П. А. Глаголев, В. И. Ипполитова

анатомия

сельскохозяйственных животных с основами гистологии и эмбриологии

УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ ДЛЯ ВЫСШИХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ

П. А. Глаголев, В. И. Ипполитова

АНАТОМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ С ОСНОВАМИ ГИСТОЛОГИИ И ЭМБРИОЛОГИИ

ИЗДАНИЕ ЧЕТВЕРТОЕ, ПЕРЕРАБОТАННОЕ И ДОПОЛНЕННОЕ

Под редакцией профессора И. А. СПИРЮХОВА и профессора В. Ф. ВРАКИНА

Допущено Главным управлением высшего и среднего сельскохозяйственного образования Министерства сельского хозяйства СССР в качестве учебника для зооинженерных факультетов сельскохозяйственных вузов

МОСКВА «КОЛОС» 1977

636.02
Г 52
УДК 636:611](075.8)

Глаголев П. А. и Ипполитова В. И.

Г 52 Анатомия сельскохозяйственных животных с основами гистологии и эмбриологии. Под ред. И. А. Спирюхова и В. Ф. Вракина. Изд. 4-е, перераб. и доп. М., „Колос", 1977.

480 с. с ил. (Учебники и учеб. пособия для высш. с.-х. учеб. заведений).

Учебник предназначен для зооинженерных факультетов с.-х. вузов. В нем изложены данные по анатомии животных и краткие сведения по цитологии, гистологии и эмбриологии. Приводятся особенности анатомического строения сельскохозяйственной птицы.

Настоящее издание в значительной степени переработано в соответствии с современным уровнем достижений науки и практики. Расширено описание функциональных особенностей ряда органов. Дополнены раздел „Эмбриология", ультраструктура органелл клетки и т. д.

Книга может быть полезной зооинженерам.

Г $\frac{40701-058}{035(01)-77}$ 196—77

636.02

© Издательство „Колос", 1977

ВВЕДЕНИЕ

Понятие об анатомии, гистологии, эмбриологии и смежных с ними дисциплинах. Анатомия (греч. anatome — рассечение, разрез) наука о форме и строении организма и отдельных его органов. Называется она так потому, что основным способом изучения строения организма и его частей является вскрытие трупа, расчленение его на части. Учение о форме и строении тела животного называется зоотомией (греч. zóon — животное и tomé — сечение) или, чаще, анатомией животных. Зоотомия в зависимости от задач, которые она перед собой ставит, делится на ряд самостоятельных дисциплин.

Описательная, или *системная, анатомия* изучает и описывает форму и строение органов животного по системам организма (система органов движения, пищеварения, нервная и др.). *Сравнительная анатомия* исследует в сравнении строение, форму и положение одноименных органов и их систем у животных разных классов (начиная с низших и кончая высшими), видов, пород, и тем самым дает большой материал для выяснения закономерностей строения и происхождения животных. *Топографическая анатомия* описывает местоположение и взаимоотношение различных органов в определенном участке организма. *Пластическая анатомия* изучает преимущественно внешнюю форму тела животного, строение, положение и взаимоотношение поверхностных частей тела в покое и движении. *Возрастная анатомия* занимается исследованием изменений величины, формы, строения и взаимоотношения различных органов животных в зависимости от возраста. Однако она разработана еще очень слабо.

Использование микроскопа с применением сложной методики приготовления препаратов для исследования мельчайших деталей строения разных органов животных способствовало возникновению ряда новых дисциплин, в том числе микроскопической анатомии, гистологии и эмбриологии. *Микроскопическая анатомия* (греч. micrós — малый и scopéo — вижу) занимается исследованием под микроскопом таких деталей строения разных органов животных, которые не видны простым глазом. Она называется еще *частной гистологией* в отличие от общей.

Общая гистология (греч. — histós ткань и lógos — учение) — наука о тканях в узком смысле слова, изучает общие для разных органов микроскопические структуры, называемые тканями. Углубленное микроскопическое изучение строения животного и растительного организма привело к выделению раздела биологии — учения об общей элементарной единице организма — *клетке*. Учение о клетке и ее жизнедеятельности получило название *цитологии* (греч. kýtos (cýtos) — сосуд, клетка и lógos — наука, учение).

Открытие половой клетки млекопитающих дало возможность изучать индивидуальное развитие в самые ранние периоды — в период дробления

оплодотворенной половой клетки (зиготы) и образования зародышевых листков. Учение о развитии зародыша называется эмбриологией (греч. émbryon — зародыш и lógos — учение), а самый процесс развития зародыша — *эмбриогенезом* (греч. émbryon — зародыш и génesis — происхождение, развитие). После того как в развивающемся организме сформируются определенные органы, он называется плодом, а дальнейший период его развития — *фетальным* (лат. foétus — плод) или *постэмбриональным* (лат. post — после и греч. émbryon — зародыш). После рождения наступает внеутробный, или *постфетальный* (постнатальный) (лат. post — после и foétus — плод), период развития животного. Иногда этот период не совсем точно называют постэмбриональным.

Индивидуальное развитие организма за все время его существования называется *онтогенезом* (греч. on — корень слова, ont — сущее, существо и génesis — развитие), а наука, изучающая индивидуальное развитие организма и закономерности этого развития, называется *онтогенией*. Историческое развитие вида (а не индивида) животного называется *филогенезом*, а наука о видовом развитии животного — *филогенией* (греч. phylé — племя, род + génesis — происхождение, развитие). Изучение филогенеза опирается на данные палеонтологии — учения об ископаемых (palaios — древний, ont — существующее, lógos — учение), сравнительной анатомии и эмбриологии.

Анатомия, гистология и эмбриология входят в состав более общей науки о форме, о закономерностях строения и развития животного организма, называемой *морфологией* (греч. morphé — форма и logos — наука), которая, в свою очередь, составляет часть широкой науки о жизни — биологии (греч. bios — жизнь).

Второй существенной составной частью биологии, тесно связанной с морфологией, является физиология, изучающая жизненные процессы организма.

Значение анатомии, гистологии, эмбриологии и связь их с зоотехническими дисциплинами. Анатомия, гистология и эмбриология имеют прежде всего общеобразовательное значение. Анатомия, гистология и эмбриология дают сведения о форме, строении и развитии разных органов животного и всего его тела, о характерных отличиях в их строении в связи с функциональной их деятельностью и условиями существования животного, а также об изменчивости организма под влиянием меняющихся условий его жизни (разведение, кормление, содержание и эксплуатация). Кроме того, знание анатомии, гистологии и эмбриологии помогает глубже усвоить специальные зоотехнические дисциплины. Например, для научной организации кормления сельскохозяйственных животных надо знать физиологические и биохимические процессы, происходящие в организме и характерные для разных видов животных. А для этого необходимо изучать особенности строения (анатомические и гистологические) и развития (онтогенеза и филогенеза) животного. Изучение экстерьера и интерьера животных также опирается на данные анатомии, гистологии, физиологии, онтогении и т. д. Совершенно очевидна тесная связь анатомии, гистологии и эмбриологии с ветеринарией.

Краткие данные по истории анатомии сельскохозяйственных животных, гистологии и эмбриологии. Анатомия сельскохозяйственных животных, как и гистология с эмбриологией, являются сравнительно молодыми дисциплинами и выделились из более древней морфологической науки — общей анатомии человека и животных. Поводом к изучению анатомии домашних животных явилось интенсивное развитие животноводства начиная с эпохи Возрождения. Преимущественное внимание в то время уделялось лошади, имевшей огромное значение в военном деле, в сельском хозяйстве, в

промышленности и транспорте, а в некоторых странах и в питании человека, что сохранило свое значение и в настоящее время.

В 1599 г. вслед за работами по анатомии человека Леонардо да Винчи и Везалия появилась работа К. Руини, в которой даны краткие сведения по анатомии лошади, изучением которой занимался и сам Леонардо да Винчи. В 1645 г. вышла книга Марка Аврелия Северина «Зоотомия Демокрита», названная так в знак уважения к древнегреческому философу-материалисту, много внимания уделявшему и изучению строения домашних животных.

В XVIII в. появились отдельные зоотехнические работы, в которых сообщались и краткие анатомические данные (Лафос Старший, Буржель, Лафос Младший). Более основательные анатомические сведения и определение задач анатомии животных даны Иозефом (Iosephi) в 1788 г. в книге «Анатомия млекопитающих животных». С начала XIX в. по мере накопления фактического материала во многих странах Европы стали выходить более полные учебники и даже руководства по анатомии домашних животных. Особенно ценными из них в настоящее время являются «Руководство по сравнительной анатомии домашних животных» Элленбергера и Баума и «Сравнительная анатомия домашних животных» И. Кольда.



В. И. Всеволодов (1790—1863)

Развитие анатомии, гистологии и эмбриологии в России, как и на Западе, совпадает с развитием высшего образования, с организацией университетов и медицинских школ. Из русских анатомов XVIII—XIX вв., оказавших влияние на развитие анатомии домашних животных, необходимо отметить М. И. Шеина (1712—1762), А. П. Протасова (1724—1796), З. Г. Зыбелина (1735—1805), Н. М. Максимовича-Амбодик (1744—1812), много работавших над созданием русской медицинской анатомии и анатомической терминологии. В 1805 г. на медицинских факультетах Московского, Харьковского и Казанского университетов были созданы первые кафедры, где занимались изучением анатомии сельскохозяйственных животных. Однако в Москве еще в 1804 г. доктором медицины, прозектором Московского университета И. С. Андреевским (1751—1809) было издано «Краткое начертание анатомии домашних животных для употребления учащихся медицине, ветеринарии в Императорском Московском университете». В 1837 г. была выпущена более полная анатомия домашних животных под названием «Краткая зоотомия или руководство к познанию строения тела домашних животных» А. Кизера.

В 1808 г. при Медико-хирургической академии (ныне Военно-медицинская академия им. С. М. Кирова) в Петербурге была организована особая ветеринарная школа, преобразованная затем в ветеринарное отделение академии, просуществовавшее до 1883 г. В этой академии сложилась первая медицинская анатомическая школа. Основателем ее был академик П. А. Загорский (1764—1846), который вел большую научную работу в области анатомии человека, пользуясь сравнительно-анатомическим методом исследования. В 1802 г. им выпущен первый русский учебник по анатомии человека.

В 1846—1847 гг. профессором той же академии В. И. Всеволодовым (1790—1863) издана «Анатомия домашних животных, преимущественно млекопитающих», в которой изложены сведения о скелете и внутренностях. В 1862 г. вышла из печати «Анатомия домашних животных (млекопитающих и птиц)», написанная учеником академика В. И. Всеволодова — А. О. Стржедзиньским (1823—1882). В учебнике даны система органов движения и учение о зубах.

Великая Октябрьская социалистическая революция создала невиданные условия для развития науки. Жизнь требовала большое количество разных специалистов, в том числе и морфологов. Быстро росли новые высшие школы, в том числе ветеринарные, появлялись специальные зоотехнические высшие учебные заведения. Стали организовываться всесоюзные съезды медицинских, ветеринарных и сравнительных анатомов, гистологов, эмбриологов и зоологов, на которых проводился широкий обмен мнениями ученых родственных специальностей. Морфологи все в большей мере овладевают марксистским диалектическим методом исследования.



Л. А. Третьяков (1856—1922)

В СССР сложились свои школы анатомов домашних животных и направления, изучающие не отдельные морфологические вопросы, а строение организма в связи с его функциями в сравнении с другими животными, в его индивидуальном и видовом развитии, по единому плану, общему для определенного направления. На формирование школ и особых направлений в анатомии домашних животных оказали определенное влияние работы медицинских анатомов П. Ф. Лесгафта, В. П. Воробьева, Н. И. Пирогова, В. Н. Тонкова, палеонтолога В. О. Ковалевского, сравнительного анатома и эмбриолога А. Н. Северцова.

