ареометр для спирту з діапазоном вимірювання від 0 % до 100 % і ціною поділки його шкали 1,0 %.
2. Бюретки скляні, місткістю від 0,1 до 25 мл.
3. Ваги лабораторні 2-го класу точності з максимальною границею зважування 1,0 г, 20,0 г, 200,0 г і 1000,0 г.
4. Годинники піскові на 1 хв, 3 хв, 5 хв і 10 хв.
5. Колби скляні мірні місткістю 100, 200, 300 і 500 мл.
6. Лінійка.
7. Мензурки (стакани) мірні скляні місткістю 50, 100, 150, 200, 500 мл.
8. Піпетки скляні вимірювальні місткістю 1 і 10 см³.
9. Термометр ртутний скляний лабораторний з діапазоном вимірювання від 0°C до 100°C і ціною поділки 0,5°C.

10. Термометр спиртовий скляний лабораторний з діапазоном вимірювання від 0°C до 100°C і ціною поділки 1,0°C.
11. Циліндри скляні мірні місткістю від 1 до 100 мл.

2.1.2. Обладнання

1. Банки скляні місткістю 500–3000 мл.
2. Баня водяна, яка здатна підтримувати температуру 37°C.
3. Голки препарувальні.
4. Голки швацькі.
5. Колба скляна з притертою пробкою, місткістю 100 мл.
6. Колби скляні термохімічностійкі місткістю 100 та 250 мл.
7. Лійка скляна.
8. Мікроскоп біологічний світловий.
9. Мікротом санний або барабанний.
10. Мікротомні ножі.
11. Міксер (побутовий або скляний).
12. Ніж господарський.
13. Ножиці прямі, медичні.
14. Пензлик тонкий.
15. Прилад для заточування мікротомних ножів.
16. Скляні палички.
17. Склянка термостійка місткістю 250 мл.
18. Стаканчики скляні із накривками для зважування або бюкси.
19. Стекла накривні.
20. Стекла предметні.
21. Термостати лабораторні, які здатні підтримувати температуру 37–90°C.
22. Холодильник побутовий.
23. Циліндр скляний для аерометра.
24. Чашки Петрі скляні або пластикові.
25. Чашки циліндричні кристалізаційні.
26. Шафа витяжна.
27. Шафа сушильна.

2.1.3. Матеріали

1. Вата медична.
2. Ватман.
3. Віск бджолиний.
4. Марля медична.
5. Нитки білі бавовняні швацькі.
6. Олівці марки 2М або 4М.
7. Папір фільтрувальний.
8. Папір фотографічний.
9. Парафін.
10. Яйця курячі.

2.1.4. Реактиви

1. Аміак водний (NH_3).
2. Ацетон
3. Вода дистильована.
4. Галун алюмокалієвий.
5. Гематоксилін кристалічний.
6. Гліцерин дистильований.
7. Еозин водорозчинний.
8. Ефір медичний.
9. Камфора.
10. Карбол-ксилол
11. Карбонат кальцію.
12. Кислота оцтова льодяна
13. Кислота пікринова.
14. Кислота соляна, густиною 1,19 г/мл.
15. Ксилол.
16. Натрію гідроксид – стандарт – титр молярною концентрацією $c(\text{NaOH}) = 0,1 \text{ моль/дм}^3$.
17. Спирт етиловий ректифікований 96%.
18. Фенол.
19. Фенолфталеїн.

20. Формальдегід.
21. Фуксин кислий.
22. Хлорид заліза (III) 6-водний.
23. Хлороформ.

2.1.5. Підготовка посуду для гістологічних досліджень

Для проведення гістологічних досліджень використовують скляний посуд, який попередньо для цього готують. Посуд, який не був у вжитку миють у теплому мильному розчині, потім промивають дистильованою водою та сушать у сушильній шафі або термостаті.

Скляний посуд, який використовувався для гістологічних досліджень (був в ужитку) готують до повторних досліджень залежно від того, чим він був забруднений. Посуд у якому була водопровідна або дистильована вода, етиловий спирт миють у теплій мильній воді, споліскують у дистильованій воді і висушують. Посуд у якому було ущільнююче середовище (розчин желатину) видаляють із нього, потім миють етиловим спиртом, після дистильованою водою і висушують. Посуд, який використовувався для фіксації матеріалу формаліном, витримують впродовж однієї-двох діб у розчині наступного складу: біхромат калію – 100 г, концентрований розчин H_2SO_4 – 250 мл і звичайна вода – 750 мл. Після цього посуд миють звичайною водою, переносять у дистильовану воду і висушують.

Предметні стекла, які раніше не використовували, як і скляний посуд, миють у теплому мильному розчині, потім промивають дистильованою водою, висушують у термостаті або сушильній шафі і знежирюють у суміші етилового спирту та ефіру (1:1). У цій же суміші їх зберігають.

Перед використанням, стекла виймають із суміші пінцетом, не торкаючись до них пальцями руки, і висушують за

кімнатної температури. На одну із поверхонь скла наносять клейку речовину – суміш яєчного білка з гліцерином (2:1). Перед виготовленням суміші яєчний білок збивають до утворення піни і фільтрують через фільтрувальний папір, попередньо змочений дистильованою водою. Після виготовлення суміші, для попередження процесів гниття, до неї додають камфору (0,1 %). Скляною паличкою маленьку краплю суміші наносять на одну поверхню скла і ватним тампоном розтирають її та висушують над полум'ям пальника.

Тема 2.2. Правила готування реактивів і барвників для гістологічних досліджень

Для гістологічних досліджень використовують реактиви і барвники, які відповідають вимогам ДСТУ або ГОСТів і зберігались в умовах обумовлених ними. Більшість реактивів є шкідливими для здоров'я людини. У зв'язку з цим, при їх готуванні необхідно дотримуватись правил безпеки. Зазвичай їх, і розчини барвників готують для використання у витяжній шафі, у ній же їх зберігають.

2.2.1. Правила готування реактивів¹

2.2.1.1. Готування 1 % водного розчину соляної кислоти

У мірну колбу, місткістю 100 мл наливають 20 мл дистильованої води. Після цього, циліндром відміряють 1 мл соляної кислоти і доливають її у колбу з дистильованою водою. Розчин ретельно перемішують коловими рухами і додають до нього дистильовану воду до позначки 100.

¹ На ємностях з реактивами і фарбами приклеюють етикетки на яких пишуть назву реактиву або фарби і дату виготовлення.

2.2.1.2. Готування 10 % водного розчину формаліну

У мірну колбу з притертою пробкою місткістю 100 мл наливають 10 мл формаліну (концентрованого, формальдегід) і доливають до нього 90 мл дистильованої води.

2.2.1.3. Готування 20 % водного розчину формаліну

У мірну колбу з притертою пробкою місткістю 100 мл наливають 20 мл формаліну (концентрованого, формальдегід) і доливають до нього 80 мл дистильованої води.

2.2.1.4. Нейтралізація розчинів формаліну

Конічну колбу місткістю 250 мл наповнюють 100 мл приготовленого розчину формаліну і до нього піпеткою місткістю 1 мл добавляють 1 мл розчину фенолфталеїну масової концентрації 0,01 г/л. Останній готують у мірній колбі місткістю 100 мл в яку циліндром місткістю 50 мл наливають 30 мл 96 % етилового спирту і розчиняють у ньому 1 г фенолфталеїну. Суміш ретельно перемішують коловими рухами і додають до неї дистильовану воду до позначки. Нейтралізують суміш лужним розчином гідроксиду натрію молярної концентрації $c(\text{NaOH}) = 0,1$ моль/л. Його готують із стандарт-титру відповідно до рекомендацій виробника і додають до суміші краплями із бюретки, до появи світло-рожевого кольору. Якщо через декілька діб суміш втрачає цей колір тоді нейтралізацію повторюють.

2.2.1.5. Нейтралізація концентрованого формаліну (формальдегіду)

Дуже часто в гістологічній практиці для готування розчинів формаліну використовують нейтралізований концентрований формалін. Для його нейтралізації використовують карбонат кальцію (крейда), або магнію із

розрахунку 100 г на 1000 мл формаліну. Термін нейтралізації 24–48 годин. Перед готуванням розчинів формаліну нейтралізований концентрований формалін фільтрують.

2.2.1.6. Готування 1 % водного розчину фенолу (карбонової води)

У мірну колбу місткістю 100 мл вносять наважку фенолу масою 1г і додають дистильовану воду до позначки 100 і ретельно перемішують коловими рухами.

2.2.1.7. Готування розчинів етилового спирту

Перед приготуванням необхідно розчину визначають концентрацію етилового спирту на базі якого буде готуватись розчин. Це роблять за допомогою ареометра. Спирт наливають у скляний циліндр такого діаметра і висоти, щоб ареометр вільно занурювався в нього і не торкався стінок та дна циліндра. Витримують ареометр у спирті 2-3 хвилини і записують його показники. Вимірювання проводять паралельно два рази і вираховують середньоарифметичне значення з точністю до першого десяткового знаку.

Потім розраховують кількість спирту необхідного для приготування розчину спирту заданої концентрації.

Розрахунок проводять за формулою:

$$X = \frac{A \cdot B}{C}$$

X- кількість спирту на базі якого буде виготовлений розчин спирту необхідної концентрації;

A – кількість необхідного розчину спирту;

B – концентрація необхідного розчину спирту;

C – концентрація спирту (спиртового розчину) на базі якого готується необхідний розчин спирту.

Наприклад: необхідно приготувати на основі 96 % етилового спирту 100 мл 70 % спирту. Цифрові значення показників підставляємо у формулу і отримаємо розрахункову формулу.

$$X = \frac{100 \cdot 70}{96} = 72,92$$

Тобто, для приготування 100 мл 70 % розчину спирту необхідно взяти 72,92 мл 96 % спирту і додати до нього 27,08 мл дистильованої води.

2.2.1.8. Готування суміші хлороформ-парафін

Спочатку парафін плавлять у фарфоровій чашці місткістю 300 мл у термостаті за температури 55°C. Для надання більшої пластичності до нього додають 5% очищеного бджолиного воску. 100 мл розплавленого парафіну вносять у мірний циліндр місткістю 250 мл і додають до нього таку ж кількість хлороформу. Якщо в лабораторії хлороформу немає його можна замінити ксилолом. Зберігають суміш хлороформ-парафін у термостаті за температури 37°C упродовж трьох діб.

2.2.1.9. Готування 10 % водного розчину алюмокалієвих галунів

У стакан місткістю 500 мл вносять 40 г алюмокалієвих галунів і додають 400 мл дистильованої води. Для повного розчинення галунів розчин нагрівають на електричній плитці або водяній бані. Після охолодження приготований розчин фільтрують через відповідний папір. Якщо в лабораторії немає алюмокалієвих галунів їх можна замінити алюмоамонієвими.

2.2.1.10. Готування карбол-ксилолу

У стакан місткістю 100-150 мл вносять декілька (2-3) кристаликів фенолу і доливають ксилол до позначки 100.

2.2.1.11. Готування бальзаму

У стакан місткістю 50-100 мл поміщають бальзам і добавляють ксилол. Останній повинен тільки вкривати бальзам. Бальзам розчиняється у ксилолі за кімнатної температури декілька діб. Для прискорення цього процесу посуд з бальзамом переносять у термостат (37-40°C). Розчин доводять до консистенції рідкого меду додаванням до нього ксилолу або шляхом випаровування останнього.

2.2.2. Правила готування барвників (фарб)

2.2.2.1. Готування 10 % спиртового розчину гематоксиліну

У мірну колбу 100 мл наливають 50 мл 96 % етилового спирту і розчиняють у ньому 10 г гематоксиліну. Розчин ретельно перемішують коловими рухами і додають спирт до позначки 100.

2.2.2.2. Готування гематоксиліну Ерліха

У скляну банку місткістю 0,5 літра наливають 20 мл 10 % спиртового розчину гематоксиліну, 100 мл гліцерину, 80 мл 96 % етилового спирту, 100 мл дистильованої води, 10 мл льодяної оцтової кислоти і добавляють 3 г алюмокалієвого галуну.

Банку зав'язують марлею і ставлять її у світле місце для дозрівання розчину на строк від кількох тижнів до одного місяця. Після цього розчин фільтрують крізь фільтрувальний папір. Зберігають його за кімнатної температури впродовж 6 місяців.

Гематоксилін Ерліха фарбує ядра клітин міжклітинної речовини і м'язових волокон у синьо-фіолетовий колір.

2.2.2.3. Готування розчину гематоксиліну Бьомера

У стакан місткістю 500 мл поміщають 40 г простих алюмо-калієвих або алюмо-аміачних галунів і додають 400 мл дистильованої води. Для повного розчинення галунів розчин нагрівають. Після охолодження його фільтрують у скляну банку з широкою горловиною (0,5 л) і додають 20 мл 10 % спиртового розчину гематоксиліну. Горловину банки обв'язують марлею і залишають для дозрівання, яке триває два-три тижні. При цьому колір барвника стає темно-фіолетовим. Для попередження розвитку пліснявих грибів до нього додають декілька кристаликів тимолу або камфори. Перед фарбуванням розчин фільтрують. Термін фарбування зрізів у ньому 5–10 хв.

2.2.2.4. Готування розчину гематоксиліну Караці

У колбу або стакан місткістю 150-200 мл наливають 100 мл дистильованої води і розчиняють у ній 5 г калієвих галунів, 2–3 г кристалики йодноватистого калію і 0,1 г гематоксиліну. В розчин додають 25 мл гліцерину. Приготовлений розчин не потребує дозрівання. Перед використанням його фільтрують. Термін фарбування зрізів у ньому 5–20 хв.

2.2.2.5. Готування 1 % розчину кислого фуксину

У стакан місткістю 100 мл вносять 1 г кислого фуксину і додають до позначки 100 дистильовану воду.

2.2.2.6. Готування пікрофуксину

У стакан або колбу місткістю 150 мл наливають 100 мл дистильованої води і розчиняють у ній 1,2 г пікринової кислоти. До цього розчину додають 10 мл 1% водного розчину кислого фуксину. Пікрофуксин готують перед фарбуванням.

2.2.2.7. Готування гематоксиліну Вейгерта

Гематоксилін Вейгерта готують з двох розчинів: Вейгерта І і Вейгерта ІІ.

Розчин Вейгерта І готують перед фарбуванням. У стакан або колбу місткістю 100–200 мл вносять 1 г гематоксиліну і доливають до позначки 100 96% етиловий спирт.

Розчин Вейгерта ІІ готують так. У стакан або колбу місткістю 100–150 мл наливають 95 мл дистильованої води і додають 4 мл офіціального розчину півторахлористого заліза (50% розчин водного хлорного заліза) і 1 мл соляної кислоти. Цей розчин зберігається за кімнатної температури впродовж трьох-чотирьох місяців.

Перед використанням розчини змішують (1:1).

2.2.2.8. Готування 1 % водного розчину еозину

100 мл дистильованої води наливають у мірну колбу місткістю 200 мл і розчиняють у ній 1 г еозинату натрію. Розчин ретельно перемішують коловими рухами до повного розчинення еозину. При цьому він набуває темно-вишневого кольору. Розчин зберігають у щільно закритій банці за кімнатної температури не більше 6 місяців.

Еозин фарбує цитоплазму клітин, саркоплазму м'язових волокон і міжклітинну речовину в рожевий колір.

2.2.2.9. Готування 0,1 % водного розчину еозину

100 мл дистильованої води наливають у мірну колбу місткістю 200 мл і розчиняють у ній 0,1 г еозинату натрію. Розчин ретельно перемішують коловими рухами до повного розчинення еозину. При цьому він набуває темно-вишневого кольору. Розчин зберігають у щільно закритій банці за кімнатної температури не більше 6 місяців.

Еозин фарбує цитоплазму клітин, саркоплазму м'язових волокон і міжклітинну речовину в рожевий колір.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Яке обладнання необхідне для гістологічних досліджень?
2. Назвіть матеріали для гістологічних досліджень.
3. Які реактиви використовують для гістологічних досліджень?
4. Які барвники використовують для гістологічних досліджень?
5. Правила підготовки посуду для гістологічних досліджень.
6. Правила підготовки предметних стекол для гістологічних досліджень.
7. Правила підготовки реактивів для гістологічних досліджень.
8. Готування розчинів соляної кислоти і формаліну.
9. Готування розчинів етилового спирту і фенолу.
10. Нейтралізація формаліну.
11. Готування розчинів желатину і гліцерин-желатину.
12. Готування суміші хлороформ-парафін.
13. Готування карбол-ксилолу і бальзаму.
14. Правила підготовки барвників для гістологічних досліджень.
15. Готування розчинів гематоксиліну.
16. Що фарбує гематоксилін у клітині?
17. Готування розчину еозину.
18. Що фарбує еозин у клітині?
19. Готування пікрофуксину.
20. Готування розчинів судану.
21. Готування розчинів Люголя.
22. Що виявляє розчин Люголя?