Основной школой советских анатомов домашних животных считается Казанский ветеринарный институт, кафедра анатомии которого возглавлялась сначала профессором А. О. Стржедзиньским. Его сменил профессор Г. А. Чуловский, а последнего Л. А. Третьяков. В Казанском ветеринарном институте со дня его основания (1874) наибольшее значение придавалось изучению нервной системы. Анатомами, вышедшими из Казанской школы, возглавляются четыре направления в советской анатомии домашних животных. Сторонники трех направлений изучают сосудистую и нервную системы и одного — систему органов произвольного движения. Основоположниками этих направлений являются ученики профессора Л. А. Третьякова (1856—1922) — Д. М. Автократов, А. Ф. Климов, А. И. Акаевский.

Анатомами Казанской школы и их учениками в советское время написаны почти все учебники по анатомии сельскохозяйственных животных для различных специалистов сельского хозяйства. В советское время появились учебники и учебные пособия по анатомии и гистологии сельскохозяйственных животных и на других языках народов СССР — академика А. Н. Натишвили (на грузинском языке), профессора Ю. Т. Техвера (на эстонском языке), а третье издание учебника А. Ф. Климова и А. И. Акаевского переведено на армянский, венгерский, китайский, корейский, польский и сербский языки.

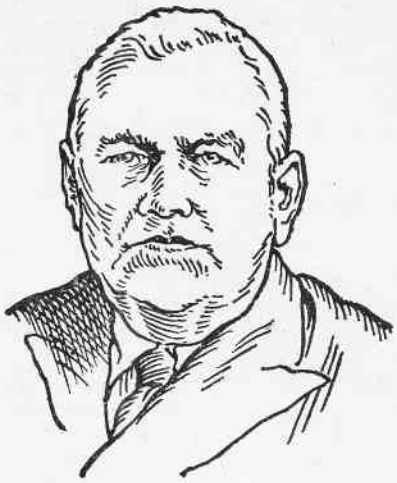
Впоследствии А. И. Акаевским написана в одном томе специальная анатомия домашних животных для ветеринарных вузов, которой пользуются все ветеринарные учреждения.

Перед анатомами в советское время стала необходимость более широко обобщать вопросы роста и развития домашних животных и взаимоотношения различных систем организма. Развитию этих вопросов в большой мере содействовали представители Московского и Киевского университетов профессора С. Н. Боголюбский и Б. А. Домбровский, а также профессор ТСХА Н. П. Чирвинский. Профессор С. Н. Боголюбский изучает происхождение, влияние доместикации и морфологические закономерности роста домашних животных. Главное внимание обращается им на проблему, связанную с развитием и ростом отдельных систем органов тонкорунных овец, а также на анатомию некоторых разводимых диких животных.

Действительный член Академии наук Казахской ССР заслуженный деятель науки профессор Б.А. Домбровский также является основоположником особой школы в анатомии домашних животных. Под его руководством выполнено наибольшее количество научно-исследовательских работ по сравнительно-анатомическому исследованию вентральной туловищной мускулатуры млекопитающих. Этими вопросами занимались и его ученики: профессора М. Ф. Волкобой, В. Г. Касьяненко, В. В. Колесникова, А. Ф. Максименко, Ф. М. Мухамедгалиев и др. Этой школой установлены закономерности эволюции и дифференциации указанной мускулатуры, разработана новая схема классификации туловищной мускулатуры. В последние годы профессор Б. А. Домбровский занят разработкой новой системы сравнительной морфологии. Один из первых учеников профессора Б.А. Домбровского — действительный член Академии наук Украинской ССР профессор В. Г. Касьяненко и его ученики в настоящее время занимаются преимущественно выяснением широкого вопроса о приспособительных изменениях в



А. Ф. Климов (1878—1940)



Д. М. Автократов (1868—1953)

суставах конечностей млекопитающих. Работа эта ведется на основе сравнительно-анатомического и функционального изучения с привлечением палеонтологического и онтогенетического материала, а в ряде случаев с применением экспериментального метода исследования.

Н. П. Чирвинский (1848—1920), профессор Петровского сельскохозяйственного института (ныне ТСХА), экспериментально доказал, что на развитие и рост скелета сельскохозяйственных животных в разные периоды их жизни огромное влияние оказывает кормление. Соответствующим типом кормления в молодом возрасте можно изменить формы тела животного, воздействовать на его способность лучше или хуже оплачивать корм, получать различные по скороспелости и уровню продуктивности животных.

Последователи Н. П. Чирвинского — А. А. Малигонов, Г. Ф. Расходов, П. Л. Пшеничный, К. Б. Свечин и их ученики, занимаясь зоотехнией, продолжают исследования и по этому вопросу.

Близкими к работам Н. П. Чирвинского и С. Н. Боголюбского о закономерностях постфетального роста скелета домашних животных являются исследования В. Я. Броварa (1888—1952). Он изучал, кроме того, особенности строения и функции системы органов движения копытных животных с точки зрения законов механики.

Наиболее многочисленная школа сложилась под руководством заслуженного деятеля науки профессора А. Ф. Климова (1878—1940) — профессора А. И. Акаевский, Н. И. Акаевский, В. В. Александровский, А. В. Арсеньев, Б. В. Богородский, П. А. Глаголев, Д. И. Заверткин, С. В. Иванов, И. Ф. Мокров, О. Е. Пахоменко, П. П. Преображенский, С. М. Смиренский, И. А. Спирюхов. Этой школой в сравнительно-анатомическом аспекте исследованы характерные особенности внутренней структуры, функции и развития мышц лошади. Изученные разные типы строения мышц млекопитающих получили всеобщее признание, имеют теоретическое и практическое значение.

Под руководством П. А. Глаголева велись работы по выяснению морфологических особенностей мускулатуры и скелета сельскохозяйственных животных в связи с возрастом и условиями их содержания, а также изучался химический состав мышц разного типа макро- и микроструктуры.

Новым в изучении анатомии сельскохозяйственных животных в последний период является использование рентгеновских лучей. Пионером в этом деле является профессор Г. Г. Воккен, который при помощи рентгенографии изучает скелет различных животных в его развитии. Им собран и обработан огромный материал, имеющий большое теоретическое и практическое значение в ветеринарии и зоотехнии. Успешно развивается анатомо-рентгенографическое изучение кровоснабжения костей сельскохозяйственных животных профессором В. Г. Амалицким, профессором А. Ф. Ханжиным разработан метод координатной мерометрии в топографо-анатомических исследованиях.



П. А. Глаголев (1896—1972)

Большое внимание советскими анатомами уделяется организации новых кафедр анатомии и музеев при них. В этом отношении видное место принадлежит профессорам А. Ф. Климову, С. М. Смиренскому и Б. К. Гиндце (1881—1953). Б. К. Гиндце известен, кроме того, и как автор монографии по изучению кровоснабжения головного мозга человека и животных на основе разработанной им безынъекционной методики. Ему принадлежит также первое учебное пособие по анатомии сельскохозяйственных животных для зоотехнических вузов.

Сравнительно-анатомический метод исследования, применяемый советскими морфологами, позволит собрать большой фактический материал по многим видам животных почти по всем отделам анатомии, в особенности по остеологии, миологии, ангиологии, нейрологии.

Развитие гистологии связано с изобретением и усовершенствованием микроскопа (конец XVI — начало XVII в., Иоганн Янсен и Галилей). Однако применение микроскопа в научных целях началось только со второй половины XVII в. и связано с именем английского физика Роберта Гука, открывшего растительную клетку. Открытие Гука подтвердил итальянский анатом Марчелло Мальпиги (1628—1694), который, пользуясь микроскопом, описал много деталей строения различных органов животных. Значительный вклад в развитие гистологии этого периода сделали голландцы А. Левенгук (1632—1723) и Ф. Рейша (1638—1731), немец И. Леберкюн (1711—1756), швейцарец А. Галлер (1708—1777), русский А. М. Шумлянский (1748—1795), француз Биша (1771—1802) и др.

С изобретением ахроматического микроскопа гистологические исследования стали развиваться быстрым темпом и в различных направлениях. Из морфологов, пользовавшихся этим новым типом микроскопа в период становления гистологии как самостоятельной науки, следует отметить крупных немецких ученых Иоганна Мюллера (1801—1858) и Ф. Генле (1809—1885). Большое значение в дальнейшем развитии гистологии имели обобщения ученых Ф. Лейдига (1853) и А. Келликера (1855). Ими дана классификация тканей, дошедшая до нашего времени.

Основоположником русской гистологии является А. М. Шумлянский, который в своем исследовании микроскопического строения почек представил картину ее строения, соответствующую уровню науки его времени. Много лет спустя (1840) Боумен наблюдал наличие в почках двухстенной оболочки, которую назвали боуменовой капсулой.

Русскими учеными проделана большая работа во всех разделах гистологии, особенно в нейрогистологии, основа которой была заложена Н. М. Якубовичем (1817—1879) и Ф. В. Овсянниковым (1827—1906). В развитии нейрогистологии большое значение имеют работы А. И. Бабухина, И.Ф. Огнева, К. А. Арнштейна, М. Д. Лавдовского, А. С. Догеля, А. Н. Мирославского, А. А. Заварзина, Б. И. Лаврентьева, И. Ф. Иванова, Н. Г. Колосова. Трудами И. Пуркине, М. Шлейдена и Т. Шванна создан новый отдел гистологии — *цитология* и разработана клеточная теория строения организмов.

Развитие эмбриологии. Основоположниками современной научной эмбриологии являются К. Ф. Вольф, Х. Г. Пандер, К. М. Бэр, А. О. Ковалевский и И. И. Мечников.

К. Ф. Вольф (1733—1794) впервые установил возникновение кишечной и нервной трубок путем постепенного развития складок зародышевых листков. В 1759 г. он защитил свою знаменитую диссертацию на тему «Теория развития». В этой работе Вольф выступил защитником теории *эпигенеза*, утверждающей, что развитие организма происходит путем преобразования бесструктурной массы зародыша — зиготы, и резко критиковал распространенную в то время теорию *преформации*, полагавшей, что развитие организма происходит путем роста отдельных органов, уже существующих в половых клетках. Х. Г. Пандер (1794—1865), изучая цыпленка, установил, что развитие его тела и различных органов происходит из трех зародышевых листков.

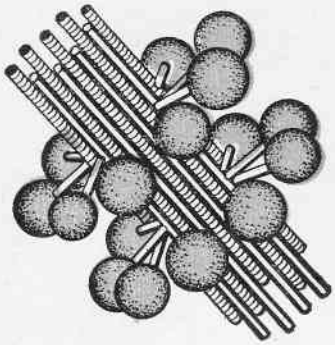
Но только благодаря работам К. М. Бэра (1792—1876) эмбриология была поставлена на твердую теоретическую основу. Главными его работами были «О происхождении яйца млекопитающих» (1827) и «История развития животных» (1828—1837). К. М. Бэр открыл и описал яйцеклетку млекопитающих, спинную струну. Ему же при-

принадлежит открытие закономерности, заключающейся в том, что при развитии зародыша позвоночных сначала появляются признаки типа, затем класса, отряда, наконец, вида и в самое последнее время появляются особенности индивида.

А. О. Ковалевский (1840—1901) своими работами по изучению развития ланцетника и ряда беспозвоночных установил связь между позвоночными и беспозвоночными и обосновал идею о единстве развития животных. Работы А. О. Ковалевского были очень высоко оценены Ч. Дарвином. И. И. Мечников (1845—1916) на основании исследований беспозвоночных медуз и губок создал теорию происхождения многоклеточных — теорию фагоцителлы, или паренхимеллы. Работы А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова не только заложили и в значительной мере развили основы эмбриологии беспозвоночных, но и положили начало сравнительной эмбриологии.