РОЗДІЛ III. ТЕХНОЛОГІЯ ВИГОТОВЛЕННЯ ГІСТОПРЕПАРАТІВ З М'ЯСА РИБИ, РИБНИХ ПРОДУКТІВ І МОРЕПРОДУКТІВ

М'ясо риби і безхребетних морепродуктів має неоднаковий склад. До складу м'яса риби входять скелетні м'язи, кістки або хрящі. Основа скелетних м'язів утворена скелетною м'язовою тканиною у якій є пухка і щільна волокнисті сполучні тканини, кров, лімфа і відповідні судини та нервові волокна і закінчення. Залежно від кольору м'ясо риби може бути білим з різними відтінками і рожево-червоним. Основу м'яса ракоподібних морепродуктів формує поперечно-посмугована м'язова тканина, у якій міститься пухка волокниста сполучна тканина, гемолімфа та судини, нервові волокна і закінчення. М'ясо інших безхребетних морепродуктів утворює гладка м'язова тканина. У ньому також міститься пухка волокниста сполучна тканина, гемолімфа, судини, нервові волокна і закінчення.

Тема 3.1. Етапи виготовлення гістопрепаратів

Процес виготовлення гістопрепаратів включає низку послідовних етапів: відбір проб, фіксування відібраних проб, промивання фіксованих проб водою, зневоднення промитих проб, ущільнення проб парафіном, виготовлення із ущільнених проб зрізів, фарбування зрізів, заведення зрізів у бальзам.

3.1.1. Відбір проб

Відбір проб проводить уповноважений спеціаліст у присутності зацікавлених осіб (постачальника, виробника, одержувача). Відбирати від кожного об'єкта, дослідження необхідно дві проби. Одну пробу відправляють у гістологічну лабораторію, а другу (контрольну) поміщають у холодильник де зберігають її до закінчення дослідження. У випадку

невдалого дослідження, або сумнівного, контрольну пробу направляють для додаткового дослідження.

Від партії свіжої риби (риби сирця) або охолодженої із різних її місць відбирають 3 тушки (точкові проби). На середині кожної відібраної тушки риби гострим ножем вирізають ділянку шириною 3 см. Розрізають вздовж черевну стінку вирізаної ділянки тушки і видаляють з неї вміст. Відступивши на 3 см нижче від спинного плавця від ділянки вирізають її нижню частину. Від верхньої частини ділянки видаляють плавець і обидві її половини скальпелем відділяють від хребта. Таким чином, від однієї тушки одержують дві проби м'яса риби з шкірою, довжиною і шириною 3 см. Якщо шкіра риби вкрита лускою її обережно видаляють. Товщина проб залежить від товщини м'язового пласта, але вона повинна бути не більше 3 см. Точкові проби одержані з однієї тушки руби нумеруються одним номером. Одна з них, як відмічено вище, буде направлена в лабораторію, а друга – зберігається в холодильнику за температури від 0 до +5⁰ до закінчення дослідження.

Від партії замороженої, солоної, копченої, в'яленої, сухої, консервованої риби та замороженого м'яса риби, баликів та морепродуктів проби відбирають залежно від кількості тар продукції (Табл. 3.1).

З різних місць кожної тари відбирають три риби з яких вирізають проби, як описано вище. Заморожену рибу перед відбором проб розморожують. Якщо риба розібрана в ній вирізають ділянку для виготовлення проби, починаючи з поверхні відділення голови. Цю частину ділянки використовують при виділенні проби.

Для виготовлення проб рибних баликів із різних місць кожної тари їх відбирають три одиниці. З кожного балика вирізають пробу довжиною, шириною і товщиною 3 см.

**Таблиця 3.1. Вибір проб залежно від кількості тар
продукції в партії**

Кількість тар продукції в партії	Із кількох тар відбирають проби
2 – 150	2
151 – 280	3
281 – 500	4
501 – 1200	5
1201 – 3200	7
3201 – 10000	10
10001 – 35000	15
>350001	20

М'ясо риби і морепродуктів заморожують переважно у вигляді блоків. З кожного блока, після розмороження його поверхневого шару, вирізають по його діагоналі три шматочки (по одному з кінців діагоналі та один з її середини). Після повного розморожування шматочків із них вирізають проби довжиною, шириною і товщиною 3 см.

Для виготовлення більшості рибних продуктів використовують фарш різного ступеня подрібнення. Він може бути свіжим і замороженим. Проби з свіжого фаршу, які використовують для виготовлення ковбас, котлет, шніцелів, зразів, пельменів тощо, відбирають залежно від кількості його одиниць упаковок в партії (див. вище). З кожної упаковки руками формують м'ясну кульку масою 5 г, яку ущільнюють, поміщаючи її в марлевий мішечок. Якщо фарш був заморожений, так його попередньо розморожують за кімнатної температури. Таким же чином відбирають проби із заморожених напівфабрикатів (котлети, зрази, пельмені тощо). Після розморожування пельменів із них видаляють тісто.

З виготовлених ковбас, сардельок, сосисок, консервів тощо проби відбирають також в залежності від кількості їх одиниць

упаковки у партії. Від кожної партії відбирають не менше трьох одиниць. З кінців ковбаси відрізають шматочки товщиною, довжиною і шириною 30 мм. Від сосисок і сардельок відрізають шматочки довжиною 30 мм. Із вмістимого консервів відбирають шматочки риби, відмічених вище розмірів. Відібрані проби поміщають у марлеві мішечки

До кожної проби голкою з білою ниткою довжиною 15 см прикріплюють етикетку з ватману на якій звичайним олівцем відмічають:

- адресу і назву виробника;
- назву продукції;
- сорт або категорію продукції (за їх наявності);
- дату, час і місце відбору проби;
- строк і умови зберігання проби;
- номер проби;
- номер і дату акту відбору проби;
- назву документа у відповідності з яким виготовлена продукція (при наявності).

Проби поміщають у скляні баночки, або у водонепроникаючі пакети, обгортаючи їх пергаментом, папером чи поліетиленовою плівкою. Проби з риби сирцю, розмороженої риби та з розмороженого м'яса риби і морепродуктів обгортають поліетиленовою плівкою та поміщають у склянку з льодом.

При відборі проб складають акт у якому відмічають:

- номер і дату написання акту;
- порядковий номер проби;
- назву продукції;
- сорт або категорія продукції;
- дату виготовлення продукції;
- назву і адресу виробника;

- назву документа у відповідності з яким виготовлена продукція (при наявності). Це може бути договір(контракт).
- дату і місце відбору проби;
- номер партії (при наявності);
- об'єм або масу партії;
- номер асортиментного знаку і (або) виробника продукції (за їх наявності);
- номер одиниці тари з якої відібрана проба;
- масу, об'єм або кількість проб;
- строки і умови зберігання проби до дослідження;
- мета направлення проби;
- назва і адреса юридичної особи (постачальник, прийомщик або орган контролю) за дорученням якого проводився відбір проб;
- прізвища і посади осіб, які відбирали проби.

Екземпляр акту додають до проби.

Відібрані проби разом з актом, відправляють у гістологічну лабораторію де їх реєструють у журналі в якому відмічають:

- номер проби;
- дату відбору і надходження проби;
- назву підприємства, яке відправило пробу;
- стан проби при отриманні;
- назву продукції від якої відібрана проба і відповідність її параметрів до таких, які описані в акті та етикетці;
- мета направлення проби.

Після проведення досліджень у робочому журналі відмічають його результати.

3.1.2. Фіксування відібраних проб

Фіксування проб здійснюють для запобігання їх псування (гниття).

Відібрані проби поміщають у скляну банку, а їх етикетки виводять за її краї. Банку заповнюють 10 % розчином нейтралізованого формаліну. Об'єм розчину формаліну повинен у 10 разів перевищувати об'єм проб. Банку щільно закривають кришкою. Мінімальний термін фіксації 24 години.

3.1.3. Промивання зафіксованих проб

Його проводять для видалення фіксуючої речовини. Зафіксовані проби вміщують у скляну банку, їх етикетки виводять за її краї. Банку з пробами ставлять у раковину під водопровідний кран. В неї вставляють скляну лійку розширена частина якої повинна бути під краном. Останній відкривають і промивають проби холодною проточною водою декілька годин.

3.1.4. Зневоднення промитих проб

Зневоднюють проби етиловим спиртом зростаючої концентрації. Перед цим проби, які знаходились у марлевих мішочках звільняють від марлі і підшивають до них етикетки. Готують батарею спиртів зростаючої концентрації (70%, 80%, 90%, 96%, абсолютний спирт) і в кожному з них, витримують проби упродовж 12 – 24 год.

3.1.5. Ущільнення проб

Для ущільнення зневоднених проб використовують парафін. Перед ущільненням із зневоднених проб вирізають шматочки довжиною, шириною і товщиною 1 см до яких прикріплюють етикетки. Проби витримують у двох порціях хлороформу впродовж 2,5–3 год. Із хлороформу проби переносять у суміш хлороформ-парафін і витримують у термостаті за температури 37°C упродовж 1–2 год. Після цього всі проби поміщають у дві порції розплавленого парафіну, який знаходиться у термостаті за температури 56°C. При цьому проби витримують у кожній порції парафіну 2 год. У подальшому проби із розплавленого парафіну переносять у

підігріту чашку Петрі, донну частину якої попередньо змазують гліцерином та заливають обережно їх новою порцією розплавленого парафіну. Перед заливкою етикетки виводять за край чашки.

Після застигання парафіну, розігрітим на вогні скальпелем, вирізають блок з пробєю. При цьому навколо проби повинна бути облямівка парафіну товщиною до 2 мм. Отримані блоки приклеюють на дерев'яні брусочки, довжиною 2,5–3 см, шириною –1,5–2 см і товщиною 1 см, які бажано вирізати із твердих порід дерева. Перед наклеюванням блоків, брусочки необхідно виварити у 25% розчині соди і обробити етиловим спиртом з ефіром (1:1).

Блоки приклеюють до брусочків наступним чином. Від блоків відрізають етикетки і їх дані (або тільки номер) пишуть на одній із поверхонь брусочка. Краще це робити чорною тушшю. Блок розмішують на протилежній поверхні брусочка і між ними вставляють кінець попередньо нагрітого шпателя. При цьому парафін плавиться. Шпатель виймають, а блок притискають до брусочка. Користуючись нагрітим шпателем або скальпелем, блоку надають форму зрізаної чотирикутної піраміди. При виконанні цієї операції, необхідно не допускати контакту нагрітих інструментів із пробєю. З приготовлених блоків готують зрізи.

3.1.6. Будова санного і барабанного мікротома

Із проб, ущільнених парафіном, зрізи виготовляють за допомогою санного (полоскового) або барабанного (ротаційного) мікротома. До їх складу входять: станина, тримач ножа, механізм мікроподачі, тримач блока, мікротомний ніж і механізм, який забезпечує рух тримача ножа (рис. 3.1).

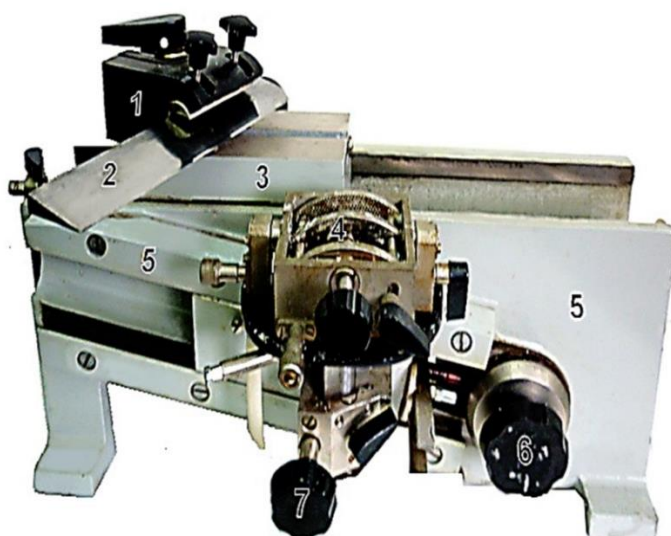


Рис. 3.1. Санний (полосковий) мікромом МС – 2:
1 – утримувач мікромомного ножа; 2 – мікромомний ніж;
3 – полосок; 4 – об’єктоутримувач; 5 – станина; 6 – механізм мікроподачі; 7 – гвинт об’єктоутримувача

Станина надає стійкості мікромому, і до неї кріпляться всі інші його компоненти.

Тримач ножа за допомогою гвинтів фіксує мікромомний ніж і регулює його нахил.

Тримач блоку фіксує блок у певному положенні. Механізм мікроподачі забезпечує автоматичну подачу блока разом з його тримачем до мікромомного ножа для отримання зрізів заданої товщини.

Мікромомним ножом нарізають зрізи. Його рух, разом з тримачем забезпечує відповідний механізм (полоски, барабан).

3.1.7. Техніка виготовлення зрізів за допомогою санного мікромомта

Брусочок з блоком закріплюють за допомогою гвинта у тримач блока. В тримач ножа вставляють мікромомний ніж, задаючи кут його нахилу (різання) 15° і фіксують гвинтами.

Механізмом мікроподачі підіймають або опускають блок до поверхні ножа. Рухами мікротомного ножа зрізають з поверхні блока парафін до тих пір, поки в зрізи почне потрапляти матеріал проби. Після цього, механізмом мікроподачі задають певну товщину зрізів і готують їх. Ручкою, тримач мікротомного ножа відводять назад до його контакту з планкою механізму мікроподачі (чути клацання). Після чого швидким і плавним рухом тримач ножа спрямовують на блок і нарізають зріз заданої товщини. Зазвичай він скручується і залишається на поверхні ножа. З нього його обережно знімають м'яким пензликом або препарувальною голкою і переносять у ємність з теплою водою (40°C) де він розправляється.

Наносять на предметні стекла тільки рівні та непошкоджені зрізи. Для цього під зріз підводять кінець предметного скла і обережно його підіймають. При цьому зріз залишається на склі, його притримують препарувальною голкою. Потім зріз накривають декількома шарами фільтрувального паперу, яку ребром долоні притискають до зрізу і відповідно зріз до предметного скла. Внаслідок цього зріз приклеюється до скла. Після приклеювання зрізу фільтрувальний папір знімають. Предметні стекла зі зрізами кладуть на 6 год на термоелектричний столик або поміщають у термостат за температури 36°C.

3.1.8. Фарбування зрізів

Виготовлені зрізи фарбують двома методами: гематоксиліном (Бьомера, Караці, Ерліха) і еозином та за Ван-Гізона. За цими методами, як відомо, одержують оглядові гістопрепарати на яких вивчають мікроструктуру досліджуваних об'єктів. Фарбувати можна трьома способами: шляхом перенесення предметних стекол зі зрізами у ємності з реактивами або барвниками, шляхом нанесення останніх на

зрізи і комбінованим шляхом (поєднання окремих елементів попередніх шляхів).

3.1.8.1. Схема фарбування зрізів гематоксиліном і еозином

1. Дві порції ксилолу (для видалення парафіну зі зрізу, у кожній порції 2–3 хв).

2. 96% етиловий спирт – 2 хв (для видалення ксилолу).

3. 70% етиловий спирт – 2 хв (для видалення ксилолу).

4. Дистильована вода – 2–3 хв (для видалення спирту).

5. Гематоксилін – 5–15 хв (фарбує ядра клітин і м'язових волокон у синьо-фіолетовий колір).

6. Дистильована вода (споліскування 1–3 сек).

7. Водопровідна вода – 5–10 хв (для видалення надлишку гематоксиліну).

8. 1% водний розчин соляної кислоти – 3–30 сек (за необхідності при перефарбуванні зрізів гематоксиліном до набуття ними рожевого кольору). Після цього зрізи переносять на 2–3 хв у водопровідну воду, де вони знову стають синіми).

9. 0,1% водний розчин еозину – 0,5–2 хв (фарбує цитоплазму клітин і саркоплазму м'язових волокон та волокна міжклітинної речовини у рожево-червоний колір).

10. Дистильована вода – 2–5 сек (для видалення надлишку еозину).

11. 70% етиловий спирт – 1–2 хв (для видалення води).

12. 96% етиловий спирт – 1–2 хв (для видалення води).

13. Абсолютний спирт – 1 хв (для видалення води).

14. Карбол-ксилол – 2–3 хв (для дезінфекції та просвітлення зрізів).

15. Заведення зрізів у бальзам. Для цього скляною паличкою, або піпеткою наносять краплю бальзаму на край зрізу і в неї під гострим кутом до поверхні предметного скла ставлять край накривного скельця. Останнє тримають за бічні краї великим і

вказівним пальцями. Повільно за допомогою препарувальної голки опускають накривне скельце на краплю бальзаму, яка рівномірно розподіляється між зрізом і скельцем, прикріплюючи останнє до зрізу і предметного скла. При цьому в бальзам може попасти повітря. Для його видалення на накривне скельце кладуть важки.

Через декілька діб бальзам застигає і виготовлений гістопрепарат можна розглядати за допомогою світлового мікроскопа.

Результати фарбування. Ядра м'язових волокон або їх фрагментів і клітин волокнистої та жирової тканин синьо-фіолетові. Саркоплазма м'язових волокон і клітин волокнистої сполучної тканини та волокнисті структури останньої – рожево-червоні. Жирова тканина має комірчастий вигляд.