Большой вклад в развитие эмбриологии сделали П. П. Иванов, Д. И. Филатов и др. Из современных советских эмбриологов следует выделить Г. А. Шмидта, изучающего утробный период развития позвоночных, особенно крупного рогатого скота.

В настоящее время перед советскими анатомами, гистологами и эмбриологами сельскохозяйственных млекопитающих и домашних птиц стоят задачи дальнейшего развития созданных направлений в изучении морфологии домашних животных и разводимых пушных зверей, разработка теоретических положений и новых методов исследования, большей связи морфологии с точными науками, особенно с биохимией и биофизикой, большего приближения ее к практическим потребностям сельского хозяйства, особенно по изучению влияния на рост и развитие разных систем организации различных приемов разведения (чистопородное и помесное), кормления, содержания и эксплуатации.



Часть первая

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ ПО ЦИТОЛОГИИ — БИОЛОГИИ КЛЕТКИ

ПОНЯТИЕ О КЛЕТКЕ

Организм высших животных состоит из микроскопических элементов — клеток и ряда их производных — неклеточных образований. Значение клетки в многоклеточном организме определяется тем, что через нее передается наследственная информация, с нее начинается развитие многоклеточных животных; благодаря деятельности клеток образуются неклеточные структуры (например, волокна) и основное вещество, которые вместе с клетками образуют ткани и органы, выполняющие специфические функции в сложном организме.

Изучением клеток занимается раздел гистологии — цитология (cýtos — клетка, logos — учение). Начало цитологии относится ко времени открытия клетки Р. Гуком (1665). Исследуя под микроскопом срез пробки, Гук обнаружил, что она состоит из отдельных ячеек с довольно толстыми стенками, которые он назвал клетками (cellula — лат., cýtos — греч.) или коробочками. Позже Гук и другие исследователи обнаружили клетки и в других растительных тканях. Животые клетки в силу того, что они мельче, и не имеют хорошо выраженных вторичных оболочек, как растительные,были обнаружены позднее. Одним из первых животную клетку (эритроцит крови) увидел А. Левенгук, а первые специальные исследования животных клеток провел итальянец М. Мальпиги. В XVIII в. уже многие исследователи видели и описывали клетки различных животных. В начале XIX в. И. Пуркине и его ученики установили, что животные клетки («зернышки» или «тельца») не имеют оболочек, а состоят из массы — протоплазмы (protos — первый, plasma — слизь). Ими же открыто и описано ядро (1830).

Почти одновременно (1833) Р. Броун открыл ядро в растительных клетках. Последователи Пуркине обнаружили некоторые специальные образования клеток, например реснички и др. Заслугой Пуркине и его учеников

является то, что ими установлено много общего в строении клеток разных органов животного и что организм всех животных состоит из клеток. По мере накопления сведений о клетке менялось и представление о ней. Первые исследователи считали клетки полостями, отделенными друг от друга плотными стенками, общими для соседних клеток. Позже выяснилось, что каждая клетка имеет свою собственную оболочку. Клетки стали называть пузырьками или мешочками, причем оболочке этих пузырьков придавалось особенно большое значение.

К середине XIX в. естествоиспытатели обращаются к изучению протоплазмы, и в 1861 г. клетку определяют уже как комочек протоплазмы с находящимся внутри нее ядром. Однако термин «клетка» прочно удержался в науке. В последнее время исследование клетки принимает морфобиохимико-физиологический характер.

С современной точки зрения клетка — это главная форма организации живой материи, представляет собой целостную живую систему, состоящую из цитоплазмы и ядра, взаимодействие которых в определенных условиях среды определяет жизненность всей системы.

КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ

В результате огромного количества микроскопических исследований в XVII—XVIII вв. накопился богатый фактический материал о строении растительных и животных организмов. Однако присущий феодализму метафизический образ мышления, который господствовал в то время, не способствовал теоретическим обобщениям этих фактов. Рассматривая природу как случайное скопление предметов, сотворенных сверхъестественной силой, не связанных друг с другом и не изменяющихся, метафизика оставляла ученым лишь возможность созерцать природу. Исключалась постановка вопроса об естественнонаучном объяснении природы. Без обобщения же и объяснения микроскопические сведения не могли быть поставлены на службу человеку. В результате наблюдался упадок интереса к гистологическим исследованиям.

Положение изменилось к началу XIX в. Победное шествие капитализма потребовало развития науки и техники и утвердило мысль о изменяемости общества и природы. На смену метафизике и в биологию постепенно приходят эволюционные идеи, наиболее совершенной формой которых является дарвинизм. С точки зрения эволюционной теории органическая природа представляет собой единое связанное и непрерывно изменяющееся целое, а не случайное скопление неизменных форм: мир растений и животных, равно как низко и более высокоорганизованные формы, оказываются едины по происхождению, то есть все ныне существующие организмы находятся в родственной связи друг с другом. Отсюда вытекает, что организация высших животных может быть понята при сравнении с низшими, родственными им организмами. Такой взгляд на природу дал возможность привести в систему разрозненные гистологические факты. В результате ожил интерес к микроскопическим исследованиям и появились более или менее серьезные обобщения накопленных сведений.

Одним из крупнейших обобщений в гистологии первой половины XIX в. была клеточная теория, которая вышла за рамки гистологии и приобрела общебиологическое значение. Подготовлена она трудами многих ученых (Я. Пуркине, П. Ф. Горянинов, И. Мюллер, Г. Валентин, Я. Генле, Ф. Мейен, М. Шлейден, Э. Гурльт и др.), но наиболее стройно и обоснованно она была изложена в 1839 г. в знаменитой работе Т. Шванна «Микроскопиче-

ские исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений.

Сущность первичной клеточной теории заключалась в следующих положениях. 1. Основой строения как животных, так и растений является клетка, причем клетки этих двух групп организмов, несмотря на некоторые различия, имеют общие принципы строения. 2. Сложные многоклеточные организмы развиваются из более простых путем увеличения количества клеток и их дифференцировки. 3. Сама клетка рассматривалась как структура, возникающая из более простого — неоформленной цитобластемы путем процесса, близкого к кристаллизации. И хотя это представление оказалось неверным, но прогрессивной была сама мысль о возникновении сложного из простого, а также вытекающая из этого представления идея о едином способе возникновения клеток у различных организмов, что в дальнейшем и подтвердилось. 4. Клетке приписывалась способность к самостоятельной жизнедеятельности, а организм представлялся как простая совокупность всех клеток. Это неверное положение сыграло отрицательную роль в дальнейшем развитии клеточной теории. Однако три первых положения были весьма прогрессивными, что и дало основание Ф. Энгельсу высоко оценить первичную клеточную теорию, поставив ее в ряд с такими крупными открытиями, как закон превращения энергии Ломоносова — Лавуазье и эволюционная теория Дарвина. «Только со времени этого открытия стало на твердую почву исследование органических, живых продуктов природы — как сравнительная анатомия и физиология, так и эмбриология. Покров тайны, окутывавший процесс возникновения и роста и структуру организмов, был сорван. Непостижимое до того времени чудо предстало в виде процесса, происходящего, согласно тождественному по существу для всех многоклеточных организмов закону»*.

Прогрессивность первичной клеточной теории состояла, во-первых, в том, что она подводила прочный естественнонаучный фундамент под материалистический взгляд на органическую природу как на единое и неразрывное целое, непрерывно саморазвивающееся и изменяющееся. Это единство усматривалось, в частности, в том, что растительные и животные организмы состоят из клеток, которые в общих чертах сходны друг с другом. Идея единства шла на смену метафизической, поддерживаемой церковью и феодалами теории творческого акта и пробивала себе дорогу с трудом. Клеточная же теория подтверждала, что многочисленные растения и животные имеют много общего потому, что все они постепенно развились из единого источника и благодаря общности происхождения находятся в родстве друг с другом, тогда как церковь учила, что они сотворены богом независимо друг от друга и потому не связаны друг с другом.

Вторым крупным завоеванием первичной клеточной теории была идея развития сложного из более простого. Она подтверждала диалектико-материалистический взгляд на природу как на результат постепенного процесса саморазвития материи и опровергала метафизический взгляд на нее как на нечто раз навсегда данное и неизменное.

Клеточная теория способствовала дальнейшему изучению клетки. В результате углубляются представления об этой важнейшей структурной единице живой материи. Становится все более очевидным, что основные части клетки — это не оболочка, а цитоплазма и ядро. К этому времени относится открытие деления растительных (И. Д. Чистяков, 1874; Э. Страсбургер, 1875) и животных (П. И. Перемежко, 1878; В. Флемминг, 1879) клеток, что явилось существенным подтверждением клеточной теории.

---

* Ф. Энгельс. Диалектика природы. Госполитиздат, 1955, стр. 155.

Однако к концу XIX в. в клеточной теории наряду с разработкой верных положений усиливаются элементы метафизичности, которые были ей присущи уже в самом начале. На эволюцию клеточной теории сильное влияние оказали Р. Вирхов и его последователи. Вирхов (1821—1902) был крупным ученым, но стоял на антиэволюционных позициях и не разделял учения Дарвина. Поэтому он и особенно его последователи усилили в клеточной теории черты метафизичности, которые не имели ничего общего с идеей развития.

Так, 1. Организм понимался как простая сумма клеток, наделенных всей полнотой жизненных свойств, как «государство», «гражданство», «гражданами» которого являются клетки. Между тем организм не простая сумма клеток, независимых друг от друга, а единая, целая система. В этой системе клетка лишь часть, зависящая от целого и выполняющая в интересах этого целого определенную функцию. Эта функция не может быть сведена к функции целого, подобно тому как свойства воды несводимы к простой сумме свойств кислорода и водорода. Взгляд на организм как на арифметическую сумму самостоятельных клеток отразился на создании Вирховым *теории целлюлярной патологии*. Согласно этой теории, заболевания рассматриваются как местное явление, связанное с расстройством функции лишь клеток того или другого органа. Поэтому лечебные мероприятия сводятся лишь к воздействиям на данный орган.

В противоположность этой теории в русской медицине трудами С. П. Боткина и И. П. Павлова была создана *идея «нервизма»*. Эта идея исходит из того, что организм есть целое, а каждая часть подчинена ему, причем нервная система является высшим координирующим центром, который неразрывно связан с внешней средой. Отсюда логически вытекает, что лечебные меры должны касаться всего организма.

«Как ясно каждому, — писал И. П. Павлов, — живой организм представляет крайне сложную систему, состоящую из почти бесконечного ряда частей, связанных как друг с другом, так и в виде единого комплекса с окружающей природой и находящихся с ней в равновесии*.

2. Клетка тела рассматривалась как элементарный организм, наделенный всеми жизненными свойствами. Живое только то, что состоит из клеток. Это положение не выдерживает критики с точки зрения современного естествознания. Еще Энгельс писал, что даже бесструктурный белок обнаруживает все существенные функции жизни. В настоящее время известно много организмов, которые построены не из клеток, например вирусы, бактериофаги, бактерии, некоторые водоросли (каулерпа вошерия и др.), миксомицеты и др. С другой стороны, в организме многоклеточных, кроме клеток, также имеется огромное количество неклеточного (межклеточного) вещества, которое обнаруживает способность к обмену веществ и, следовательно, является живым. Масса этого вещества даже превышает массу клеток.

Однако персонификация клетки на определенной стадии развития естествознания сыграла положительную роль тем, что привлекла внимание исследователей к клетке и способствовала более глубокому, хотя и изолированному ее исследованию. В дальнейшем становилось все очевиднее, что изучение частей, в том числе и клеток организма, в отрыве от целого без учета регулирующего воздействия нервной системы и влияний внешней среды не позволяет глубоко вскрыть сущность жизнедеятельности целого организма.

---

* И. П. Павлов. «Полн. собр. трудов», т. II. Изд-во АН СССР, 1946, стр. 452.

В современной клеточной теории отражено все лучшее, что было достигнуто учеными прошлого, углублены представления о клетке и критически пересмотрены те положения, которые не выдержали испытания времени. Современная цитология развивается в содружестве с молекулярной биологией, и это позволяет глубже разобраться в жизнедеятельности клетки.

1. В современной клеточной теории подчеркивается, что клетка лежит в основе строения всех многоклеточных организмов, что клетки различных организмов, несмотря на частные различия, имеют общие принципы строения и образуются у всех организмов путем деления. Это свидетельствует о единстве живой природы.

2. Клетка рассматривается как основная и наиболее важная, но не единственная форма организации живой материи. Наряду с ней существуют вирусы, бактериофаги, волокнистые и другие образования, являющиеся также живыми, хотя и неклеточными.

3. Клетка, обладающая большой сложностью строения, возникла на определенной ступени развития органической материи из более простых форм, то есть клетка имеет длительную историю развития (филогенез).

4. Вновь образующиеся клетки сложного многоклеточного организма способны изменяться, развиваться, приобретать новые качества, то есть клетки имеют и индивидуальную историю развития — онтогенез, который подчинен онтогенезу всего организма.

5. Клетка в системе многоклеточного организма является частью его. Поэтому индивидуальное развитие, форма и функция клеток зависят от всего организма. По мере развития организма создаются условия для образования разнокачественных клеток. Даже один факт увеличения количества клеток приводит к тому, что клетки оказываются в различных условиях, и поэтому их индивидуальное развитие протекает по-разному. В результате клетки по строению и функции становятся разнокачественными, более или менее специализированными, и хотя они теряют способность при изоляции развиваться в новый организм, но хорошо выполняют отдельные функции в сложном многоклеточном организме. Это явление называется *дифференцировкой*. Однако функция целого организма не является суммой функций отдельных клеток. Функция целого есть качественно новое явление, подобно тому как сокращения отдельных мышечных волокон отличаются от движения целой конечности, которое ими обусловлено.

6. Возникшее в эволюции расчленение тела на клетки прочно закрепилось в связи с тем, что оно дает организму ряд преимуществ:

а) благодаря расчлененности на клетки значительно увеличивается поверхность, через которую осуществляется обмен веществ. В силу этого интенсивность обмена веществ в многоклеточном организме значительно возрастает по сравнению с обменом в такой же массе живого вещества, но не расчлененного на клетки. Повышение обмена веществ влечет за собой повышение жизнедеятельности всего многоклеточного организма;

б) организм, расчлененный на клетки, обычно бывает значительно крупнее неклеточных организмов (простейших, бактерий и др.), которые имеют обычно микроскопическую величину тела. Увеличение размеров тела позволило животным освоить новые условия существования;

в) в многоклеточном организме клетки дифференцированы, то есть различаются по форме и функции. Благодаря этому каждая группа клеток оказывается специализированной и выполняет лишь определенную функцию, но выполняет ее весьма совершенно. Такая специализация сильно повышает приспособленность всего организма к внешней среде;

г) расчлененность на клетки облегчает обновление частей организма.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ КЛЕТКИ И ЕЕ ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА

Элементарный состав клетки (протоплазмы). Чтобы четко представить себе биологические и физико-химические свойства тканей, необходимо знать химический состав протоплазмы клетки. Кроме воды, в протоплазме находится большое количество элементов. Тончайшими химическими исследованиями обнаружено, что из 104 элементов периодической системы Д. И. Менделеева в состав протоплазмы входит 96. Четыре элемента — углерод, кислород, водород и азот — составляют примерно 96% массы тела человека или животного. На долю других четырех элементов — кальция, фосфора, калия и серы — приходится только 3 %, а на все остальные — примерно 1%. Содержание отдельных элементов в протоплазме составляет доли процента, и одни из них встречаются в одних клетках, другие — в других. Так, для клеток щитовидной железы характерно присутствие йода, не имеющегося в клетках других органов. Таким образом, уже в элементарном составе живого обнаруживаются черты общности и различия отдельных клеток.

Особую группу составляют так называемые микроэлементы. Общими чертами их является, во-первых, то, что они оказывают действие в крайне ничтожных дозах (в пределах 10^{-8}—10^{-12}%); во-вторых, каждый из них действует специфически и не может быть заменен другим элементом. Есть основание считать, что микроэлементы — это катализаторы, играющие важную роль при превращении веществ в клетке. Установлено, что ряд микроэлементов принимает участие во внутриклеточном обмене, оказывая влияние на рост и развитие, участвуя в процессах синтеза гормонов и витаминов. Так, медь вместе с белками образует ферменты, а йод, барий, кобальт, марганец, цинк, алюминий ускоряют работу некоторых ферментов. Отдельные микроэлементы изменяют физическое состояние коллоидных растворов. Например, алюминий повышает вязкость и понижает проницаемость.

Вещества, входящие в состав клетки. Разнообразные химические элементы находятся в клетках в виде органических и неорганических соединений.

Органические вещества являются тем субстратом, без которого невозможна особая форма движения материи, называемая жизнью. Причины этого кроются в особенностях строения органических веществ, относящихся к полимерам. Молекулы полимеров имеют гигантские размеры и состоят из сотен и тысяч более простых соединений, называемых мономерами. Последние, соединяясь друг с другом, образуют длинные цепи. Такое строение позволяет полимерам совмещать свойства устойчивости и изменчивости. Огромные молекулы полимеров не подвержены броуновскому движению, и потому на основе их возможна пространственная организация сложных химических реакций. Изменение последовательности мономеров и пространственного размещения полимерных цепей отражается на свойствах вещества.

Важнейшими органическими веществами являются: белки, жиры, углеводы, нуклеиновые кислоты и аденозинтрифосфорная кислота (АТФ).

Белки. Элементарный состав белков представлен углеродом (около 50%), кислородом (приблизительно 25%), азотом (в среднем 16%), водородом (до 8%) и серой (0,3—2,5%). В некоторых белках в небольшом количестве присутствуют фосфор, железо, магний, марганец и другие макро- и микроэлементы. Белки составляют 50—70% сухого вещества тела животного. Именно с белками неразрывно связаны основные проявления жизни клетки; особенностями белков в большей мере определяются свойства отдельных

клеток, тканей, органов и целых организмов. В отношении белка еще Ф. Энгельс писал: «Повсюду, где мы встречаем жизнь, мы находим, что она связана с каким-либо белковым телом, и повсюду, где мы встречаем какое-либо белковое тело, не находящееся в процессе разложения, мы без исключения встречаем и явления жизни»*.

Биологическая роль белков состоит прежде всего в том, что они лежат в основе строения различных компонентов клеток и тканей, причем специализированные структуры именно благодаря белкам осуществляют свои основные функции. Так, белки мышц ответственны за способность этих тканей сокращаться, белки эритроцитов — за способность их переносить кислород и т. д. Обладая, как полимеры, одновременно устойчивостью и изменчивостью, белки ответственны (вместе с нуклеиновыми кислотами) как за постоянство различных структур и процессов, совершающихся в клетке, так и за способность их ограниченно изменяться. Последнее дает возможность живым существам приспосабливаться к меняющимся условиям жизни.

Белки состоят из аминокислотных остатков, соединенных пептидными связями. Всего в белки входит примерно 20 разных аминокислот. Последовательность чередования этих двадцати мономеров дает чрезвычайно большое количество комбинаций разнообразных белковых молекул и тем самым определяет специфичность и биологическую активность белков. Аминокислоты — это производные карбоновых кислот, у которых один или несколько атомов водорода замещены на аминогруппу (—NH_2). Аминокислоты, входящие в состав белков, по своему строению являются α-аминокислотами, то есть аминная группа присоединена к ближайшему к карбоксилу углеродному атому. В тех случаях, когда аминокислота содержит две аминогруппы, вторая присоединяется к крайнему углеродному атому. Поскольку в аминокислотах одновременно присутствуют и кислая (карбоксил — COOH) и основная (аминогруппа — NH_2) группы, то они относятся к амфотерным соединениям, то есть способны реагировать либо в качестве кислот со щелочами, либо в качестве щелочей с кислотами в зависимости от состояния среды, в которой происходит реакция.

Важнейшее свойство аминокислот, определяющее возможность образования белков,— способность к объединению путем образования связи между карбоксильной и аминной группами двух аминокислот с выделением воды. Этот способ объединения аминокислот называется пептидной связью:

$$CH_3—CH(NH_2)—COOH + HHN—CH_2—COOH \xrightarrow{-H_2O}$$

(аланин, глицин)

$$\rightarrow CH_3—CH(NH_2)—\underline{CO—NH}—CH_2—COOH$$

(аланилглицин)

Соединение двух аминокислот называется дипептидом, трех — трипептидом, а пептид, состоящий из небольшого количества аминокислот, — олигопептидом.

Если количество аминокислот в молекуле большое, то вещество называется полипептидом.

Различают белки простые и сложные. К простым относятся те, которые состоят только из аминокислот (аминокислотных остатков): альбумины, глобулины (молочный, яичный, сывороточный), фибриноген, миозин и др. Сложные белки, или протеиды, состоят из белков и небелковой части (простe-

* Ф. Энгельс. «Анти-Дюринг». М., 1967, стр. 79.

тическая группа). Все протеиды делят на группы в зависимости от природы небелковой части.

1. Гликопротеиды — это сложные соединения, где белок прочно связан с углеводами. К ним относятся муцин, в состав которого входит аминосодержащий углевод — глюкозамин, и мукоиды, содержащие аминосахар — хондразамин.

2. Фосфопротеиды — белок связан с фосфорной кислотой эфирной связью. Фосфопротеиды — это казеин молока и вителлин куриного яйца.

3. Липопротеиды — белки, связанные с жироподобными веществами, липоидами. Из липопротеидов формируются мембраны почти всех клеточных структур и органелл: ядра, митохондрий, пластинчатого комплекса, цитоплазматической сети, лизосомы и мембраны секреторных гранул.

4. Хромопротеиды — соединения, состоящие из белка, связанного с небелковым пигментом. К ним относят гемоглобин (белок — глобин и пигмент — гем), при помощи которого осуществляется перенос кислорода и углекислоты кровью, миоглобин — дыхательный пигмент мышечных клеток и соединение хлорофилла с белком — с его помощью растения усваивают углекислоту.

5. Нуклеопротеиды — соединение белков с нуклеиновыми кислотами. Кислый характер их определяется присутствием фосфорной кислоты, что имеет очень большое значение во многих процессах, протекающих в живом организме.

6. Металлопротеиды — соединения белков и металлов. Это в основном белки, обладающие ферментативными свойствами: каталаза, пероксидаза, цитохромы, содержащие железо, и др.

Химические, физико-химические и биологические свойства белков определяются не только составом аминокислот и последовательностью их соединения в белковой молекуле, но и конфигурацией полипептидных цепей во всей молекуле в целом. Частицы одних белков имеют округлую (эллипсоидную) форму — глобулярные белки (альбумины, глобулины, гемоглобин, пепсин и др.). Частицы других белков — фибриллярных (миозин, кератин, коллаген, элластин и др.) представлены тончайшими нитями и волокнами.