3.1.8.2. Схема фарбування зрізів за Ван-Гізон

1. Дві порції ксилолу (у кожній порції 2–3 хв).
2. 96% етиловий спирт – 2 хв.
3. 70% етиловий спирт – 2 хв.
4. Водопровідна вода – 5 хв.
5. Гематоксилін Вейгерта – 2–5 хв.
6. Водопровідна вода (промивають зрізи у двох порціях води).
7. Пікрофуксин – 2–3 хв.
8. Дистильована вода (споліскування).
9. Дві порції 96% етилового спирту (у кожній порції витримують 1–2 хв).
10. Карбол-ксилол – 2–3 хв.
11. Заведення зрізів у бальзам (дивись вище).

Результати фарбування. Ядра клітин і м'язових волокон зафарбовані у чорний колір, а цитоплазма і саркоплазма в жовтий. Колагенові волокна червоні, а еластичні – жовті.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Назвіть етапи виготовлення гістопреператів.
2. Правила відбору проб.
3. Фіксація відібраних проб.
4. Зневоднення фіксованих проб.
5. Ущільнення проб.
6. Будова санного мікротома.
7. Виготовлення зрізів.
8. Фарбування зрізів.
9. Результати фарбування зрізів гематоксиліном і еозином.
10. Результати фарбування зрізів за Ван-Гізон.

РОЗДІЛ IV. МІКРОСКОПІЯ ГІСТОПРЕПАРАТІВ

Тема 4.1. Будова світлового мікроскопа і правила мікроскопії

Досліджують одержані гістопрепарати за допомогою світлового мікроскопа.

4.1.1. Будова світлового мікроскопа

Вивчаючи будову мікроскопа необхідно користуватися самим приладом і його рисунками в посібнику.

До складу світлового мікроскопа входять три частини: механічна, оптична та освітлювальна (Рис. 4.1).

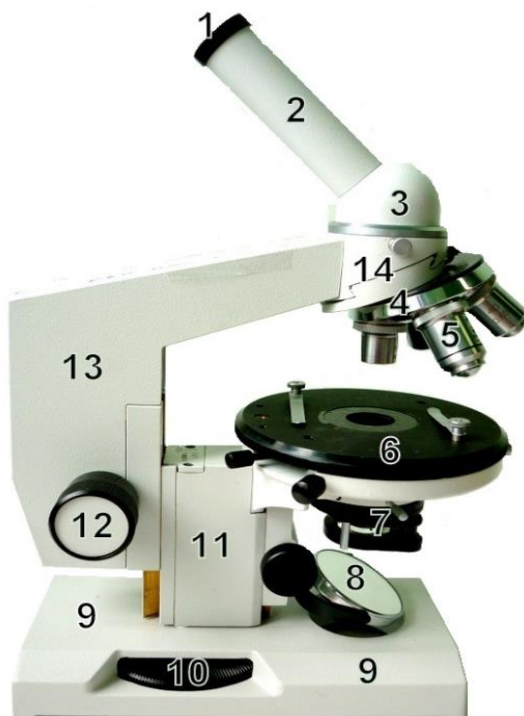


Рис. 4.1. Мікроскоп МІКМЕД – 1: 1 – окуляр; 2 – тубус; 3 – футляр призми; 4 – револьвер; 5 - об'єктив; 6 – предметний столик; 7 – конденсор, діафрагма, світлофільтр; 8 – дзеркало; 9 – підставка штатива; 10 – мікрогвинт; 11 – коробка механізму точного фокусування; 12 – макрогвинт; 13 – тубусоутримувач (колонка); 14 – головка тубусоутримувача

Механічна частина представлена штативом, револьвером, предметним столиком, макро- і мікрогвинтами. Штатив об'єднує всі частини мікроскопа. В ньому розрізняють підставку, тубусоутримувач і тубус. Підставка (основа мікроскопа) має переважно підковоподібну чи прямокутну форму. Вона надає стійкості мікроскопу. Зверху до неї нерухомо кріпиться коробка з механізмом точного фокусування (МТФ). Він представлений мікрогвинтом. Його рукоятки (рукоятка), залежно від конструкції мікроскопа, можуть бути по боках коробки, або знаходиться в підставці. Тубусоутримувач (колонка штативу) рухомо з'єднується з коробкою МТФ. В його нижній частині, з боків, розташовані рукоятки макрогвинта (кремальєри). За його допомогою тубусоутримувач підіймається або опускається. Цим досягається грубе фокусування мікроскопа. Верхній кінець тубусоутримувача називається головкою. До неї приєднується тубус і револьвер. Тубус має циліндричну форму і з'єднаний з тубусоутримувачем за допомогою гвинта. В його верхній кінець вставляється окуляр. Нижній кінець тубуса розширений і називається футляр призми.

Призма змінює вертикальне положення пучка світлових променів на похиле (45°) і спрямовує його до окуляра. Револьвер рухомо з'єднаний з головкою. На ньому є чотири отвори для об'єктивів. Предметний столик знаходиться на кронштейні, який з'єднаний з коробкою МТФ. На його верхній поверхні є отвір над яким розміщують гістопрепарат і гнізда для його фіксаторів (затискувачів). З боків предметного столика є гвинти, за допомогою яких столик можна переміщувати навколо своєї осі і по двох взаємно перпендикулярних площинах. Завдяки рухам предметного столика досягається центрування необхідного на гістопрепараті місця.

До складу **оптичної частини** мікроскопа входять об'єктиви і окуляри – системи скомбінованих лінз.

Об'єктиви ділять на чотири категорії: малого збільшення (8×, 9×, 10×), середнього (20×), великого (40×) і дуже великого (90×). Серед них виділяють сухі (8×, 20×, 40×) та імерсійні (90×). Як імерсійне середовище використовують кедрову олію.

Окуляри також ділять на окуляри малого збільшення (5× або 7×), середнього (10×) і великого (15×).

Збільшення об'єкта дослідження визначають, помножуючи збільшення об'єктива на збільшення окуляра.

Освітлювальна частина мікроскопа представлена дзеркалом, конденсором (освітлювачем), діафрагмою та кільцем для світлофільтра.

Дзеркало розташоване над передньою частиною підставки і з'єднане з коробкою МТФ. Воно має увігнуту і плоску поверхні. При звичайному освітленні користуються увігнутою поверхнею, а при спеціальному – плоскою.

Конденсор (освітлювач) знаходиться під предметним столиком. Він рухомо з'єднаний з коробкою МТФ. Підіймають або опускають конденсор за допомогою гвинта, рукоятка якого розташована на правій стороні його кронштейна. Головною частиною конденсора є лінза (лінзи). Завдяки їй освітлювач концентрує світлові промені на об'єкті дослідження.

Освітленість об'єкта дослідження регулюється за допомогою діафрагми. В сучасних світлових мікроскопах використовують ірис-діафрагму. Вона складається із системи тонких кривих пластинок, які заходять одна на одну і вправлені в кільце, з'єднане з нижньою поверхнею конденсора. Збоку на кільці є ричажок діафрагми, зміщенням якого регулюється отвір діафрагми. Під діафрагмою розташоване кільце світлофільтра, яке за допомогою шарніра рухається в горизонтальній площині. В кільце вставляються світлофільтри. При мікроскопії, залежно від природи джерела світла, використовують матові безколірні або матові сині світлофільтри.

4.1.2. Правила мікроскопії

1. Поставити мікроскоп на столі, відступивши від його краю на ширину долоні. Опустити конденсор і відкрити діафрагму.

2. Обертаючи револьвер за ходом годинникової стрілки встановити над отвором предметного столика об'єktiv малого збільшення. При цьому чути клацання фіксатора. Поворотом рукоятки макрогвинта за ходом годинникової стрілки (від себе) опустити тубусоутримувач так, щоб кінець об'єктива був на віддалі 1,0 см від поверхні предметного столика.

3. Освітити поле зору. Дивлячись в окуляр лівим оком великим і вказівним пальцями обох рук спрямувати дзеркало на джерело світла так, щоб поле зору мікроскопа було рівномірно і яскраво освітленим.

4. Покласти на предметний столик предметне скло з препаратом накривним скельцем догори. При цьому препарат необхідно розташувати над отвором предметного столика. Обертаючи рукоятку макрогвинта до себе або від себе добитися чіткості зображення. За малого збільшення мікроскопа необхідно розглянути весь препарат зміщуючи його положення пальцями рук.

5. Розглядаючи препарат при цьому збільшенні відшуковують на ньому ділянки, які необхідно вивчити при великому збільшенні мікроскопа. Ці ділянки (ділянку) центрують в поле зору мікроскопа і переводять його на велике збільшення. Для цього обертають револьвер за ходом годинникової стрілки і встановлюють об'єktiv великого збільшення над отвором предметного столика. Коли об'єktiv займе правильне положення чути клацання фіксатора. Конденсор підіймають до рівня предметного столика.

6. Під час вивчення препарату за великого збільшення мікроскопа чіткість зображення регулюють мікрогвинтом,

обертаючи його рукоятку не більше ніж на півоберту на себе або від себе.

7. Перед тим як зняти препарат з предметного столика, необхідно перевести мікроскоп на мале збільшення. Після цього, підтримуючи препарат лівою рукою, правою відводять затискувачі і знімають препарат.

Проводячи мікроскопію гістопрепаратів необхідно пам'ятати: в окуляр мікроскопа потрібно дивитись тільки лівим оком, а праве при цьому повинно бути відкритим, зображення в мікроскопі обернене. Спочатку їх розглядають за малого збільшення мікроскопа (об'єktiv 9^X), пізніше – за великого збільшення (об'єktiv 40^X).

За малого збільшення мікроскопа визначають загальний план мікроструктури гістопрепарату. При цьому звертають увагу на фіксацію м'язових волокон та їх стан (наявність деформацій, розривів, розширень або звужень ендомізію і перимізію тощо). Розглядаючи гістопрепарат за великого збільшення мікроскопа визначають вираженість поздовжньої та поперечної посмугованості м'язових волокон. Наявність у них ядер та їх стан, звертають увагу на колір м'язових волокон та їх ядер, характер деформації м'язових волокон, стан ендомізію та перимізію, наявність у них пустот, мікрофлори, жиру тощо.

Для одержання точних результатів необхідно провести дослідження двох зрізів, виготовлених від кожного з трьох зразків однієї дослідної проби.

4.1.3. Опрацювання результатів досліджень та їх оформлення

Для отримання достовірних результатів, гістопрепарати необхідно виготовити від усіх трьох проб, відібраних від окремих свіжих риб, або з цих же проб відібраних з кожної тари. При цьому з кожної проби виготовляють не менше п'яти гістопрепаратів. Мікроструктуру тканин в кожному препараті

розглядають у 3-4 полях зору. Одержанні результати досліджень протоколюють.

У протоколі відмічають наступне:

- інформацію, яка необхідна для ідентифікації проби;
- методику відбирання проби;
- використаний метод дослідження;
- деталі дослідження, які не охарактеризовані в методі досліджень;
- отримані результати досліджень.

Отримані результати досліджень заносять у журнал реєстрації проб матеріалу лабораторії.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Назвіть частини світлового мікроскопа.
2. Що входить до складу механічної частини мікроскопа?
3. Назвіть складові штатива мікроскопа.
4. Для чого служить револьвер?
5. Що знаходиться на предметному столику?
6. Для чого служить макро- і мікрогвинти?
7. Що знаходиться у тубусі?
8. Де розташований макрогвинт?
9. З чим з'єднується тубусоутримувач?
10. До чого приєднаний револьвер?
11. Що знаходиться у верхньому кінці тубуса?
12. Що фіксується до револьвера?
13. Що входить до складу оптичної частини мікроскопа?
14. Якого збільшення є об'єктиви?
15. Якого збільшення є окуляри?
16. Що входить до складу освітлювальної частини мікроскопа?
17. Для чого служить дзеркало мікроскопа?
18. Призначення конденсора.
19. Чим регулюють освітленість об'єкта досліджень?
20. Правила мікроскопії.
21. Оформлення результатів дослідження.

РОЗДІЛ V. МІКРОСТРУКТУРА М'ЯСА РИБИ ПРИ ДОЗРІВАННІ ТА ПРИ РІЗНИХ СТУПЕНЯХ СВІЖОСТІ

Тема. 5.1. Мікроструктура м'яса риби за різних стадій дозрівання і свіжості

5.1.1. Дозрівання м'яса риби

Після смерті тварин припиняється іннервація складових м'яса, їх кровопостачання, відведення від них крові та лімфи. Таке м'ясо починає дозрівати. Дозрівання – це процес, що відбувається у м'ясі після смерті тварин за впливу власних ферментів. Унаслідок їх дії м'ясо стає ніжним, покращуються його смакові якості та аромат. Особливістю свіжого м'яса риби є те, що воно стає більш соковитим, ароматним і смачним, чим менше на нього впливають ферменти автолізу.

Строки дозрівання м'яса залежать від температури оточуючого середовища. Найбільш оптимальними вони є для м'яса охолодженої риби, яка зберігається в спеціальних камерах холодильника за температури від 0 до -2°C . М'ясо такої риби, за даними біохімічних досліджень, дозріває впродовж 5-7 діб. Цими дослідженнями також було встановлено, що дозрівання м'яса риби і м'яса наземних тварин відбувається за аналогічними закономірностями. За даними гістологічних досліджень, у м'ясі забійних наземних продуктивних тварин виділяють чотири стадії його дозрівання: посмертне (післязабійне) розслаблення, посмертне залякання, завершення посмертного залякання і автоліз (власне дозрівання).

Подібні стадії дозрівання, за нашими спостереженнями, відбуваються і в м'ясі риби. Простежити найкраще їх можна в м'ясі охолодженої риби. Біохімічні дослідження показали, що стадії дозрівання м'яса риби можуть відбуватись паралельно. Це підтверджують і проведені нами гістологічні дослідження. На одному гістопрепараті можна спостерігати зміни

мікроскопічної будови м'яса, які відбуваються на різних стадіях його дозрівання. Найбільш інтенсивно дозріває м'ясо риби сирця, яке зберігається за кімнатної температури, але воно, як і ця риба швидко псується. Дозрівання припиняється у замороженому м'ясі та в м'ясі замороженої риби і продовжується в м'ясі солоної риби. Дозрівання м'яса останньої відбувається не тільки за впливу власних ферментів, а й ферментів тузлука і може тривати декілька десятків діб.

5.1.2. Посмертне розслаблення

Починається після смерті риби і при її охолодженні триває до 35 годин. Макроскопічно воно проявляється виділенням слизу на поверхню шкіри. Найбільш характерні ознаки мікроструктури м'яса цієї стадії дозрівання виражені через декілька годин після смерті риби (Рис. 5.1).

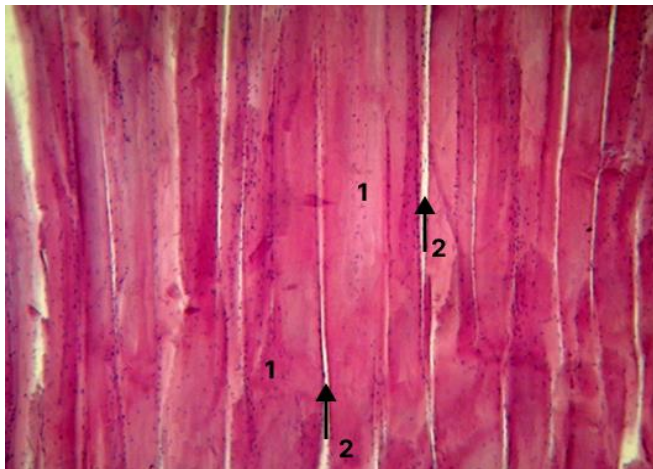


Рис. 5.1. М'язова тканина сома в стадії посмертного розслаблення: 1 – м'язові волокна; 2 – ендомізій. Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

Більшість м'язових волокон прямолінійні і зовні подібні до циліндрів. Вони щільно прилягають одне до одного внаслідок

чого ендомізій слабо виражений. Поперечна посмугованість і ядра м'язових волокон добре виражені. Окремі м'язові волокна хвилясті, їх поперечна смугастість дрібна і слабо виражена. Між ними виражений ендомізій неоднакової ширини. У його більш широких ділянках помітні волокнисті структури рожевого кольору і ядра клітин.

5.1.3. Посмертне залякання

Посмертне залякання м'яса охолодженої риби починається через 35 годин після її смерті і може тривати 3-4 доби. У цій стадії дозрівання м'язи знаходяться у стані скорочення. Макроскопічно залякання проявляється затвердінням тушки риби, її важко зігнути, щелепи міцно стулені, зяброві кришки щільно прилягають до зябер, очі випуклі, а луска блискуча, анальне кільце запале, бліде, або темно-рожеве.

Механізм скорочення м'язових волокон скелетної м'язової тканини у цю стадію відрізняється від такого живих тварин. Як відмічено вище, іннервація м'язів відсутня, до них не надходять нервові імпульси, які є пусковим механізмом скорочення м'язових волокон. У цю стадію відбувається руйнування мембрани агранулярної ендоплазматичної сітки і вихід з неї іонів кальцію, які сприяють відкриванню ділянок молекул білка актину для взаємодії з молекулами білка міозину. Молекули АТФ, які були синтезовані за життя тварини з'єднуються з головками міозинових міофіламент де вони і розщеплюються. Внаслідок цього вивільняється енергія, яка зумовлює формування актино-міозинового комплексу, а також просування актинових міофіламент уздовж міозинових (м'язові волокна і відповідно м'язи скорочуються). Для розслаблення м'язових волокон (відокремлення міозину від актину) теж необхідна енергія, але синтез молекул АТФ у м'язових волокнах після смерті тварин припиняється. Внаслідок цього

м'язові волокна знаходяться в стані скорочення тривалий час. Пізніше, зв'язки молекул міозину і актину руйнують ферменти лізосом, внаслідок чого м'язові волокна і, відповідно м'язи пасивно розслаблюються.