В последние годы методом рентгеноструктурного анализа установлено внутреннее строение белковых молекул. Показано, что белки имеют первичную, вторичную, третичную и четвертичную структуры. Под первичной структурой понимают последовательность расположения аминокислотных остатков в полипептидной цепи белковой молекулы. Спирализация, то есть закручивание в спираль полипептидной цепи белковой молекулы с образованием водородных связей между CO — и водородом пептидных связей, представляет вторичную структуру белка. Третичная структура молекулы — это ее пространственное расположение (упаковка), которая вместе с вторичной структурой придает активному центру молекулы белка определенное положение функциональных групп, что обеспечивает сродство с тем или иным субстратом. Четвертичная структура белка — совокупность нескольких полипептидных цепей, соединенных слабыми (нековалентными) связями, представляющая единое молекулярное образование в структурном и функциональном отношении.

Молекулярная масса белков чрезвычайно велика и в зависимости от вида белка колеблется от десятков тысяч, достигая в отдельных случаях нескольких миллионов.

В клетках имеются гидрофильные белки, которые легко соединяются с водой, давая коллоидные растворы, и белки гидрофобные, не вступающие

в соединение с водой. Некоторые белки образуют кристаллы. Хорошо кристаллизуются, например, гемоглобин эритроцитов.

Будучи едины по принципу химического строения, качества белков, встречающихся в природе и в пределах одного организма, чрезвычайно многообразны. Это объясняется прежде всего разным набором и различным сочетанием в пределах молекулы белка отдельных аминокислот, то есть первичной структурой белка. Количество сочетаний из всех этих элементов огромно. Разнообразие белков зависит также от вторичной и третичной его структур. В результате различны не только белки клеток животных и растений, но и белки клеток разных тканей одного и того же организма. Так, предполагают, что у человека существует свыше 100 000 видов белков. Однако чем генетически ближе друг к другу органические формы, тем меньше качественные различия между их белками.

Углеводы в клетке встречаются в виде моносахаридов (простые углеводы) и полисахаридов (полимерные углеводы). Мономерами последних являются сахара. Типичный моносахарид — глюкоза, или виноградный сахар, который в клетке находится в виде раствора. Полисахариды широко распространены в организмах животных и растений в виде клетчатки, крахмала, гликогена, мукополисахаридов. Большинство полисахаридов, ввиду того что они плохо растворимы в воде, образуют в клетке видимые под микроскопом скопления.

В организме углеводы, во-первых, играют роль энергетических веществ, так как освобождающаяся при их окислении и гликолизе энергия используется организмом для осуществления ряда биологических процессов. Некоторые углеводы входят в состав белков, ферментов, нуклеиновых кислот и других биологически активных веществ. Кислые мукополисахариды входят в состав соединительной ткани (гиалуроновая кислота), хряща (хондроитинсерная кислота), печени, мышц (гепарин) и др. Ряд углеводов принимает участие в построении оболочек и органелл клетки. Содержание углеводов в клетке может сильно варьировать в зависимости от вида и физиологического состояния клетки. В общем количество их в животных клетках ниже, чем в растительных.

Липиды, входящие в состав клетки, делят на две группы: нейтральные жиры и липоиды (жироподобные вещества). Нейтральные жиры состоят из глицерина и жирных кислот. Липоиды, так же как и жиры, растворимы в органических растворителях, но имеют различное химическое строение.

Липиды в клетке играют как роль запасных питательных веществ, так и пластического материала, за счет которого строится тело клетки. Как запасные вещества жиры представляют исключительную ценность в связи с тем, что в них сочетается высокая калорийность с малой плотностью. В случае больших энергетических затрат запасные жиры мобилизуются организмом и без вреда для жизнедеятельности клетки выводятся из нее. Окисляясь, такие жиры выделяют огромное количество энергии, которая используется для осуществления ряда физиологических процессов. Запасные жиры часто накапливаются в клетке в значительных количествах. После специальной окраски они хорошо видны под микроскопом. Пластическим материалом главным образом являются жироподобные вещества. Они входят в состав органелл, оболочек и других частей клетки. Так как эти вещества являются конструктивными, то их разрушение приводит к нарушению жизнедеятельности клетки.

Нуклеиновые кислоты, как показывают данные молекулярной биологии, играют важнейшую роль в хранении и «записи» наследственной информации, а также в реализации ее, управляя синтезом белков. Известны два вида нук-

леиновых кислот: дезоксирибонуклеиновая (ДНК) и рибонуклеиновая (РНК). Обе кислоты относятся к высокомолекулярным соединениям, молекула которых образована из огромного количества мономеров, называемых нуклеотидами. Они способны образовывать цепи более длинные, чем аминокислоты в белке. В результате молекулярная масса нуклеиновых кислот выше, чем у белков, и их молекулы можно видеть в электронный микроскоп.

В состав нуклеотидов входят: фосфорная кислота, сахар, азотистое основание. Сахаристое основание в ДНК представлено дезоксирибозой, а в РНК—рибозой. Азотистыми основаниями в ДНК и РНК являются два пуриновых — аденин и гуанин и два пиримидиновых — цитозин и тимин (ДНК), цитозин и урацил (РНК). Таким образом, для РНК и ДНК три вида нуклеотидов одинаковые, а четвертый различен. При образовании молекулы ДНК (рис. 1) нуклеотиды соединяются друг с другом при помощи фосфата. В результате образуется цепь.

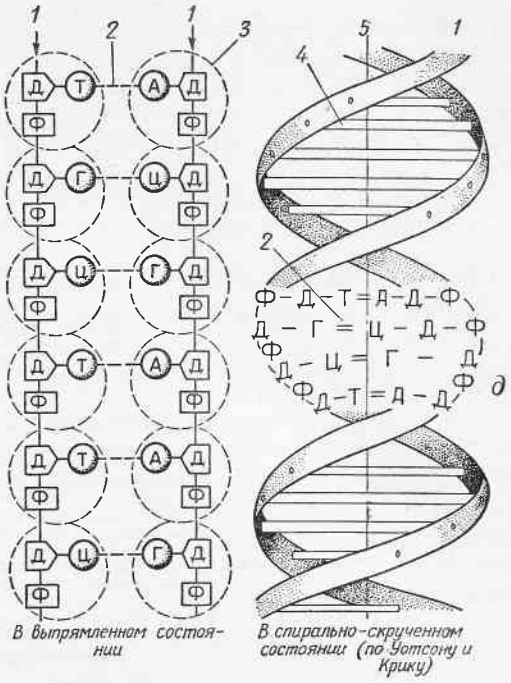


Рис. 1. Схема строения небольшого участка молекулы ДНК:

Д — дезоксирибоза (углевод); *Ф* — фосфат. Азотистые основания пуриновые: *А* — аденин, *Г* — гуанин; пиримидиновые: *Ц* — цитозин, *Т* — тимин; *1* — фосфатноуглеводная цепочка; *2* — водородная связь между азотистыми основаниями; *3* — граница одного нуклеотида ДНК; *4* — азотистые основания, соединенные водородной связью; *5* — воображаемая ось молекулы ДНК.

ДНК состоит из двух подобных цепей, которые соединены одна с другой через водородные связи. При этом четыре нуклеотида объединяются друг с другом следующим образом. Нуклеотид с пуриновым азотистым основанием одной цепи обязательно соединяется с нуклеотидом, содержащим пиримидиновое основание в другой цепи, причем аденин соединяется только с тимином, а гуанин только с цитозином. Такие связи называются комплементарными.

Двойная цепь молекулы ДНК закручена в виде длинной спирали. В одни периоды жизнедеятельности клетки ДНК способна к самовоспроизведению; в другие периоды она становится матрицей, на которой строится молекула РНК.

Самовоспроизведение начинается с разрыва водородных связей (рис. 1, 2) при участии ферментов, причем двойная цепь ДНК разделяется на две одиночные. Каждая из одиночных цепей достраивает вторую путем присоединения на основе комплементарных связей свободных нуклеотидов из окружающей среды. В результате из одной образуются две совершенно одинаковые молекулы. Этот процесс называется редупликацией. Открытие редупликации является одним из величайших достижений молекулярный биологии. При делении клеток две совершенно подобные молекулы ДНК распределяются между дочерними клетками. Молекула ДНК относительно

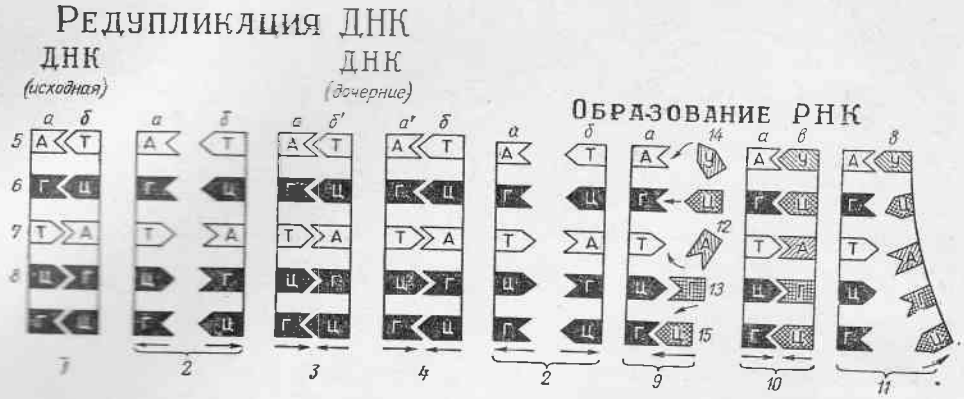


Рис. 2. Схема воспроизведения ДНК и образования (синтеза) РНК:

1 — часть исходной молекулы ДНК; *2* — две одиночные цепи, нуклеотид ДНК после разрыва водородных связей; *3* и *4* — две «дочерние» молекулы ДНК, образовавшиеся благодаря достройке *«а»* и *«б»* одиночных цепей исходной молекулы ДНК; нуклеотиды ДНК: с пуриновыми азотистыми основаниями (обозначены флажками); *5* — с аденином; *6* — с гуанином; с пиримидиновыми азотистыми основаниями (обозначены пятиугольником); *7* — с тимином; *8* — с цитозином; *9* — начало образования РНК. К одиночной цепи ДНК (матрица) комплементарно присоединяются свободные нуклеотиды РНК из кариоплазмы; *10* — «гибридная» молекула, состоящая из одиночной цепи ДНК (матрица) и образовавшейся на ней цепи РНК *(в)*; *11* — молекула РНК уже отделяется от своей матрицы. Нуклеотиды РНК: с пурновыми азотистыми основаниями (на рисунке флажки); *12* — с аденином; *13* — с гуанином; с пиримидиновыми азотистыми основаниями (на рисунке пятиугольники); *14* — с урацилом; *15* — с цитозином; *а, б* — комплементарные цепи нуклеотид исходной молекулы ДНК; *а', б'* — вновь достроенные на основе комплементарных связей цепи нуклеотид ДНК; *в* — цепь нуклеотид РНК.

устойчива, ее молекулярная масса равна 6—8—10 млн. В период между делениями клеток молекулы ДНК производят молекулы РНК.

РНК состоит из одной цепи нуклеотидов и каждый заряжен отрицательно. В силу отталкивания одинаковых зарядов цепь РНК находится в вытянутом состоянии, образуя неправильные складки. Если же заряды снимаются какими-либо агентами, то цепь РНК свертывается в клубок.

Образование РНК начинается с разделения двойной цепи ДНК на одиночные. К нуклеотидам одиночной цепи ДНК присоединяются комплементарные им нуклеотиды из окружающей среды; только к аденину вместо тимина (как при образовании ДНК) присоединяется урацил. Между присоединенными нуклеотидами устанавливается связь, после чего вся цепочка новообразованной РНК отходит от ДНК, а последняя «штампует» новую молекулу РНК (рис. 2). РНК передает информацию о последовательности нуклеотидов в ДНК и непосредственно участвует в синтезе белков. В клетке находится несколько разновидностей РНК: транспортная — наиболее низкополимерная; информационная — более высокополимерная и рибосомальная — самая высокополимерная РНК (с молекулярной массой 1,5—2 млн.). Все они участвуют, хотя и по-разному, в синтезе белков.

Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ), так же как белки и нуклеиновые кислоты, — обязательная составная часть всех живых организмов. Биологическая роль этого соединения определяется присутствием двух фосфорсодержащих групп. Под воздействием фермента эти группы одна за другой легко отщепляются с освобождением большого количества свободной энергии, которая используется для осуществления различных физиологических функций клетки. Таким образом, АТФ является аккумулятором энергии.

Неорганические вещества главным образом представлены водой и различными минеральными веществами.

Вода — необходимая составная часть клеток. Она находится в свободном и связанном состоянии. Свободная вода (95%) — растворитель. В форме водных растворов в клетку поступает ряд веществ из внешней среды, и с водой из клетки выводятся продукты обмена. Свободная вода образует также среду, в которой протекают многие реакции, а благодаря своей теплоемкости предохраняет клетку от резких колебаний температуры. Связанная вода вместе с другими веществами участвует в образовании ряда морфологических компонентов клетки. Она входит в состав сольватных оболочек и удерживается молекулами белка при помощи водородных связей. Значение воды в жизни клеток ярко демонстрируется тем фактом, что смерть при ее отсутствии наступает раньше, чем при отсутствии пищи. Количество воды в клетке колеблется от 60 до 80%. Это зависит от вида клетки, ее состояния и возраста. Так, в эмбриональных тканях воды значительно больше, чем в клетках взрослого организма.

Минеральные вещества вместе с органическими участвуют в обмене веществ. Среди минеральных веществ особенно большое значение имеют соли. Наиболее распространены в животных тканях соли угольной, соляной, серной и фосфорной кислот. Минеральные соли, растворимые в жидкостях, обусловливают осмотическое давление, от которого зависит проникновение веществ из клетки и внутрь нее, перемещение веществ внутри клетки и другие явления. Соли влияют на коллоидное состояние высокомолекулярных веществ клетки, что отражается на ее физических свойствах. Растворимые минеральные вещества поддерживают кислотно-щелочное равновесие, определяя таким образом реакцию среды, которой в значительной мере определяется течение сложных превращений веществ, связанных с осуществлением жизненных процессов в клетке. Например, белки, обладающие амфотерными свойствами, в кислой среде ведут себя, как щелочи, а в щелочной — как кислоты. Некоторые минеральные вещества приобретают большое значение в соединениях с органическими веществами. В отдельных тканях минеральные вещества играют механическую роль, придавая им прочность и крепость.

Все названные выше элементы и вещества образуют в клетке сложную единую систему, в которой изменение одних компонентов влечет за собой изменение других частей этой системы.

Физическое состояние веществ, составляющих клетку. Клетка является неоднородной системой. Разные ее компоненты имеют различное агрегатное состояние и обладают поэтому различными показателями вязкости, эластичности, электропроводности, преломления и пр. Многие из этих свойств непостоянны и меняются с изменением состояния химических веществ. Некоторые вещества находятся в клетке в виде истинных растворов, когда растворенное вещество находится в состоянии молекул или ионов. Большинство веществ в клетке образует коллоидные растворы, то есть растворы, в которых частицы рассеянного вещества достигают относительно больших размеров — от 1 до 100—500 нм (миллимикрон). Чем меньше частица, тем выше сила адсорбции — способность частиц удерживать другие вещества. Адсорбция играет важную роль в жизни клетки. С адсорбции в клетке начинается большинство реакций, связанных с дыханием, питанием и другими процессами. Это же явление обусловливает согласованное действие различных ферментов, в результате чего усиливается или замедляется обмен веществ и пр.

Коллоидные растворы представляют всегда двухфазную систему: одна фаза — растворитель (дисперсионная среда), а другая — рассеянные в растворителе коллоидные частицы (дисперсная фаза). Диспергированные частицы

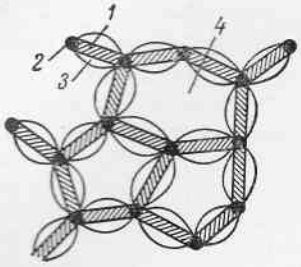


Рис. 3. Схема строения геля:
1 — мицелла; *2* — часть ее, лишенная сольватной оболочки; *3* — сольватная оболочка; *4* — дисперсионная среда.

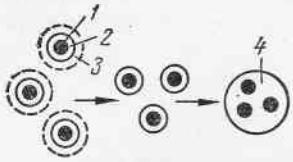


Рис. 4. Схема коацервации:
1 — коллоидная частичка; *2* — плотный слой и *3* — разреженный слой сольватной оболочки; *4* — дисперсионная среда.

— мицеллы имеют разнообразную форму (шарообразную, овальную, удлиненную). Благодаря одноименному электрическому заряду и сродству к растворителю мицеллы находятся во взвешенном состоянии. Коллоиды, устойчивость которых обусловлена только зарядом, называются гидрофобными.

В отличие от них гидрофильные коллоиды более устойчивы, так как их мицеллы способны притягивать к себе молекулы воды, образующие вокруг них водный чехол (сольватная оболочка). Он вместе с зарядом препятствует слипанию мицелл. В том случае, когда дисперсная фаза распадается на отдельные мицеллы, коллоидный раствор приобретает более или менее вязкую консистенцию. Тогда говорят, что коллоидный раствор находится в состоянии золя (sólvo — растворять).

При снятии заряда с частичной потерей водной оболочки мицеллы гидрофильных коллоидов сливаются, но лишь теми участками, где нет водной оболочки. В результате дисперсная фаза образует подобие решетки, в петлях которой находится растворитель. Таким образом, в данном случае дисперсная фаза и дисперсионная среда не отделяются одна от другой. Этот процесс называется желатинизацией, а сам раствор — гелем или желем (рис. 3). В результате желатинизации вся клетка в целом или отдельные ее части приобретают консистенцию плотного студня и становятся упругими и эластичными, подобно застывшему желатину. Процесс желатинизации обратим. При простом встряхивании или других воздействиях мицеллы, образующие дисперсную фазу геля, снова приобретают заряд, связь их нарушается и раствор разжижается, то есть гель снова переходит в золь. Этот процесс называется *тиксотропией*. Переход золя в жель (гель) и обратно происходит, например, при амебовидном движении клеток. Под влиянием электролитов, высоких температур и других внешних воздействий коллоиды могут терять заряд, но тогда частицы слипаются одна с другой и выпадают в осадок, то есть происходит разделение дисперсной фазы от дисперсионной среды. Этот процесс называется *коагуляцией* (coagulatio — свертывание). В результате коагуляции нередко в клетке образуются видимые под микроскопом структуры: зернистость, нитчатость и др. Процессы коагуляции наблюдаются при неблагоприятных воздействиях и могут быть обратимы, но при смертельных изменениях клетки этот процесс становится необратимым.

В коллоидных растворах может происходить также *коацервация*. При этом мицеллы утрачивают наружный слой сольватной оболочки и сливаются при помощи ее внутренних слоев. В результате образуются крупные агре-

гаты — коацерваты, которые, однако, не сливаются друг с другом, как при коагуляции (рис. 4). Коацерваты в отличие от коагулята и геля имеют жидкую консистенцию. В клетке они имеют вид гранул. Часто гранулы коацерватов образуются под влиянием внешних агентов (некоторые красители), проникших в клетку. Это является защитной реакцией нормальной клетки. При ее повреждении коацервации и гранулообразования в ответ на введение инородных веществ не происходит. Коацервация, согласно гипотезе А. И. Опарина, сыграла важную роль в процессе возникновения жизни.

В зависимости от физиологического состояния клетки (подвижности, интенсивности процессов питания и выделения, степени раздражимости), а также под влиянием воздействий внешней среды в коллоидных системах клетки процессы коагуляции, желатинизации и тиксотропии непрерывно сменяют друг друга. В живой клетке благодаря особой, исторически сложившейся организации живого вещества эти процессы могут быть пространственно разобщены и совершаться одновременно. Таким образом, цитоплазма клетки и отдельные ее частицы в одни периоды жизни являются жидкими, в другие — плотными.

МОРФОЛОГИЯ КЛЕТКИ

Основные морфологические элементы клетки. Клетка состоит из сложно организованного живого вещества — протоплазмы. В ней различают цитоплазму и ядро. Расчленение протоплазмы на две субстанции отличает клетку от других форм организации живого вещества. Взаимоотношения между цитоплазмой и ядром определяют характер важнейших жизненных процессов клетки. Эти две части клетки являются полярными противоположностями. Подобно тому как положительный и отрицательный полюсы магнита не могут существовать отдельно и только при их единстве тело становится магнитом, так и ядро и цитоплазма хотя и отличаются друг от друга, но вместе с тем из-за своей противоположности составляют то единство, которым является клетка.

Цитоплазма клеток состоит из многочисленных морфологических образований и бесструктурной гиалоплазмы. Морфологическими элементами цитоплазмы являются: общие органеллы, имеющиеся во всех клетках, специальные органеллы, каждая из которых присуща лишь определенному виду клеток, и включения, находящиеся в клетке лишь в определенные периоды ее жизнедеятельности (рис. 5). Подсчитано, что в клетке на долю гиалоплазмы приходится 20—55% общего объема клетки, на долю ядра — 3—8%, а остальное составляют включения и органеллы (В. П. Макаров).

Форма клеток животных крайне разнообразна. Встречаются клетки в виде шариков, звездочек, веретен, тоненьких пластинок с зазубренными краями, пирамидок, кубиков, призм и т. д. Некоторые клетки имеют очень длинные, причудливо ветвящиеся отростки. Клетки, обладающие амебовидной подвижностью, способны сильно изменять свою форму. Разнообразие форм клеток животного организма неразрывно связано с функцией, которую они выполняют. Так, нервные клетки имеют отростки, передающие нервное возбуждение, причем длина отростков определяется расстоянием, на которое нервная клетка передает нервный импульс.

Размер клеток животных организмов в основном меньше растительных. Однако у отдельных клеток животных весьма значительная величина. Например, женские половые клетки птиц нередко имеют несколько сантиметров в диаметре. Отростки некоторых нервных клеток крупных животных превышают в длину 1 м. Большинство клеток тела животных раз-

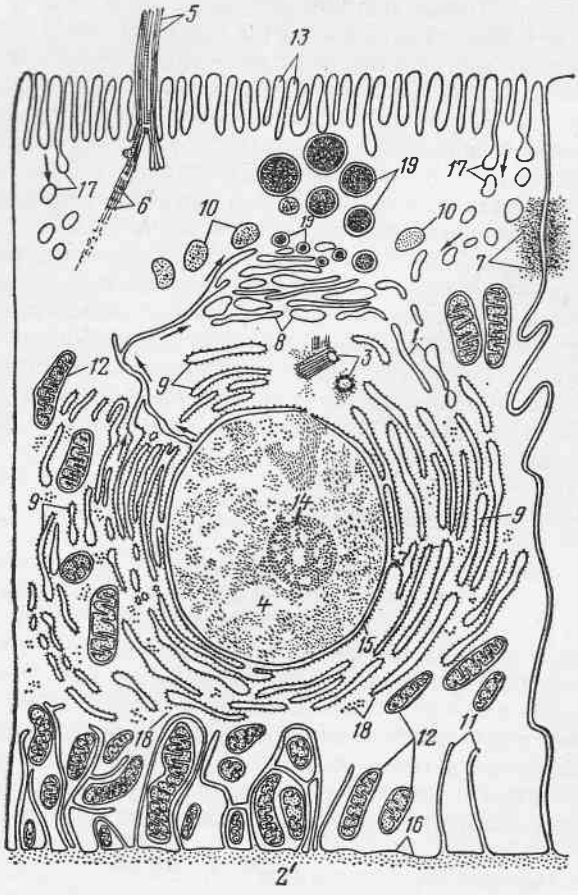


Рис. 5. Общая схема субмикроскопического строения фиксированной животной клетки: *1* — незернистая цитоплазматическая сеть; *2* — базальная мембрана; *3* — центросома; *4* — хромосома; *5* — ресничка; *6* — корешок реснички; *7* — десмосома; *8* — пластинчатый комплекс; *9* — зернистая цитоплазматическая сеть; *10* — лизосомы; *11* — выпячивания; *12* — митохондрии; *13* — микроворсинки; *14* — ядрышко; *15* — пора; *16* — плазмалемма; *17* — пиноцитозный пузырек; *18* — рибосомы; *19* — секреторные пузырьки.

мером от 10 до 100 мкм (микрон) и поэтому не видны простым глазом; чаще всего размер клеток не зависит от величины животного. Так, клетки тела слона в среднем не превышают размеры клеток тела мыши. Однако в высокоспециализированных тканях, например нервной, размер клеток обнаруживает связь с размером тела. Так, диаметр клеток спинномозгового ганглия быка равен 104,3 мкм, у свиньи 84,2, у кроликов 54,2 мкм. Толщина мышечного волокна у слона в тысячу раз больше, чем у мыши. При воспитании на холоде у цыплят и у кроликов клетки становятся крупнее (Т. Р. Дель).

Количество клеток в организме позвоночных животных чрезвычайно велико. Если только одни эритроциты в циркулирующей крови коровы (массой 500 кг) уложить в один ряд, то получится цепочка длиной примерно 1 163 000 км. Ею можно 29 с лишним раз опоясать земной шар. В сером веществе головного мозга насчитывают миллиарды нервных клеток.

Однако живое вещество организма представлено не только в виде клеток, но и в виде симпласта и значительного количества межклеточного вещества,

располагающегося между клетками, которое может быть в виде жидкости (плазмы крови) или более организованной системы, состоящей из основного вещества и различных волокон. Подсчитано, что на долю клеток приходится примерно 10—20% всего объема тела животного (Г. К. Хрущов).

Для более четкого понимания структурной организации клетки, удобства ее изучения ниже приводится упрощенная схема строения клетки (по данным световой и электронной микроскопии).

КЛЕТКА (ПРОТОПЛАЗМА)

- Цитоплазма
  - Клеточная оболочка (плазмалемма, цитолемма)
  - Гиалоплазма
  - Органеллы
    - Общие: центросома, митохондрии, пластинчатый комплекс, рибосомы, цитоплазматическая сеть, лизосомы, микротрубочки
    - Специальные: миофибриллы, нейрофибриллы, тонофибриллы, реснички, микроворсинки
  - Включения: трофические (белки, жиры, углеводы, витамины), секреторные, экскреторные, пигментные
- Ядро: ядерная оболочка (кариолемма), хроматин, ядрышко, ядерный сок (кариолимфа)

ЦИТОПЛАЗМА

Цитоплазма — составная часть клеток. Она бесцветна, обладает меняющейся в процессе жизнедеятельности вязкостью, тяжелее воды и не смешивается с ней. Свыше 80% цитоплазмы составляет вода. В сухом веществе преобладают белки, большинство которых образует сложные соединения с другими органическими веществами. В отличие от ядра в цитоплазме больше липоидов. В ней мало дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), но имеется большое количество рибонуклеиновой кислоты (РНК). Органические вещества цитоплазмы образуют динамическую систему коллоидных растворов, отличающихся по степени дисперсности, заряду и другим свойствам.

Цитоплазма находится в постоянном движении. Под влиянием неблагоприятных воздействий внешней среды, например температурных, химических и пр., в цитоплазме может происходить коагуляция белков. Выпадая в осадок, белки придают ей структуру, видимую уже под микроскопом. В случае, если вредный агент не имел достаточной силы или действовал кратковременно и не вызывал гибели клетки, эти структуры после устранения причины их появления могут исчезать.

Оболочка клетки (плазмалемма, или цитолемма) имеет толщину около 100 Å*, поэтому ее можно увидеть только в электронный микроскоп, если же на нее наслаивается толстый слой других веществ (например, целлюлоза в растительных клетках), оболочка становится видимой в световой микроскоп. Плазмалемма состоит из трех слоев. Ряд соображений позволяет считать, что средний слой состоит из двух слоев молекул липоидов, обращенных друг к другу своими гидрофобными (hydor — вода и phobus — страх) группами, а кнаружи — гидрофильными. Снаружи и с внутренней стороны к бимолекулярному липидному слою прилегает по одному слою молекул

* Å — единица измерения — ангстрем. 1Å = 0,0001 микрона (мкм).

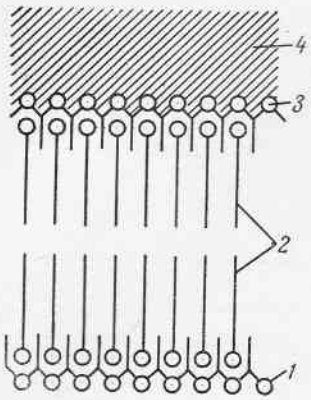


Рис. 6. Схема строения плазмалеммы:

1 — внутренний мономолекулярный слой белка; *2* — два слоя липидных молекул; *3* — внешний мономолекулярный слой белка; *4* — слизь, богатая мукопротеидами. Электрически заряженные концы молекул обозначены кружком.

белка (рис.6). Такой липопротеиновый комплекс может возникать и в неживых системах. В клетке процесс новообразования плазмалеммы может быть в случае нарушения ее целостности, вызванного физиологическими или другими причинами. Белковые слои обеспечивают прочность, эластичность и небольшое поверхностное натяжение плазмалеммы. Внешний белковый слой, обращенный к наружной среде, обычно покрыт гликопротеидами, благодаря которым на поверхности клетки удерживаются ферменты. Они вызывают превращение некоторых веществ, соприкасающихся с клеткой, и делают их способными проникать внутрь нее. Через липидный слой в клетку проникают жирорастворимые вещества. Плазмалемма в целом обеспечивает как пассивный, так и активный перенос веществ.

Благодаря активному переносу одних ионов в клетку, а других из нее в плазмалемме создается разность потенциалов, причем наружный слой ее несет положительный, а внутренний отрицательный заряд. Разность зарядов способствует поступлению веществ внутрь клетки и из нее. Таким образом, плазмалемма является физиологически весьма активной пограничной мембраной.

Для увеличения поверхности клетки плазмалемма образует клеточные впячивания и выпячивания.

По типу элементарной биологической мембраны построены мембраны многих органелл клетки. Роль всех мембранных структур заключается в том, что они увеличивают активную поверхность, на которой разыгрываются различные реакции, связанные с жизнедеятельностью клетки (например, синтез веществ).

Гиалоплазма — основная часть клетки, ее истинная внутренняя среда. Это водная фаза, состоящая главным образом из белковых макромолекул в разной стадии агрегации, служит поддерживающей средой для ядра и клеточных органелл. В световом микроскопе имеет вид однородной массы. Однако с помощью электронного микроскопа удалось установить в клетках разного типа наличие нитей, которые иногда ориентируются таким образом, что образуют трубчатые структуры (микротрубочки). Наружный диаметр их равен 200—270 Å. Через гиалоплазму осуществляется диффузия растворенных веществ, передвижение субмикроскопических вакуолей.

В ней содержится большое количество ферментов, необходимых для продуцирования энергии, главным образом за счет анаэробного гликолиза, и активации аминокислот. С гиалоплазмой связаны и коллоидные свойства клетки.

Органеллы (органоиды) — постоянная составная часть цитоплазмы. Присутствие их как в клетках животных, так и в клетках растений свидетельствует о том, что они необходимы клетке и выполняют в ней важные жизненные функции. В какой-то степени эти морфологические образования могут быть сопоставлены с органами тела животных, что и дало повод назвать их органеллами. Различают органеллы, видимые в световой микро-

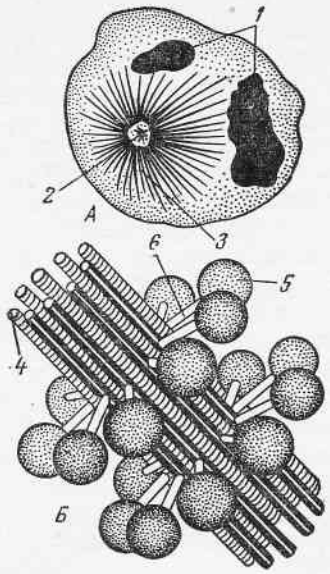


Рис. 7. Строение центросомы:

А — центросома в клетке мезенхимы; *Б* — схема центриоли лейкоцита по данным электронной микроскопии: *1* — ядро клетки; *2* — центриоля; *3* — центросфера; *4* — одна из девяти микротрубочек центриоли; *5* — сателлиты; *6* — мостики.

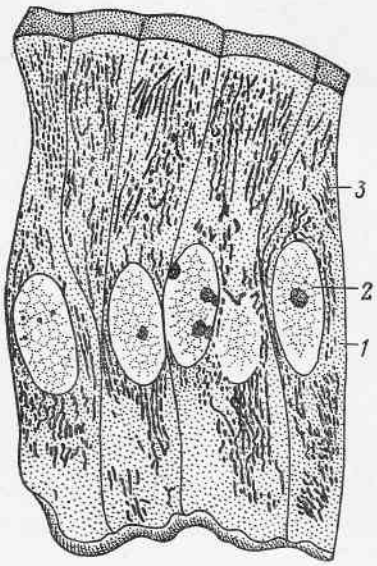


Рис. 8. Клетки кишечного эпителия крысы:

1 — цитоплазма; *2* — ядро; *3* — митохондрии.

скоп (митохондрии, пластинчатый комплекс, центросома) и видимые в электронный микроскоп (рибосомы, цитоплазматическая сеть, микротрубочки и лизосомы).

Центросома (клеточный центр) впервые обнаружена в 1875 г. В настоящее время ее находят почти во всех животных клетках. Локализуется центросома около ядра или ближе к периферии тела клетки. Эта органелла состоит из двух, реже большего числа интенсивно красящихся плотных телец — *центриолей* (рис. 7—*А*), связанных между собой перемычкой (центродесмоза) из уплотненной цитоплазмы. Если центриоли парные, центросому называют диплосомой. В клетке две центриоли располагаются перпендикулярно одна другой. Цитоплазма, окружающая центриоли, прозрачна и называется *центросферой*. В некоторых клетках вокруг центросферы лучисто исчерченная зона (лучистая сфера), состоящая из тонких нитей, радиально расходящихся в цитоплазме. Центросомы являются, по-видимому, очень плотными образованиями. Об этом свидетельствует тот факт, что ядро, обращенное к центросоме, часто имеет вдавливания, приобретая подковообразную форму.

Электронной микроскопией установлено, что каждая центриоля имеет форму полого цилиндра диаметром 1500 Å, длиной 3000—4000 Å. Стенка цилиндра чаще состоит из девяти пар мелких трубочек, диаметром 150—200 Å, лежащих параллельно друг другу и длинной оси цилиндра (рис. 7, *Б*). В некоторых клетках вокруг центриолей обнаруживают девять шаровидных электронно-плотных телец — сателлитов. Последние располагаются вокруг центриоли в виде двух колец.

Развивается центросома за счет центриолей, которые попадают в дочерние клетки при делении.