Більшість м'язових волокон у цій стадії дозрівання хвилясті, зигзагоподібні, місцями потовщені (вузли скорочення). На них помітні випинання різної форми (Рис. 5.2). В окремих волокнах спостерігаються поперечні тріщини. Частина ядер м'язових волокон деформована. Поперечна смугастість м'язових волокон виражена слабо, а поздовжня добре. Ендомізій і перимізій локально розширені та розпушені. Ядра їх клітин добре виражені.

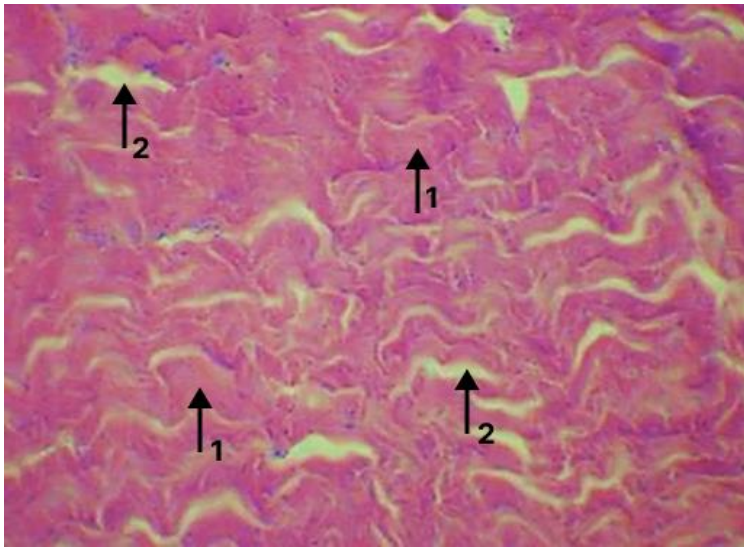


Рис. 5.2. М'язова тканина коропа зеркального в стадії посмертного залякання: 1 – м'язові волокна; 2 – ендомізій. Гематоксилін і еозин, $\times 40$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

5.1.4. Завершення посмертного залякання

Завершення посмертного залякання виражене за декілька годин перед автолізом. Загальний стан м'язових волокон у цю стадію неоднаковий (Рис. 5.3). Частина волокон прямолінійні з

добре вираженою поперечною посмугованістю і ядрами. Інші волокна хвилясті з вузлами скорочення. У них поперечна посмугованість виражена слабо, а поздовжня – добре. В окремих волокнах помітні поперечні тріщини. Волокнисті структури ендомізійу і перимізійу розпушені.

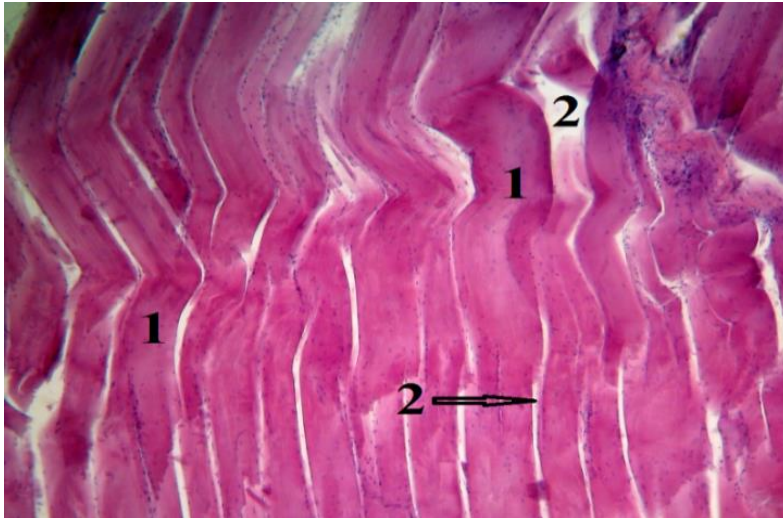


Рис. 5.3. М'язова тканина сома в стадії завершення посмертного залякання: 1 – м'язові волокна; 2 – ендомізій. Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

5.1.5. Автоліз

Автоліз – це власне дозрівання м'яса, яке може тривати в охолодженій рибі до 2-ох діб. У цю стадію м'ясо наземних продуктивних тварин набуває ніжності, найкращих смакових якостей і аромату. Ключова роль у цій стадії дозрівання м'яса належать лізосомам, які містяться у саркоплазмі м'язових волокон. Мембрана цих органел руйнується і гідролітичні ферменти потрапляють у саркоплазму. Вони розщеплюють біополімери м'язових волокон на мономери. Внаслідок цього у складових м'яса відбуваються деструктивні зміни (Рис. 5.4). Вони проявляються деформацією і фрагментацією м'язових волокон,

наявністю у них тріщин і щілин. У їх саркоплазмі виявляються зернисті включення. Поперечна посмугованість м'язових волокон та їх фрагментів виражена слабо або може бути відсутня. Частина ядер волокон зруйнована. Значні зміни помітні в ендомізії та перимізії. Вони розширені, місцями містять зернистість рожевого кольору, їх волокнисті структури розпушені.

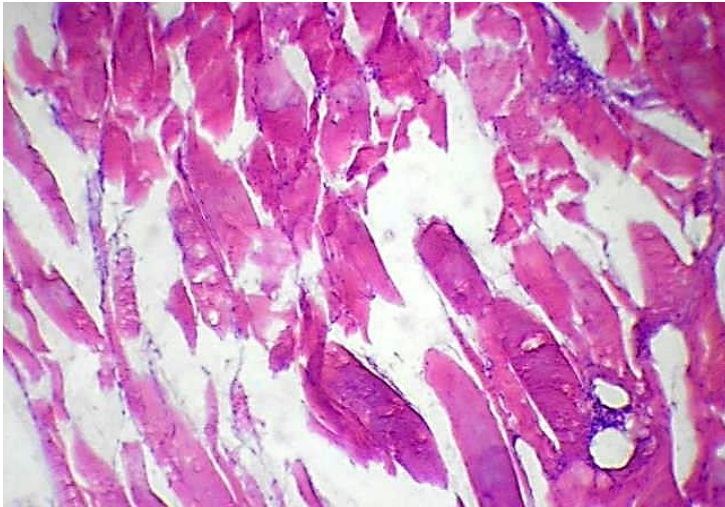


Рис. 5.4. М'язова тканина сома в стадії автолізу. Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

5.1.6. Свіжість м'яса риби

Свіжість риби визначають органолептичними, біохімічними і бактеріологічними методами досліджень. За даними органолептичних досліджень, свіжа риба повинна мати випуклі та прозорі очі, яскраву і вологу луску, рожево-червоні зябра, цілі плавці, щільну консистенцію і не роздуте черевце. Є специфічний запах. На тілі такої риби відсутні кроваві плями. Свіжа риба реалізується з головою. Свіже філе риби відокремлюється рівними шматками без рваних країв, має пружну консистенцію і не має плям. Біохімічними дослідженнями виявляють у тілі риби шкідливі та токсичні

речовини, які утворюються у несвіжій рибі. Бактеріологічні дослідження проводять на препаратах-відбитках поверхневих і глибоких м'язів риби, які забарвлюють по Граму та підраховують у них, за допомогою мікроскопа, кількість мікроорганізмів і оцінюють стан м'язової тканини. За цими дослідженнями рибу поділяють на свіжу (мікробів немає або вони поодинокі, м'язова тканина не змінена), сумнівно свіжу (в поверхневих м'язах 30–50 мікробів, а в глибоких – 10–20, частина м'язових волокон зруйнована) і несвіжу (в поверхневих м'язах 80–100 мікробів, а в глибоких – 30–40, більшість м'язових волокон зруйнована).

Для оцінки свіжості м'яса наземних продуктивних тварин, крім названих вище методів, використовують і гістологічний метод дослідження. При цьому звертають увагу не тільки на стан м'язової тканини, а й на глибину поширення мікрофлори (бактерії, гриби) від поверхні м'яса. У свіжому м'ясі окремі осередки мікрофлори помітні на поверхні м'яса (гістопрепарата), а в свіжому м'ясі, яке не підлягає тривалому зберіганню численні її осередки розташовані в ендомізії та перимізії на глибині до 3 мм від поверхні. Для сумнівно свіжого м'яса характерним є те, що багато осередків мікрофлори містяться в ендомізії та перимізії на глибині 5 мм від поверхні м'яса. У несвіжому м'ясі вони поширюються на глибину до 10 мм.

Офіційних документів та спеціальних методів щодо оцінки свіжості м'яса риби гістологічним методом у доступних нам літературних джерелах ми не знайшли, але проведені нами дослідження з цього приводу, які потребують уточнень показали, що глибина поширення мікрофлори у м'ясі риби подібна такій м'яса наземних продуктивних тварин (Рис. 5.5 і 5.6).

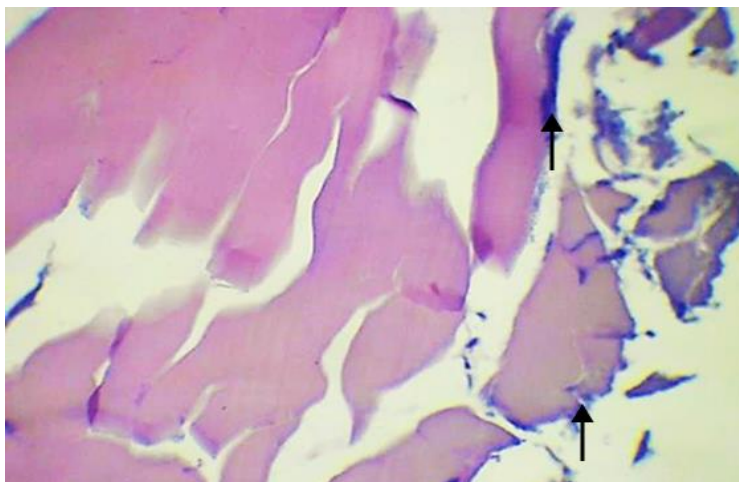


Рис. 5.5. Колонії мікроорганізмів (стрілки) на поверхні м'язової тканини сома. Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

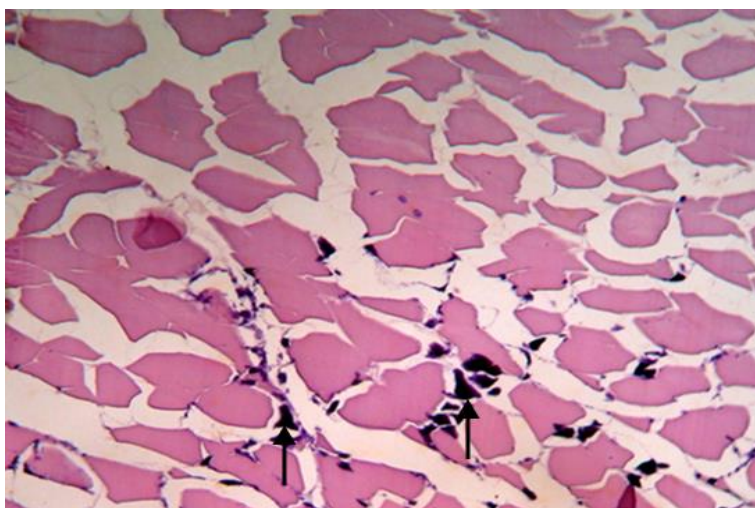


Рис. 5.6. Колонії мікроорганізмів (стрілки) в глибині м'язової тканини сома. Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

У місцях розташування колоній мікроорганізмів значні зміни виявляються і в м'язовій тканині. Вони проявляються зміною інтенсивності забарвлення м'язових волокон і

зникненням у них ядер. У цих ділянках м'язові волокна втрачають поперечну посмугованість. Окремі з них деформовані і знаходяться в стані руйнування.

Як ми відмітили вище гістологічні дослідження щодо забруднення м'яса риб мікрофлорою не достатні. Вони потребують додаткових досліджень. Завдяки їм у м'ясі риб як і у м'ясі наземних продуктивних тварин можна буде встановити чотири ступені його свіжості: свіже; свіже, яке не підлягає тривалому зберіганні; сумнівно свіже і несвіже.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Назвіть стадії дозрівання м'яса риби.
2. Мікроструктура м'яса в стадії посмертного розслаблення.
3. Мікроструктура м'яса в стадії посмертного залякання.
4. Мікроструктура м'яса в стадії завершення посмертного залякання.
5. Мікроструктура м'яса в стадії автолізу.
6. Особливості мікробудови свіжого м'яса.
7. Особливості мікробудови умовно свіжого м'яса.
8. Мікроскопічні ознаки несвіжого м'яса.

РОЗДІЛ VI. МІКРОСТРУКТУРА М'ЯСА РИБИ І БЕЗХРЕБЕТНИХ МОРЕПРОДУКТІВ ЗА РІЗНИХ МЕТОДІВ ЙОГО КОНСЕРВУВАННЯ

Тема 6.1. Особливості мікроструктури розмороженого і солоного м'яса

6.1.1. Розморожене м'ясо риби

Мікроструктура розмороженого м'яса риби залежить від стану риби, яку заморожували, температури заморожування, його швидкості і кратності. Рибу вважають замороженою тоді, коли температура в її товщі становить – 6⁰С і нижче. Заморожувати рибу бажано до її посмертного залякання. Заморожують нерозібрану і розібрану рибу. Температура промислових способів заморожування від -18⁰ до -30⁰С, а може бути і нижчою (-50⁰, -80⁰С). Заморожують рибу і за температури -5⁰, -20⁰С.

При заморожуванні м'яса риби його тканинна рідина (вода) перетворюється в кристали льоду, які зумовлюють мікроскопічні зміни у ньому. В розмороженому м'ясі кристали льоду зникають (розтають), а в гістопрепаратах, виготовлених з нього, їх місця розташування помітні у вигляді порожнин різних розмірів і конфігурації. При повільному заморожуванні м'яса утворюються великі кристали льоду, а при швидкому – малі. Швидкість заморожування м'яса зменшується від його поверхні до більш глибоких ділянок. При цьому в поверхневих шарах м'яса кристали льоду будуть меншими ніж у глибоких.

При заморожуванні риби за температури до -18⁰С кристали льоду формуються в ендомізії та перимізії м'яса (Рис. 6.1). Вони великі та мають відростки, які впинаються в м'язові волокна і деформують або руйнують їх. У місцях розташування кристалів льоду ендомізій і перимізій розширені. Поперечна

смугастість м'язових волокон виражена. У ділянках їх деформації або руйнування частина ядер зруйнована.



Рис. 6.1. Порожнини (місця розташування кристалів льоду, які показані стрілками) в ендомізії м'яса оселедця. Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

Якщо рибу заморожували за температури -23°C і нижче, то кристали льоду одночасно утворюються у м'язових волокнах, ендомізії і перимізії м'язів (Рис. 6.2). Вони мають невеликі розміри, округлу і овальну форму. Поперечна смугастість м'язових волокон з кристалами льоду слабо виражена, але вони не зруйновані, а тільки частково деформовані. Частина їх ядер зруйнована. Ендомізій і перимізій місцями розширені.

При повторному заморожуванні риби виникають значні деструктивні зміни в її м'ясі (Рис. 6.3). Вони проявляються формуванням великих кристалів льоду в м'язових волокнах, ендомізії і перимізії м'язів. У м'язових волокнах виявляються тріщини, частина їх фрагментована. Поперечна смугастість м'язових волокон та їх фрагментів майже невиражена,

більшість їх ядер зруйнована. Ендомізій і перимізій розширені, в них виявляється зернистість рожевого кольору.

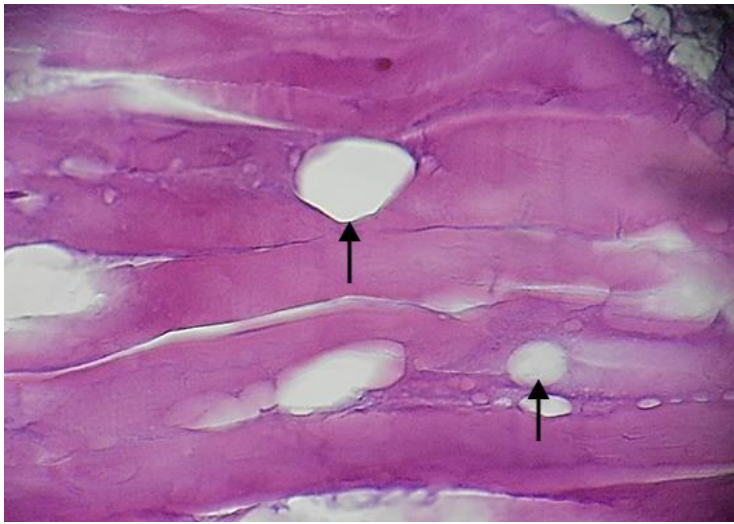


Рис. 6.2. Порожнини (місця розташування кристалів льоду, які показані стрілками) в м'язових волокнах м'яза оселедця. Гематоксилін і еозин, $\times 200$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

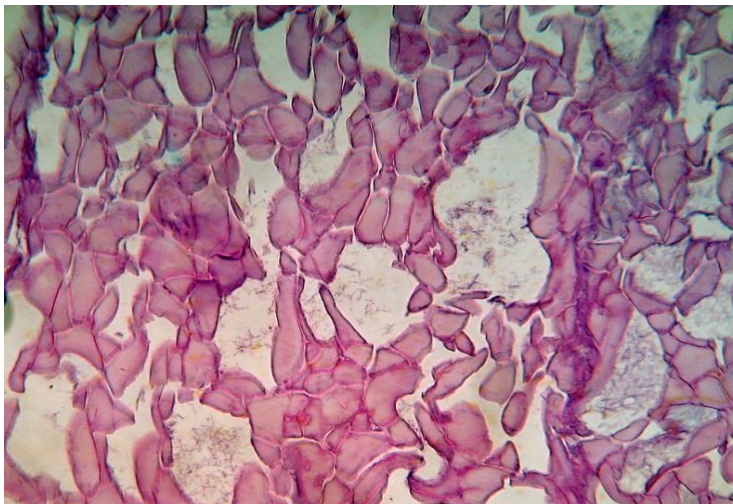


Рис. 6.3. М'язова тканина минтаю при повторному заморожуванні. Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

6.1.2. Розморожене м'ясо кальмара і мідії

Заморожують кальмари і мідії, як і інші морепродукти в промислових умовах за температури -30°C (шокове заморожування). Їх також можна заморожувати за температури -5°C і нижчої. У замороженому м'ясі кальмара і мідії, основу якого утворює гладка м'язова тканина, надзвичайно виражені деструктивні зміни (Рис. 6.4).

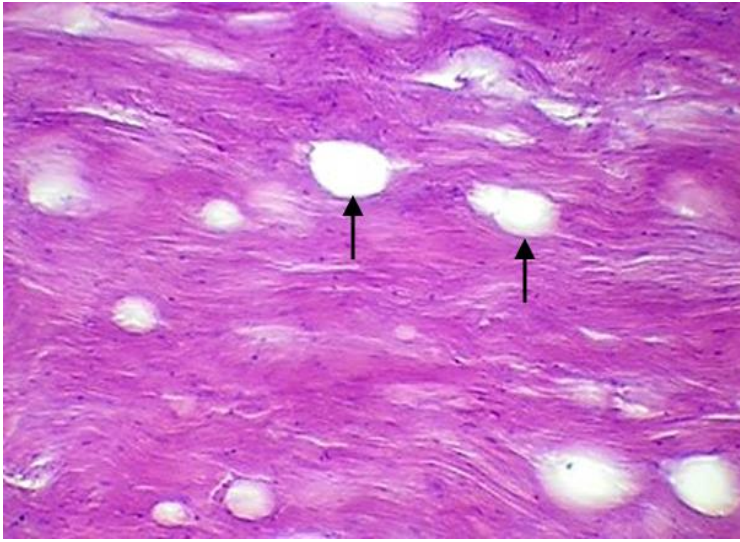


Рис. 6.4. Порожнини (місця розташування кристалів льоду, які показані стрілками) в перимізії розмороженого м'яса кальмара. Гематоксилін і еозин, $\times 90$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

Кристали льоду різноманітної форми і розмірів переважно розташовані в перимізії, який розширений і розпушений. У ньому помітні волокнисті структури і субстанція рожевого кольору. Пучки гладких м'язових клітин деформовані і мають різну орієнтацію, місцями вони формують сіткоподібні структури (Рис. 6.5).

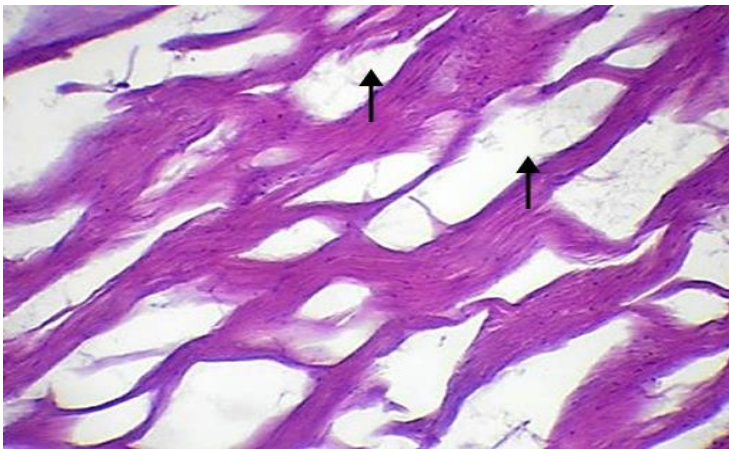


Рис. 6.5. Сіткоподібні структури в розмороженому м'ясі кальмара (Місця розташування кристалів льоду показані стрілками) Гематоксилін і еозин, $\times 90$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

Гладкі м'язові клітини, які розташовані біля кристалів льоду, деформовані та фрагментовані, їх ядра не виражені. Місцями кристали льоду виявляються і в пучках гладких м'язових клітин внаслідок чого відбувається їх розволокнення та фрагментація. Гладкі м'язові клітини в пучках з кристалами льоду теж зруйновані.

Подібні зміни спостерігаються і в замороженому м'ясі мідії (Рис. 6.6).

6.1.3. Солоне м'ясо риби

Мікроструктура м'яса солоної риби залежить від способів її посолу. Останніх, як відомо, є три: сухий, мокрий і змішаний. Процес соління базується на осмотично-дифузному обміні між м'ясом і кухонною сіллю. У м'ясо з розчину кухонної солі (тузлука) проникають іони натрію і хлору, а з нього виділяються у розчин тканинна рідина (вода) і водорозчинні речовини. У м'язовій тканині попередньо розмороженої солоної риби виявляються ознаки її заморожування.

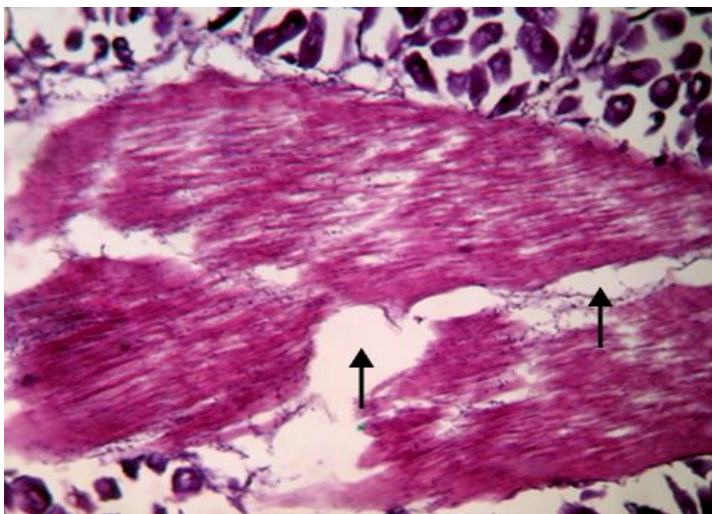


Рис. 6.6. Порожнини (стрілки) в розмороженому м'ясі мідії. Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

Для *мокрого посолу*, яке триває 4-8 діб розібрану або нерозібрану рибу поміщають у ємність з тузлуком (15-40% розчин кухонної солі). У перші декілька діб її м'ясо значно ущільнюється внаслідок дифузії його тканинної рідини у тузлук (фаза обезводнення). При цьому відбувається зменшення діаметра м'язових волокон і ширини ендомізію та перимізію, волокна щільно прилягають одне до одного (Рис. 6.7). Поперечна смугастість і ядра м'язових волокон виражені.

У фазі обезводнення добре виражена поздовжня смугастість м'язових волокон. Фазу обезводнення змінює фаза оводнення, внаслідок накопичення в м'язових волокнах іонів натрію і хлору. При цьому в складові м'яса з тузлука проникає вода. У зв'язку з цим, збільшується діаметр м'язових волокон і ширина ендомізію та перимізію (Рис. 6.8). Більшість волокон стають прямолінійними, в деяких із них помітні тріщини і щілини. Окремі волокна фрагментовані, частина їх ядер зруйнована. Поперечна смугастість м'язових волокон

виражена. Локально в ендомізії та перимізії помітна зернистість рожевого кольору.

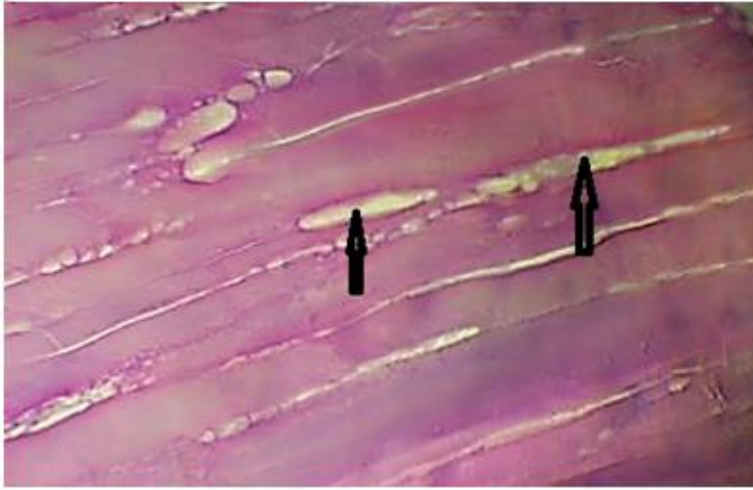


Рис. 6.7. Фаза обезводнення м'язової тканини попередньо розмороженого солоного оселедця. (Місця розташування кристалів льоду показані стрілками). Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

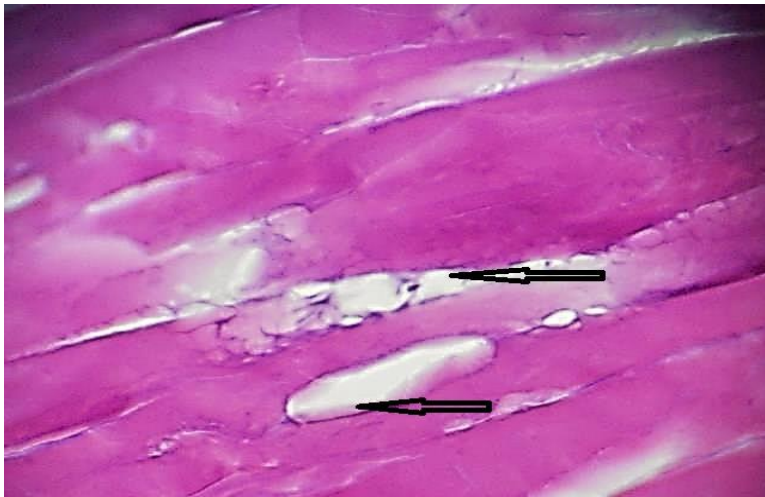


Рис. 6.8. Фаза оводнення м'язової тканини попередньо розмороженого солоного оселедця. (Місця розташування кристалів льоду показані стрілками). Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

Якщо тузлук вводили у рибу шляхом шприцювання, так фаза обезводнення її м'яса, за цього різновиду мокрого соління, відсутня. Мікроскопічні зміни у м'ясі будуть такі, як у фазі оводнення. У ділянках ін'єкції тузлука багато м'язових волокон зруйновані.

Сухе соління триває 5 – 7 діб. При цьому рибу обсипають або натирають кристалічною кухонною сіллю і поміщають рядами (шарами) в ємність, яка має отвори (щілини) у дні. Ряди риби у ємності також перисипають сіллю. На один кілограм риби, за цього способу соління, використовують 130 – 140 г солі. Сіль на поверхні тіла риби розчиняється у слизу і іони натрію та хлору проникають у м'ясо, а з нього виділяється тканинна рідина (вода) у якій розчиняється сіль. Внаслідок цього утворюється розчин солі, який через отвори дна ємності виділяється назовні. Також при сухому способі соління відбувається тільки обезводнення м'яса риби, яке проявляється його ущільненням. Мікроструктура цього м'яса така як і в фазу обезводнення за мокрого способу соління.

За **змішаного способу соління** рибу обсипають або натирають кухонною сіллю, кладуть в ємність і заливають тузлуком. Спочатку цього соління м'ясо риби зневоднюється і ущільнюється, а пізніше – оводнюється. Мікроскопічна будова обезводненого і оводненого м'яса описана вище.

Тема 6.2. Мікроструктура копченого, сушеного і в'яленого м'яса риби

6.2.1. Копчене м'ясо риби

Коптіння риби – це вид теплової обробки, який надає їй специфічного аромату та здійснює її консервацію. При цьому риба насичується бактерицидними та іншими речовинами, які утворюються внаслідок неповного згоряння деревини і частково зневоднюється.

Залежно від температури в коптильній камері розрізняють гаряче коптіння (60–140⁰С), напівгаряче (30–60⁰С) і холодне (19–25⁰С). Перше триває від 30 хв до однієї години, друге – 4-6 годин, а третє – декілька діб. Останнім часом для коптіння використовують коптильні рідини, які містять продукти сухої перегонки деревини. Коптять свіжу, охолоджену, розморожену і солону рибу.

Мікроструктура м'яса копченої риби залежить від стану риби, яку коптили, а також від способу коптіння.

6.2.2. М'ясо риби холодного коптіння

Холодне коптіння риби найбільш поширене. Цим способом коптять дрібну і велику рибу. Серед останньої переважно використовують розморожену скумбрію. У підшкірній основі, на зовнішній поверхні м'язів, цієї риби холодного коптіння, виявляються значні скупчення жирової тканини (Рис. 6.9), частина клітин якої зруйнована. Жирові клітини помітні і в міосептах та перимізії (Рис. 6.10).

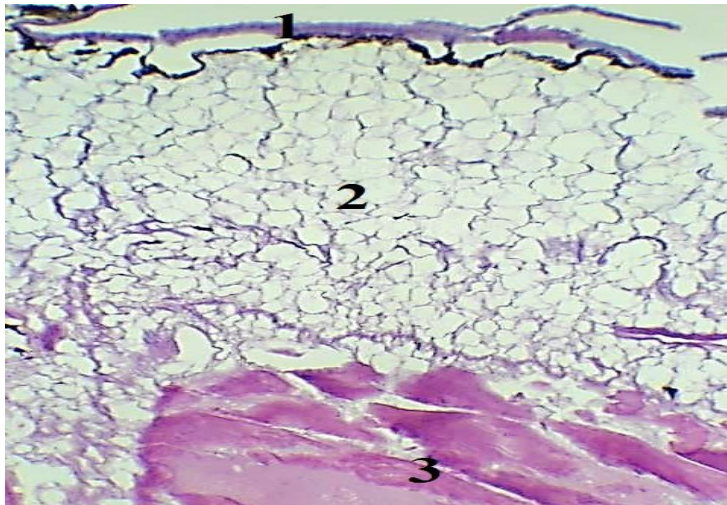


Рис. 6.9. Жирова тканина на поверхні м'язової тканини скумбрії холодного коптіння: 1 – шкіра; 2 – жирова тканина; 3 – м'язова тканина. Гематоксилін і еозин, $\times 90$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

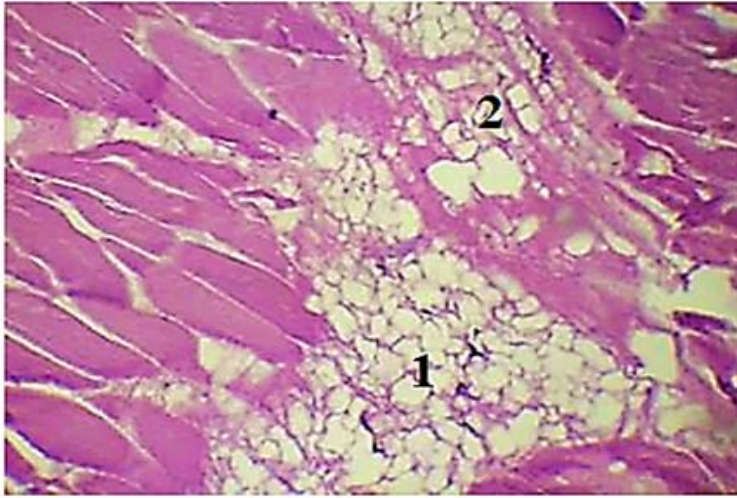


Рис. 6.10. Жирова тканина в міосепті і перимізії м'яза скумбрії холодного коптіння: 1 – жирова тканина в міосепті; 2 – жирова тканина в перимізії. Гематоксилін і еозин, $\times 90$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

Мікроструктура м'язової тканини неоднорідна в різних її ділянках, але вона має ознаки попереднього заморожування. Вони проявляються деформацією і фрагментацією м'язових волокон та наявністю у них тріщин (Рис. 6.11). В окремих ділянках м'язові волокна та їх фрагменти щільно прилягають одне до одного. У більшості із них не виявляються поперечна посмугованість і ядра.

Ендомізій та перимізій у цих ділянках помітні тільки в окремих місцях. В інших ділянках м'язова тканина не ущільнена. В її ендомізії та перимізії помітні нашарування рожевого кольору (еозинофільна субстанція), які утворюються внаслідок дії на м'ясо продуктів сухої перегонки деревини (Рис. 6.12). У більшості м'язових волокон та їх фрагментів цих ділянок поперечна посмугованість і ядра не виражені. Окремі волокна зруйновані. Продукти їх розпаду у вигляді дрібної зернистості рожевого кольору помітні в ендомізії.

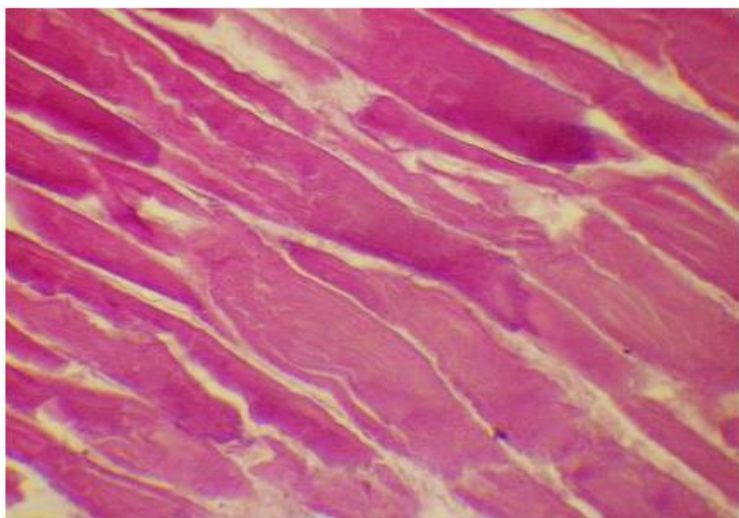


Рис. 6.11. Деформація і фрагментація м'язових волокон скумбрії холодного коптіння. Гематоксилін і еозин, $\times 90$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

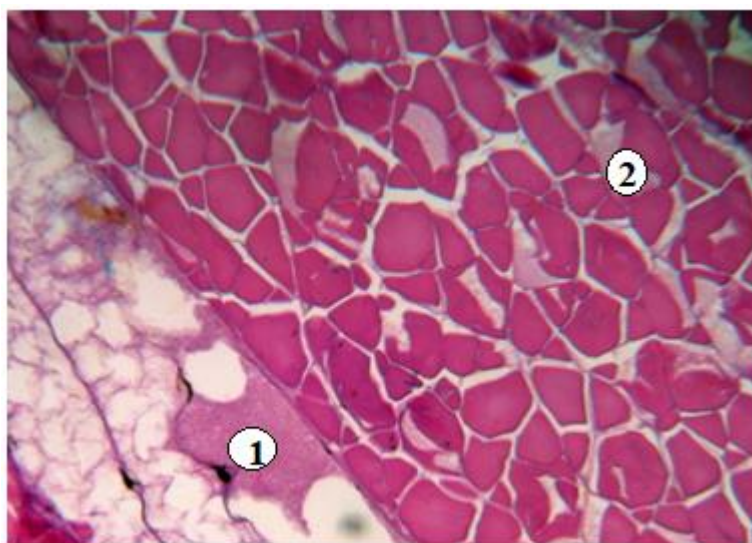


Рис. 6.12. Нашарування (1) і зернистість (2) у м'язовій тканині скумбрії холодного коптіння. Гематоксилін і еозин, $\times 40$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

6.2.3. М'ясо риби гарячого коптіння

Під час гарячого коптіння м'ясо риби піддається дії високої температури та компонентів диму, які зумовлюють зміну його мікроструктури. Остання також залежить від стану риби перед коптінням (охолоджена, заморожена, солена). За температури коптіння (60–140°C), відбувається денатурація білків, м'язові волокна розриваються на короткі фрагменти, на їх поверхні з'являються мікротріщини та пори, вода із саркоплазми активно випаровується (Рис. 6.13). Складові диму (феноли, карбонільні сполуки) проникають у поверхневі шари м'язових волокон м'яса риби, утворюючи тонку плівку, що забезпечує хрусткість шкіри та сприяє антибактеріальному ефекту. Це призводить до ущільнення м'язових волокон, особливо в поверхневих шарах, та зменшення товщини прошарків волокнистої сполучної тканини (ендомізію та перимізію) (Рис. 6.14).

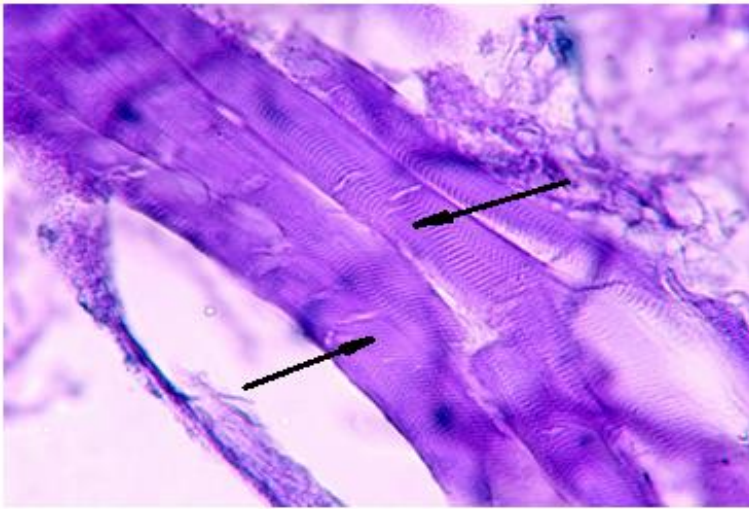


Рис. 6.13. Фрагментація м'язових волокон (стрілки) м'яса салаки гарячого коптіння: Гематоксилін і еозин, $\times 400$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

Під шкірою і між пучками поверхневих м'язових волокон формуються безструктурні ділянки рожевого кольору (емульсія). Остання утворюється внаслідок вивільнення жиру із

жирових клітин і з'єднання його з білками м'ясного соку (Рис.6.15, 6.16). Ця емульсія надає м'ясу соковитості.

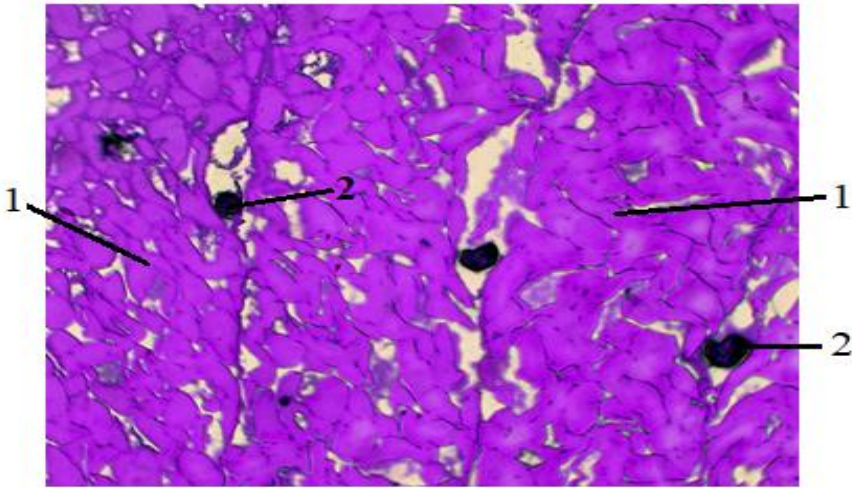


Рис. 6.14. М'ясо салаки гарячого коптіння: 1 – ущільнена м'язова тканина; 2 – м'язові кісточки. Гематоксилін і еозин, $\times 40$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

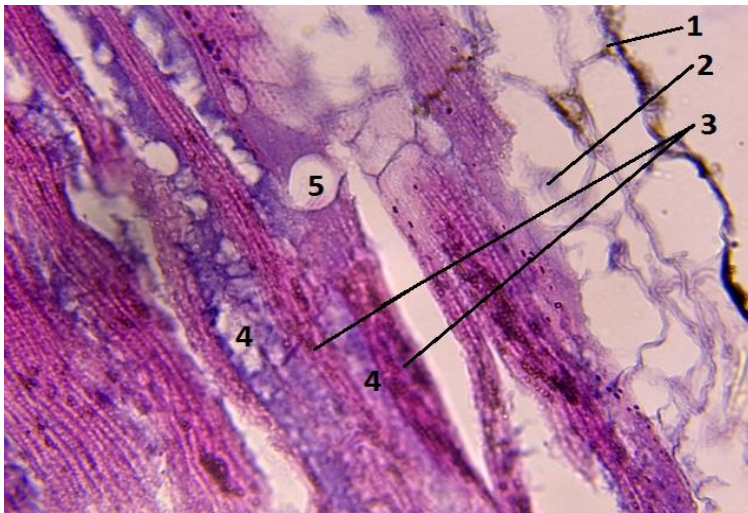


Рис. 6.15. М'ясо салаки гарячого коптіння: 1 – шкірка; 2 – підшкірна емульсія; 3 – пучки м'язових волокон; 4 – емульсія в перимізії; 5 – місце розташування кристалика льоду. Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

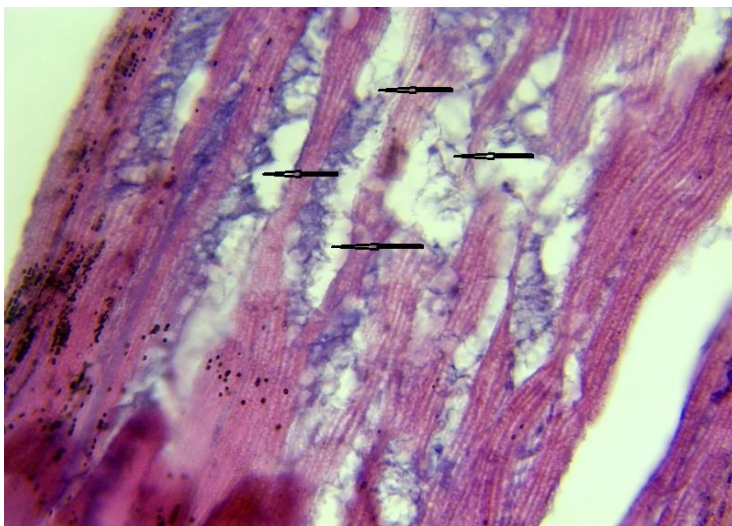


Рис. 6.16. Емульсія в перимізії м'яса салаки гарячого коптіння (стрілки). Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

У більшості поверхнево розташованих м'язових волокнах ядра відсутні, їх поперечна посмугованість не виражена (Рис.6.17).



Рис. 6.17. М'ясо салаки гарячого коптіння: 1 –м'язові волокна; 2 –емульсія в перимізії. Гематоксилін і еозин, $\times 400$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

У глибше розташованих шарах м'язової тканини чітко проглядається поперечна посмугованість м'язових волокон та частина їх ядер.



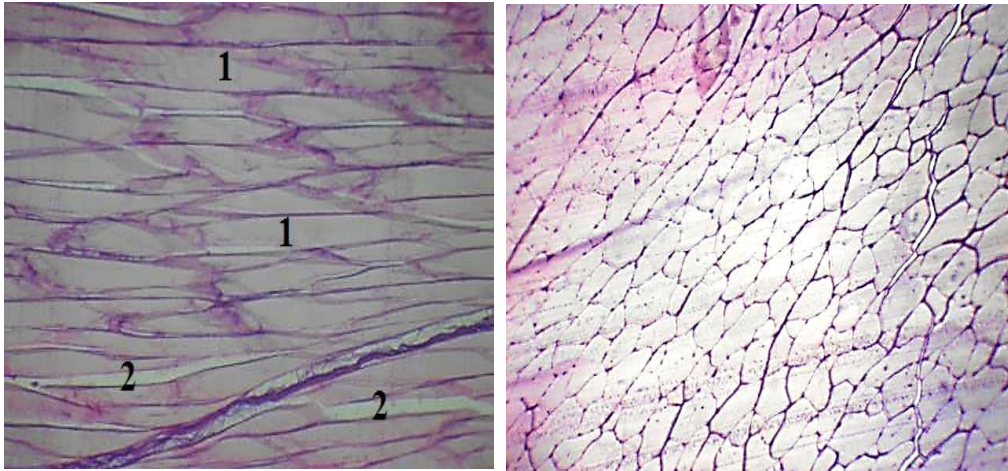
Рис. 6.18. М'ясо салаки гарячого коптіння: 1 – м'язові волокна; 2 – емульсія в перимізії; 3 – місце розташування кристалика льоду. Гематоксилін і еозин, $\times 400$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

6.2.4. В'ялене і сушене м'ясо риби

В'ялять і сушать свіжу, охолоджену та розморожену дрібну і велику рибу. При цьому дрібну рибу в'ялять і сушать не розібраною, а велику патраною. Для в'ялення використовують жирну рибу, а для сушіння нежирну. Перед в'яленням і сушінням рибу солять переважно змішаним способом. Унаслідок в'ялення і сушіння риба, в тому числі і її м'язова тканина зневоднюється, що призводить до пригнічення розвитку мікрофлори. Гістозрізи сушеного і вяленого мяса слабо фарбуються гематоксиліном і еозином.

Мікроскопічні ознаки м'язової тканини залежать від стану риби, яку в'ялили і сушили та її обезводнення. За рахунок

останнього відбувається її ущільнення. Внаслідок цього ендомізій і перимізій виражені слабо. Переважна більшість м'язових волокон щільно прилягають одне до одного, їх діаметр зменшений (Рис. 6.19).



А

Б

Рис. 6.19. М'язова тканина (А – поздовжній і Б – поперечний зрізи) сушеної риби: 1 – м'язові волокна; 2 – ендомізій; 3 – перимізій. Гематоксилін і еозин, $\times 90$ (Препарати Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

Волокна, або їх фрагменти (розморожене м'ясо) здебільшого прямолінійні з слабо вираженою поперечною посмугованістю і ядрами. Останні в частині волокон відсутні. Поздовжня посмугованість добре виражена в окремих м'язових волокнах. У перимізії в'ялого м'яса риби, рідше сушеного, помітні жирові клітини.

6.2.5. М'ясо рибних консервів

Для м'яса рибних консервів характерні значні деструктивні зміни, які проявляються розпушеністю м'язової

тканини, деформацією, фрагментацією і руйнуванням її волокон (Рис. 6.20).

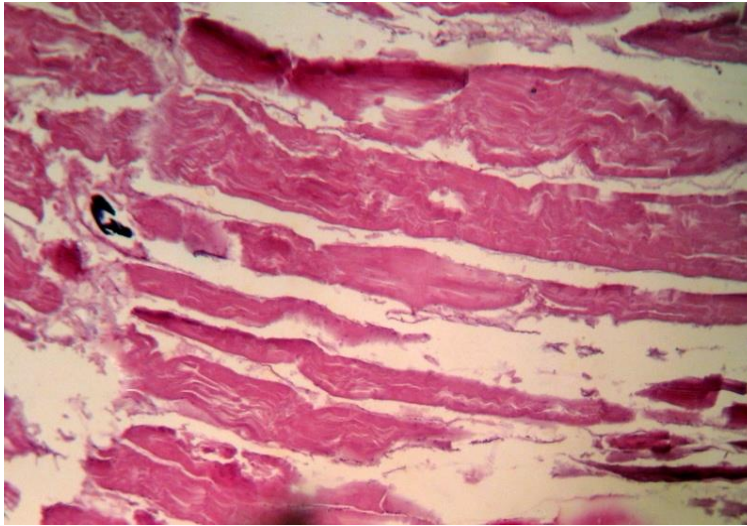


Рис. 6.20. М'язова тканина сардини консервованої. Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

Фрагменти м'язових волокон мають різну конфігурацію і розміри. На волокнах та їх фрагментах помітні поперечні та поздовжні тріщини. Поперечна смугастість і ядра виражені тільки в окремих м'язових волокнах. У частини м'язових волокон виявляються ознаки їх руйнування і розпаду. В саркоплазмі цих волокон помітна дрібна і крупна зернистість рожевого або синюватого кольору. Від саркоплазми відшаровується оболонка з прилеглими до неї ядрами і її вміст потрапляє в ендомізій, який значно розширений (Рис. 6.21, 6.22).

У підшкірній основі знаходяться значні скупчення жирової тканини, у яких містяться тонкі м'язові волокна з тріщинами (Рис. 6.23). Окремі скупчення жирових клітин виявляються в перимізії та міосептах.

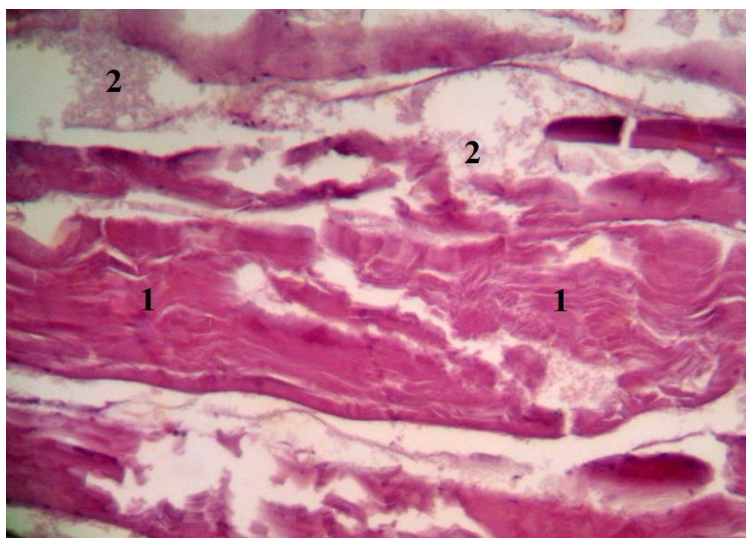


Рис. 6.21. М'язова тканина сардини консервованої:
1 – руйнування м'язових волокон; 2 – зернистість в ендомізії.
Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

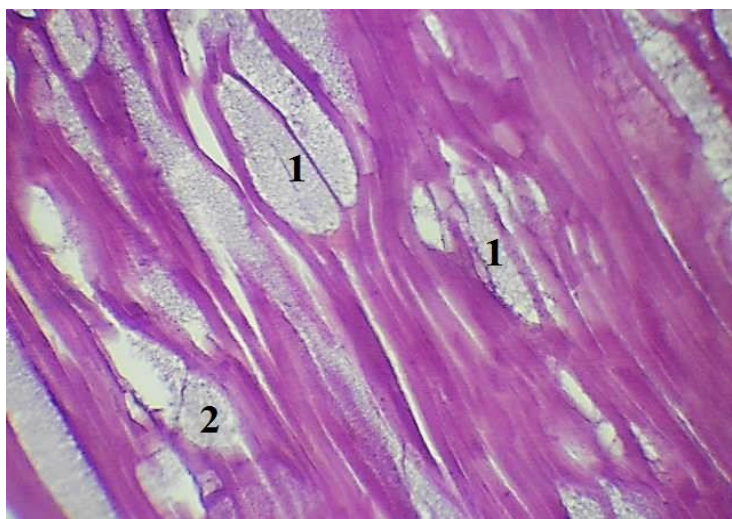


Рис. 6.22. М'язова тканина шпрот консервованих:
1 – руйнування м'язових волокон; 2 – зернистість в ендомізії.
Гематоксилін і еозин, $\times 90$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)



Рис. 6.23. Жирова тканина підшкірної основи сардини консервованої: 1 – м'язові волокна; 2 – жирова тканина. Гематоксилін і еозин, $\times 90$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

6.2.6. Варене і смажене м'ясо риби

М'язова тканина вареного і смаженого м'яса риби представлена окремими фрагментами, які утворені щільно розташованими м'язовими волокнами частина з яких зруйнована (Рис. 6.24). М'язові волокна фрагментів прямолінійні, неоднорідно забарвлені та мають поперечні тріщини. Окремі волокна фрагментовані. Перимізій і міосепти вареного м'яса значно розширені і заповнені масою рожевого кольору (клейковиною), що надає йому м'якості. У зв'язку з цим, варене м'ясо розшаровується на окремі пучки і розділяється на міомери. Подібне спостерігається і в м'язовій тканині смаженого м'яса. Поперечна смугастість і ядра м'язових волокон вареного м'яса виражені слабо, або відсутні. Виявлення цих ознак у смаженому м'ясі залежить від ступеня смаження. Ці ознаки не реєструються у поверхневих шарах смаженого м'яса. Вони можуть бути тільки в його глибоких шарах (Рис. 6.25).

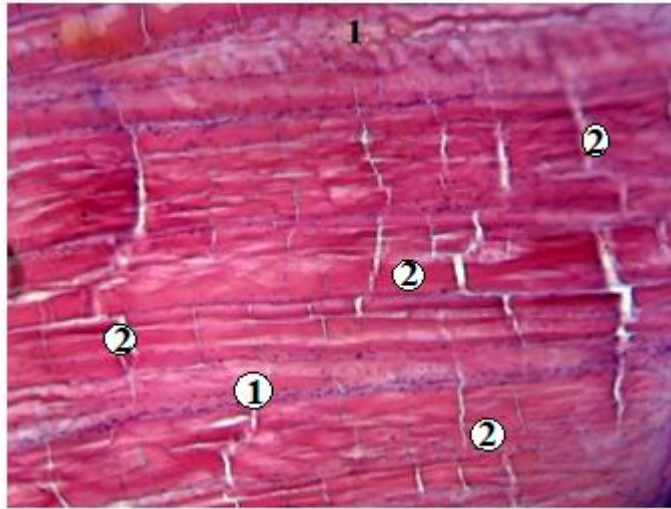


Рис. 6.24. Ущільнена м'язова тканина смаженої форелі: 1 – зруйновані м'язові волокна; 2 – фрагментовані м'язові волокна. Гематоксилін і еозин, $\times 40$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

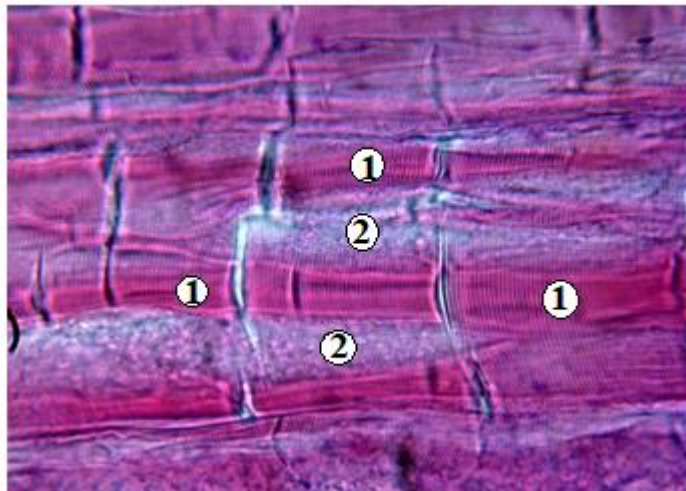


Рис. 6.25. М'язова тканина форелі смаженої: 1 – м'язові волокна з поперечною смугастістю і ядрами; 2 – зруйновані м'язові волокна. Гематоксилін і еозин, $\times 400$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Що відбувається у м'ясі при заморожуванні риби?
2. Мікроскопічні ознаки м'яса риби, яку заморожували за t до -18°C .
3. Мікроскопічні ознаки м'яса риби, яку заморожували за t нижче -18°C
4. Особливості мікроструктури м'яса повторно замороженої риби.
5. Де утворюються кристали льоду в м'ясі морепродуктів ?
6. Назвіть способи посолу риби.
7. Назвіть фази мікроструктури м'яса за мокрого посолу риби.
8. Особливості мікробудови м'яса у фазі зневоднення.
9. Особливості мікробудови м'яса у фазі оводнення.
10. Мікроскопічна будова м'яса риби за її сухого посолу.
11. Особливості мікроструктури м'яса за змішаного посолу риби.
12. Що відбувається в м'ясі риби при його шприцюванні тузлуком?
13. Що відбувається в рибі при коптінні?
14. Від чого залежить мікроструктура м'яса копченої риби?
15. Охарактеризуйте мікроструктуру м'яса риби холодного коптіння.
16. Для чого сушать і в'ялять рибу?
17. Яку рибу використовують для сушіння і в'ялення?
18. Охарактеризуйте мікроструктуру м'яса сушеної риби.
19. Які ознаки мікроструктури м'яса властиві рибним консервам?
20. Особливості мікроскопічної будови м'яса рибних консервів.
21. Охарактеризуйте мікроскопічні зміни, які виникають у вареному і смаженому м'ясі риби.

РОЗДІЛ VII. МІКРОСТРУКТУРА РИБНОГО ФАРШУ

Тема 7.1. Мікробудова складових рибного фаршу і смакових добавок

Фарш – це рибний продукт і напівфабрикат, який використовують для виготовлення кулінарних виробів (ковбаси, сосиски, пельмені, котлети тощо). Його рекомендують готувати з охолодженої розібраної риби в стані залякання або після нього. Можна готувати фарш з розмороженої риби. Також фарш готують з м'яса риби зі шкірою та без неї і кісток.

Залежно від ступення подрібнення мяса виділяють подрібнений і кутерований фарш. Мікроструктура подрібненого фаршу залежить від сировини з якої його приготували. Якщо його готували тільки з м'яса риби без кісток і шкіри, так у ньому виявляються фрагменти пучків м'язових волокон, пухкої волокнистої сполучної тканини, жирової тканини і вакуолі (Рис.7.1).

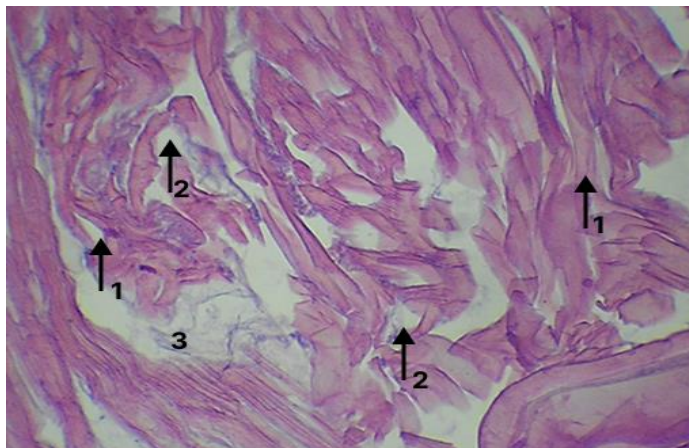


Рис. 7.1. Подрібнений фарш з м'яса минтая: 1 – фрагменти м'язових волокон; 2 – вакуолі; 3 – пухка волокниста сполучна тканина. Гематоксилін і еозин, $\times 90$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

Деформовані фрагменти м'язових волокон можуть бути розрізані вздовж і поперек. Вони мають неоднакові розміри і форму. У фарші, виготовленого з м'яса охолодженої риби на поздовжніх м'язових волокнах чітко видимі поперечна посмугованість і ядра, які відсутні у м'язових волокнах розмороженого м'яса. Пухка волокниста сполучна тканина має вигляд хвилястих тяжів рожевого кольору, які розташовані біля пучків м'язових волокон. Фрагменти жирової тканини, які мають сіткоподібний вигляд, у фарші з нежирного м'яса риби трапляються дуже рідко. Вакуолі – це пухирці з повітрям, які часто виявляються у меленому фарші. В окремих вакуолях може бути субстанція рожевого кольору – м'ясний сік. Він ще виявляється і біля пучків м'язових волокон.

Якщо фарш готували з м'яса зі шкірою так у ньому помітні фрагменти основи шкіри (дерми). Вони мають вигляд пластинок, які утворені щільно розташованими колагеновими волокнами (Рис. 7.2). У фарші виготовленого з м'яса риби з кістками, крім зазначених вище складових, виявляються фрагменти кісткової тканини.

Для покращення смакових якостей фаршу до нього додають харчові добавки. Серед них найбільш поширені цибуля, перець, лавровий лист і часник.

Фрагменти цибулі сіткоподібні. світло-рожевого кольору (Рис. 7.3). Вони утворені клітинами, які переважно мають прямокутну форму і щільно прилягають одна до одної. Ядра у цих клітинах переважно зміщені до оболонки. Цитоплазма клітин світла, часто з вакуолями і має пінистий вигляд.

Подрібнені плоди чорного перцю у фарші мають вигляд сітчастих структур фіолетово-рожевого кольору (Рис. 7.4, 7.5). Серед них можуть виділятися їх шкірка та паренхіма. Шкірка утворена двома шарами клітин. Поверхневий шар представлений епідермісом і вкритий кутикулою.

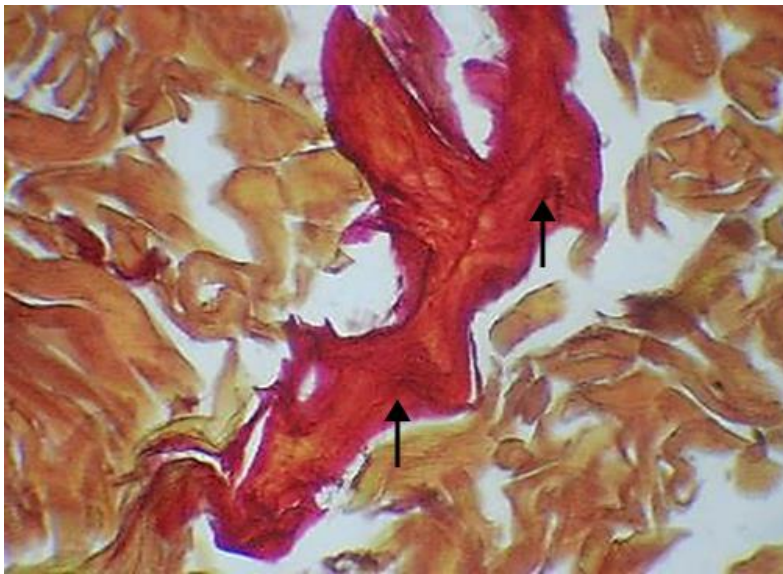


Рис. 7.2. Частинки дерми (показані стрілками) у подрібненому фарші з м'яса минтаю. Ван-Гізон, $\times 90$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)



Рис. 7.3. Фрагмент цибулі (стрілка) у подрібненому фарші з м'яса минтаю: Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

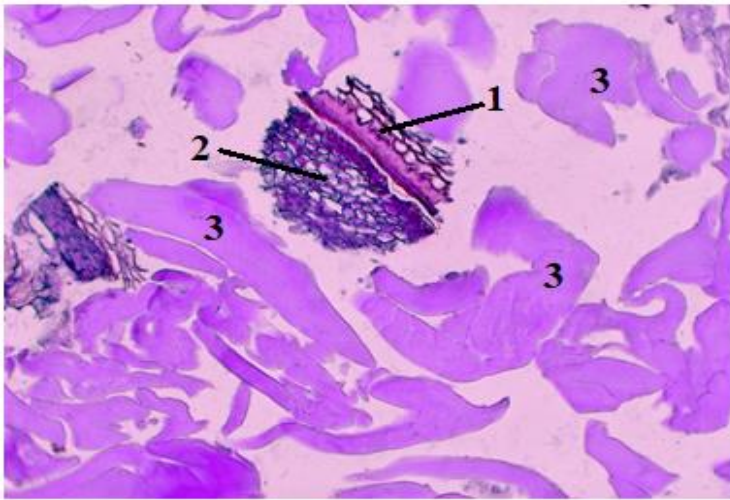


Рис. 7.4. Фрагмент чорного перцю у фарші: 1 – шкірка; 2 – паренхіма; 3 – м'язові волокна. Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

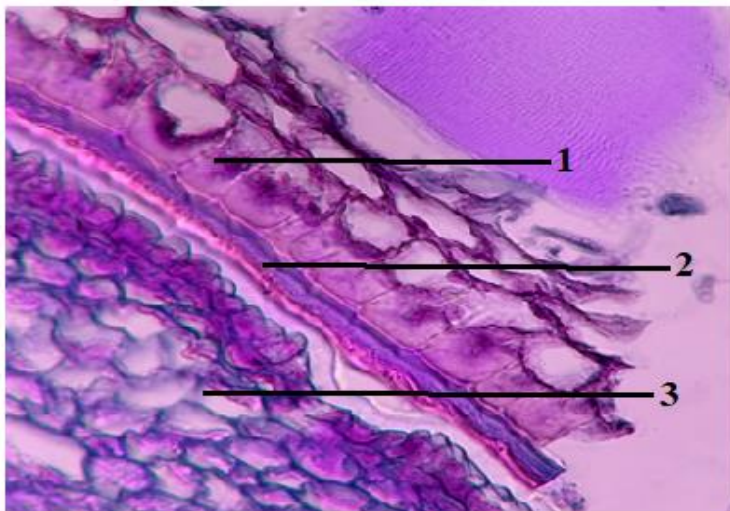


Рис. 7.5. Фрагмент чорного перцю у подрібненому фарші: 1 – поверхневий шар шкірки; 2 – глибокий шар шкірки; 3 – паренхіма. Гематоксилін і еозин, $\times 400$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

Епідерміс утворений одним шаром крупних клітин з слабо вираженим ядром, а кутикула має вигляд лусочок. Внутрішній шар шкірки утворений дрібними, щільно розташованими клітинами, які мають потовщені оболонки. Він має вигляд синьо-рожевої лінії. Паренхіма (м'якоть) утворена скупченнями клітин різної форми і розмірів (деформованих при висушуванні). Цитоплазма клітин забарвлена в слабо рожевий колір, а їх ядра не виражені. В цих клітинах містяться ефірні олії, а також піперин — головна активна речовина, яка надає перцю гостроти.

На гістопрепаратах фрагменти лаврового листа мають вигляд сітчастої структури чорно-фіолетового забарвлення (Рис. 7.6).

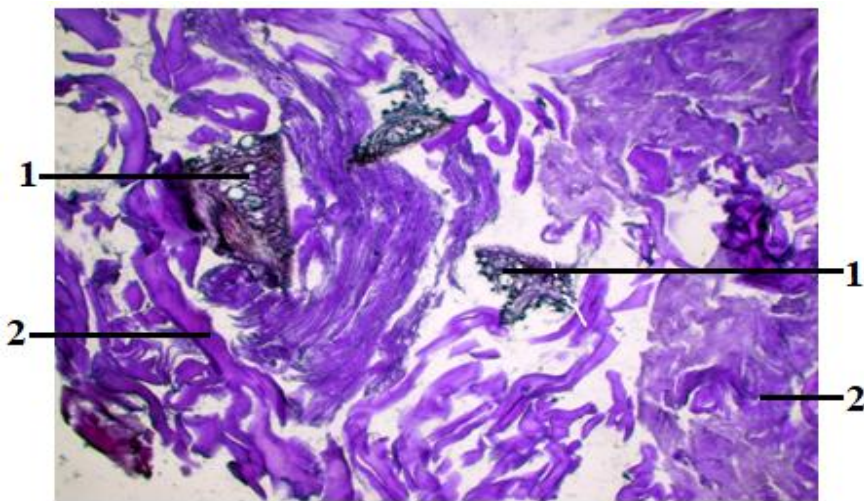


Рис. 7.6. Фрагменти лаврового листа у подрібненому фарші з м'яса мінтаю: 1 – фрагменти лаврового листа; 2 – м'язові волокна. Гематоксилін і еозин, $\times 40$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

Зовні на них помітний епідерміс, який утворений одним шаром крупних клітин, які вкриті товстою кутикулою. На нижній поверхні листа вона дещо тонша, ніж на верхній. Між

шарами епідермісу розташований мезофіл, який представлений декількома рядами щільно розташованих клітин (Рис. 7.7). Між клітинами мезофілу розташовані жилки (провідна система листка).

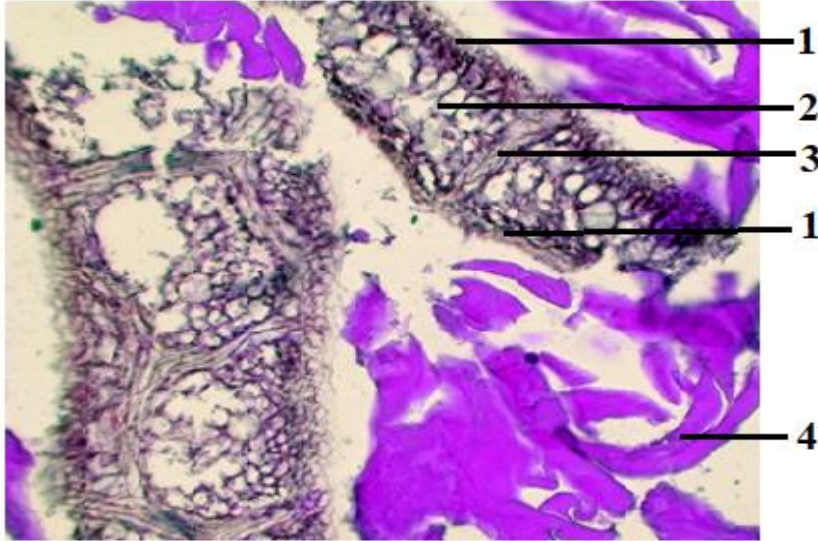


Рис. 7.7. Фрагменти лаврового листка у подрібненому фарші: 1 – епідерміс; 2 – паренхіма; 3 – жилка; 4 – м'язове волокно. Гематоксилін і еозин, $\times 400$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

Подрібнені шматочки часника мають вигляд сітчастих утворень сіро-рожевого кольору із зеленуватим відтінком, які розташовані між фрагментами м'язових волокон (Рис. 7.8). Утворення представлені скупченнями клітин у яких часто помітні зони росту окремих зубчиків (часточок) часника (Рис. 7.9). Клітини мають переважно овальну форму і неоднакові розміри. Цитоплазма більшості клітин має включення сіро-рожевого кольору. У частини клітин вона світла. На периферії окремих клітин помітні крупні темно-сині видовжено-овальні ядра.

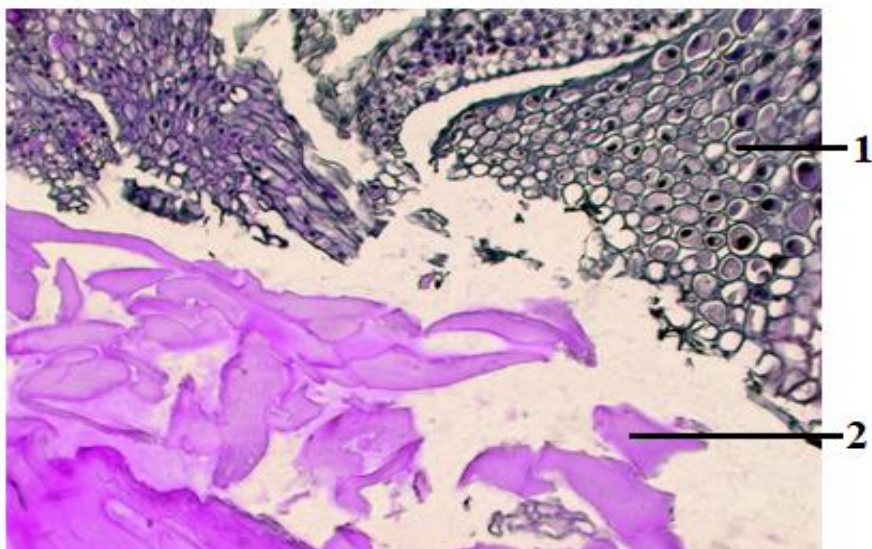


Рис. 7.8. Фрагмент часточки часника у подрібненому фарші: 1 –фрагмент часнику; 2 – м'язове волокно. Гематоксилін і еозин, $\times 100$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

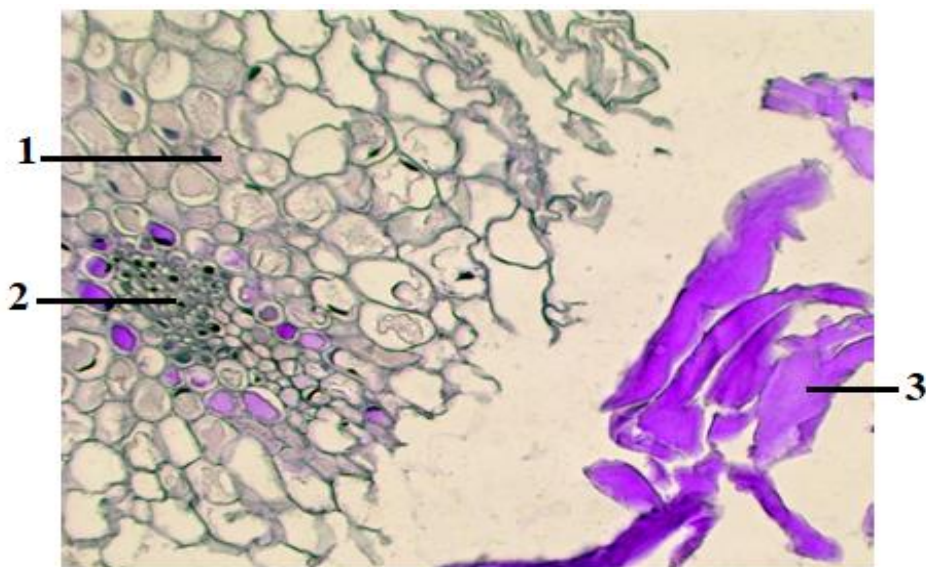


Рис. 7.9. Фрагмент часточки часника у подрібненому фарші: 1 – фрагмент часнику; 2 – зона росту; 3 – м'язове волокно. Гематоксилін і еозин, $\times 400$ (Препарат Хомича В.Т. і Усенко С.І.)

У кутерованому фарші фрагменти м'язових волокон не виявляються. Він має вигляд однорідної маси рожевого кольору в якій є багато вакуолей різного розміру і діаметру. У нього також помітні харчові добавки.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Що таке фарш?
2. Назвіть види фаршу.
3. Чим відрізняються між собою види фаршу?
4. Що виготовляють з фаршу?
5. М'ясо якої риби рекомендують для виготовлення фаршу?
6. Чи можна готувати фарш з мяса риби із шкірою?
7. Назвіть складові подрібненого рибного фаршу
8. Особливості мікроструктури м'язової тканини подрібненого фаршу.
9. Який вигляд має жирова тканина в подрібненому фарші?
10. Чим заповнені вакуолі в подрібненому фарші?
11. Чи помітні м'язові волокна в кутерованому фарші?
12. Чи помітні харчові добавки у кутерованому фарші?
13. Чим заповнені вакуолі в кутерованому фарші?
14. Назвіть смакові добавки фаршу.
15. Особливості мікроструктури цибулі.
16. Особливості мікроструктури перцю.
17. Особливості мікроструктури часнику.
18. Особливості мікроструктури лаврового листка.

Предметний покажчик

- Автоліз 188
Аміак водний 156
Апарат дихання 84
Апарат руху 56
Апарат травлення 66
Ареометр 154
Ацетон 156
Банки скляні 155
Барвники 162
Ваги лабораторні 154
Вата медична 156
Ватман 156
Виготовлення зрізів 173
Відбір проб 166
Включення цитоплазми 16
Внутрішня будова кальмарів 149
Внутрішня будова річкового рака 139
Внутрішня будова тіла риби 48
Внутрішня будова устриць 145
Гематоксилін 162
Гематоксилін Ерліха 162
Гематоксилін Бьомера 163
Гематоксилін Караці 163
Гематоксилін Вейгерта 164
Гладка мязова тканина 37
Гіалоплазма 15
Дозрівання м'яса риби 184
Еозин водорозчинний 156
Ендокринна система 112
Епітеліальна тканина 18
Еритроцити 21
Етиловий спирт 156
Етапи виготовлення гістопрепаратів 166
Ефір медичний 156
Зовнішня будова річкового рака 137
Зовнішня будова тіла риби 46
Зовнішня будова устриць 144
Завершення посмертного залякання 187
Засоби вимірювальної техніки 154
Зневоднення проб 157
Зовнішня будова кальмарів 147
Кров 20
Ксилол 156
Карболксилол 156
Кісткова тканина 25
Кислий фуксин 157
Кислота оцтова льодяна 156
Кислота пікринова 156
Лейкоцити 21
Лімфа 22
Лімфатична система 109
Лійка скляна 155
Матеріали 156
Мікроскоп світловий 178
Мікроскопія 178
Мікротом санний 172
Мікроструктура розмороженого м'яса 193
Мікроструктура солоного м'яса 197
Мікроструктура копченого м'яса 200

Мікроструктура в'яленого м'яса 207	Пухка волокниста тканина 22
Мікроструктура сушеного м'яса 207	Реактиви 156
Мікроструктура вареного м'яса 211	Свіжість м'яса риби 189
Мікроструктура смаженого м'яса 211	Серцево-судинна система 101
Мікроструктура м'яса рибних консервів 208	Сечо-статевий апарат 92
Мікроструктура рибного фаршу 214	Скелетна м'язова тканина 27
Мікроструктура смакових добавок 215	Скелетна тканина 24
Нервова система 118	Сполучна тканина 20
Нервова тканина 41	Термостати 155
Обладнання 155	Термометри 200
Органели 16	Тканини 18
Органи чуття 124	Тромбоцити 21
Основи цитології 13	Трубчасті органи 43
Основи загальної гістології 18	Ущільнення проб 171
Основи анатомії і спеціальної гістології 43	Фарбування зрізів 174
Парафін 156	Фарш 214
Паренхіматозні органи 45	Фіксування відібраних проб 170
Підготовка посуду 157	Формалін 171
Підготовка предметних стекол 157	Хлороформ-парафін 161
Посмертне розслаблення 185	Хрящова тканина 24
Посмертне залякання 186	Циліндри 155
Правила готування барвників 203	Цитоплазма 15
Правила готування реактивів 158	Чашки 155
Промивання зафіксованих проб 171	Шафа витяжна 155
	Шафа сушильна 155
	Шкіра 48
	Щільна волокниста тканина 24

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Шерман І. М., Пилипенко Ю. В., Шевченко П. Г. Загальна іхтіологія. К.: Аграрна освіта, 2009. 454с.
2. Михальчук Г. М. Рибні товари. Коломия, 2015. 88 с.
3. Романенко В. Д. Основи гідроекології : підручник / В. Д. Романенко. К. : Обереги, 2001. 728 с
4. Бортовий І.Ю. Кваліфікаційна магістерська робота. 2021.Отримано з:
http://eprints.library.odeku.edu.ua/id/eprint/9793/1/M%D0%9AR_Burtovoy_%D0%86_2021.pdf
5. Новгородська Н. В., Шуляк О. О. Технологія м'яса, м'ясопродуктів та риби. Методичні вказівки для лабораторно-практичних занять студентам денної та заочної форми навчання спеціальність 181 «Харчові технології». Вінниця: ВНАУ, 2018. 56 с.
6. Щербуха А. Я. Українська номенклатура іхтіофауни України / А. Я. Щербуха. К. : Зоомузей ННПМ НАН України, 2003. 50 с.
7. Головоногі молюски. 2024. Отримано з: https://s3-minsk.cloud.mts.by/datastorage/viazye/library/%D0%B3%D0%BE%D0%BB%D0%BE%D0%B2%D0%BE%D0%BD%D0%BE%D0%B3%D0%B8%D0%B5_%D0%BC%D0%BE%D0%BB%D0%BB%D1%8E%D1%81%D0%BA%D0%B8.pdf
8. Горальський Л. П., Хомич В. Т. Кононський О. І. Основи гістологічної техніки і морфофункціональні методи досліджень у нормі та при патології. Навчальний посібник. – Житомир: «Полісся», 2005. – 288 с.
9. Каханбор. Тодародес - японський літаючий кальмар. 2022. Отримано з:

<https://ua.fisheryfood.com/info/todarodes-japanese-flying-squid-72872064.html>

- 10.Клименко О.М., Хомич В.Т., Вовк Н.І., Воловик Г.П. Морфологія риб: навч. посіб., – Рівне, УДУВГП – 2002 – 107с.
- 11.Клименко О.М., Хомич В.Т., Вовк Н.І., Гриценяк І.І. Атлас гістології і гістохімії прісноводних риб. – Дніпропетровськ, «Поліграфіст» – 1999 – 69с.
- 12.Козий М.С., Шерман И.М. Гистоморфологические особенности ихтиофауны юга Украины – Херсон – 2011– 324с.
- 13.Коцюмбас І. Я., Коцюмбас Г. І., Щербентовська О. М. Експертиза напівфабрикатів м'ясних та м'ясо-рослинних січених мікроструктурним методом (Методичні рекомендації) – Львів: «Афіша» – 2012 – 80 с.
- 14.Коцюмбас І. Я., Коцюмбас Г. І., Щербентовська О. М. Експертиза ковбасних виробів гістологічним методом (Методичні рекомендації). Львів. 2012, 103 с.
- 15.Мельник О.П., Костюк В.В., Шевченко П.Г. Анатомія риб: Підруч./ Під ред. О.П. Мельника – К.: Центр учбової літератури, 2008, 624с.
- 16.Приліпко Т. М., Кадиш В. О., Косташ В. Б. та інші. Технологія переробки продукції рибництва. Кам'янець-Подільський: видавець Зилейко Д.І. 2010. 108 с.
- 17.Продовольчі товари (лабораторний практикум): навч.посіб. П 78/ Н. В.Притульська, Г. Б.Рудавська, В. А. Колтунов та ін. – К.: Київ, Нац.торгово-екон. ун-т, 2007. 505 с.
- 18.Прокопюк Р.Г. План-конспект уроку на тему "Ракоподібні". 2020. Отримано з: <https://vseosvita.ua/library/plan-konspekt-uroku-na-temu-rakopodibni-201857.html>

19. Сільське господарство України 2016 р. Статистичний збірник. – К.: Держкомстат України, 2017. С. 216.
20. Супронович А.В., Макаров Ю.Н. Культивируемые беспозвоночные. Пищевые беспозвоночные: мидии, устрицы, гребешки, раки, креветки. К.: Наукова думка, 1990, 261 с.
21. Споживання риби та рибопродуктів в Україні. URL: <http://edclub.com.ua/tegy/ryba-ta-ryboprodukty> (дата звернення: 29.11.2019)
22. Товстик В.Ф. Рибництво: навч. посіб. Х.: Еспада – 2004. – 266 с.
23. Хомич В. Т. Лекції з цитології, ембріології та гістології свійських тварин: навч. посіб. – К.: ТОВ «Аграр Медіа Груп» – 2013. – 296с.
24. Хомич В.Т., Баль-Прилипко Л.В., Мазуркевич Т.А., Стегней Ж.Г. Мікроструктурний аналіз м'яса і м'ясних продуктів: підручник /За ред. В.Т. Хомича. – К.: НУБіП України –2022. – 229с.
25. Хомич В.Т., Баль-Прилипко Л.В. Мікроструктурний аналіз м'яса і м'ясних продуктів: навч. посіб. /За ред. В.Т. Хомича. – К. –2018. – 114с.
26. Хомич В.Т., Дишлюк Н.В., Бирка В.С. Гістологія і ембріологія водних тварин: навч. посіб. /За ред. В.Т. Хомича – Житомир ПП«Рута» – 2013. – 268с.
27. Хомич В.Т., Дишлюк Н.В., Голембовська Н.В., Слободянюк Н.М., Усенко С.І. Мікроструктурний аналіз риби і морепродуктів: навч. посіб. /За ред. В.Т. Хомича. К.: ФОП Ямчинський О.В. 2022. 260 с.

Навчальне видання

**Хомич В.Т., Дишлюк Н.В., Усенко С.І.,
Слободянюк Н.М.**

**МІКРОСТРУКТУРНИЙ
АНАЛІЗ РИБИ І
МОРЕПРОДУКТІВ**

Підручник