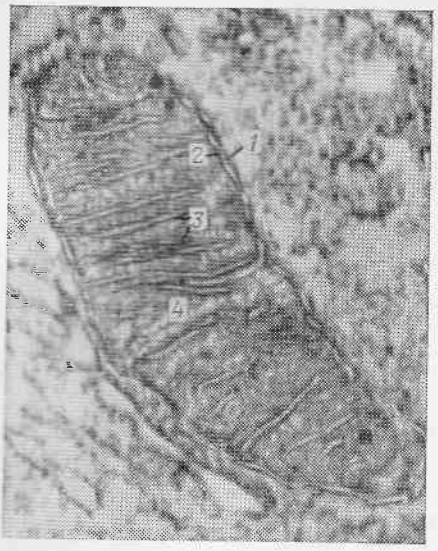


Рис. 9. Электронная микрофотография митохондрии в клетке поджелудочной железы:

1 — наружная митохондриальная мембрана; *2* — внутренняя митохондриальная мембрана; *3* — митохондриальные кристы; *4* — матрикс митохондрии.

Функция центросомы, по-видимому, связана с осуществлением движения определенных специфических структур. Так, у некоторых простейших центросома морфологически соединена с непрерывно движущимися мерцательными ресничками и жгутиками; развитие ресничек у простейших и в мерцательном эпителии связано с центриолями. Они путем деления дают начало базальным тельцам, из которых формируются жгутики и реснички. Базальные тельца и реснички устроены идентично центриолям, но имеют, кроме девяти периферических, еще одну центрально расположенную группу цилиндров или нитей. Осевая нить хвоста спермиев, при помощи которого они движутся, тоже развивается из центриолей. Известно также, что центросома ведет себя очень активно при непрямом делении клетки, когда совершается перемещение хромосом.

Митохондрии (mitos — нить, chondros — зерно) впервые обнаружены Альтманом в 1894 г.

Внешняя форма митохондрий различна не только в разных типах клеток, но и в пределах одной клетки в зависимости от ее физиологического состояния. Чаще всего они имеют форму палочек, запятых, более или менее длинных извитых нитей, зернышек (рис. 8). Изменяясь, палочковидные митохондрии могут давать отдельные зернышки, которые собираются в цепочки.

Между формой изолированных митохондрий, их физическим состоянием и окислительной активностью имеется связь.

Внутреннее строение митохондрий удалось выяснить при помощи электронного микроскопа (рис. 9). У них хорошо выражена оболочка, состоящая из двух мембран, построенных по принципу элементарной биологической мембраны. Толщина каждой мембраны около 60 Å. Пространство между наружной и внутренней мембранами равно 60—80 Å. Наружная мембрана гладкая, она отделяет митохондрии от окружающей среды. От внутренней мембраны отходят складки, образующие гребни (или кристы), делящие митохондрию на ряд сообщающихся или более обособленных ячеек (рис. 10). Гребни в разных клетках различной формы и расположены либо поперек, либо вдоль митохондрии, иногда они образуют сети. В некоторых клетках вместо гребней имеются трубочки (например, клетки коры надпочечников). Гребни, являясь местом размещения различных окислительных ферментов, увеличивают активную поверхность митохондрии. Поэтому их больше в митохондриях тех клеток, где энергичнее протекают окислительные процессы. Пространства между гребнями заполнены мелкозернистым веществом — *матриксом*. В матриксе также находятся ферменты, принимающие участие в осуществлении цикла Кребса и липидного обмена.

Микрохимический анализ показывает, что в митохондриях содержится примерно 85% воды, 65—70% сухого вещества составляют белки, 25—30% липиды, причем преобладают фосфатиды. Многие белки митохондрий относятся к ферментам клеточного дыхания.

В митохондриях имеется довольно большое количество РНК и некоторое количество ДНК. Наличие РНК и ДНК делает возможным синтез белка в митохондриях.

Размер митохондрий колеблется от 1—7 мкм в длину и 0,2—2 мкм в ширину, поэтому они видны в световой микроскоп. В пределах одной клетки их размер более или менее постоянен. Митохондрии составляют примерно 20% объема печеночной клетки.

Количество митохондрий в зависимости от вида клетки и ее функционального состояния колеблется от нескольких десятков до нескольких тысяч. Много митохондрий в клетках зародышей, в половых клетках, в клетках эпителиальной ткани, в двигательных клетках спинного мозга и других высокоактивных клетках. В одноименных тканях число митохондрий тем выше, чем активнее функция ткани. Так, в грудных мышцах у хорошо летающих птиц их больше, чем у летающих плохо. Повышение секреторной активности слюнных желез сопровождается увеличением количества митохондрий и т. д.

Размещение митохондрий в клетке различно: то они рассеяны равномерно, то образуют более или менее плотные скопления. Митохондрии обычно сосредоточиваются в местах, где в данный момент особенно интенсивно совершаются окислительно-восстановительные процессы. Так, в секреторных клетках митохондрии расположены у базального полюса, во всасывающих — у апикального полюса (наружного), то есть в местах, где наиболее активно протекают биологические процессы.

Свойства и функции митохондрий. Митохондрии очень лабильны. Форма, положение и количество их изменяются по мере старения клетки и в связи с дифференцировкой клеток. Так, в клетках печени зародыша свиньи они вначале имеют вид зерен, а в клетках более зрелых зародышей — форму длинных нитей. В сперматогониях крысы митохондрии имеют форму палочек, а в спермиях они сливаются друг с другом, образуя длинные нити. Митохондрии очень чувствительны к воздействиям среды. Например, под действием ионизирующей радиации, высокой температуры, некоторых лекарственных и гормональных препаратов гребешки могут разрушаться. При полном голодании в клетках печени палочковидные митохондрии округляются, набухают и распадаются. При помощи замедленной киносъемки живых клеток установлено, что митохондрии способны активно передвигаться по клетке.

В течение жизни клетки происходит неоднократное обновление митохондрий. Восстанавливаются они: 1) делением имеющихся в клетке митохондрий путем их перешнуровки по кристам и 2) дифференцировкой мем-

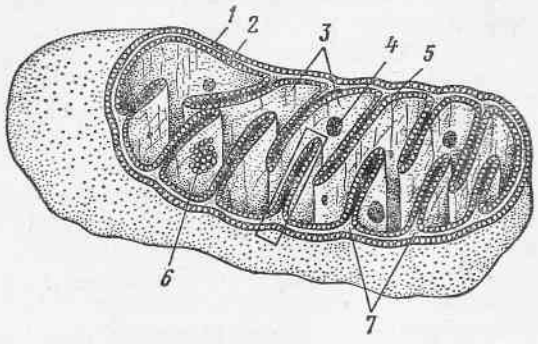


Рис. 10. Схема ультраструктуры митохондрии: *1* — наружная мембрана; *2* — внутренняя мембрана; *3* — митохондриальный матрикс; *4* — гранулы, находящиеся в матриксе; *5* — митохондриальные кристы; *6* — F_1-частицы; *7* — пространство между двумя мембранами.

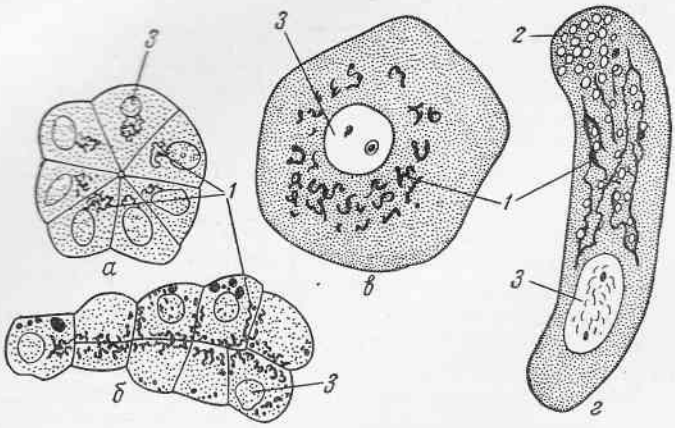


Рис. 11. Пластинчатый комплекс (*1*):
а — в клетках печени эмбриона свиньи; *б* — в клетках печени взрослой свиньи; *в* — в клетках спинномозгового ганглия кошки; *г* — в клетках экзокринной части поджелудочной железы аксолотля; *2* — гранулы секрета; *3* — ядро.

бранных структур клетки (прежде всего цитоплазматической сети и кариолеммы). Последний способ играет бо́льшую роль в пополнении клеток митохондриями. В цитоплазме вначале возникают микротельца, из которых развиваются митохондрии.

Функция митохондрий определяется ферментами, которые размещаются главным образом на гребнях. Благодаря системе ферментов митохондрии являются основными центрами преобразования энергии питательных веществ в форму, доступную для использования ее клеткой. В процессе дыхания при участии системы окислительных ферментов митохондрий из окисляемых веществ пищи постепенно освобождается энергия с образованием конечных продуктов окисления (CO_2 и H_2O). Около 65% освобожденной энергии вовлекается в фосфорилирование. В процессе его образуется АТФ. Это вещество также при участии ферментов митохондрий легко распадается в местах потребления энергии, причем образуется свободная энергия, которая используется на выполнение механической, химической, электрохимической и осмотической работ. Поэтому митохондрии образно называют «силовыми станциями» клетки.

Кроме того, митохондрии осуществляют транспорт воды (в клетках мочевых канальцев почек), связывают большое количество кальция и фосфора, а также участвуют в синтезе стероидных веществ и собственных белков.

Пластинчатый комплекс (комплекс Гольджи) открыт в 1898 г. итальянским анатомом Гольджи. Его обнаруживают во всех клетках животного организма.

Внешний вид комплекса при наблюдении в световой микроскоп в разных клетках различен: то он имеет вид ажурной сеточки, то представлен массой коротких извитых ниточек, отдельных шариков или лепешек. Форма его может изменяться в связи с возрастом и функциональным состоянием клетки (рис. 11).

Внутреннее строение. Изучение при помощи электронного микроскопа показало, что строение этой органеллы очень сложное и отличается от структуры других компонентов клетки. В состав пластинчатого комплекса входят три основных компонента: цистерны, вакуоли и пузырьки (рис. 12). Цис-

терны — уплощенные, параллельно расположенные мешковидные полости, окруженные мембраной. Ширина просвета цистерн обычно достигает 60—70 Å, а концевые отделы бывают расширены до 150—300 Å в поперечнике. Диаметр вакуолей 0,1—0,2 мкм. Пузырьки с поперечником 150—300 Å. Толщина мембран всех компонентов комплекса 60—70Å.

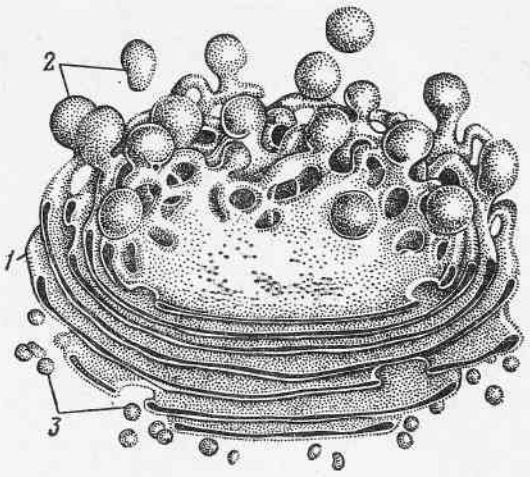


Рис. 12. Схема ультрамикроскопического строения пластинчатого комплекса: *1* — параллельные мембраны цистерн; *2* — вакуоли; *3* — пузырьки.

Вакуоли и пузырьки, по-видимому, образуются путем обособления от расширенных концов мешочков. Они не всегда входят в состав пластинчатого комплекса и, вероятно, являются результатом его деятельности. В одних клетках больше мембран (клетки печени, почки, нервной ткани), в других больше микропузырьков и вакуолей (сперматиды, оогонии, кишечный эпителий и др.). Чем выше секреторная деятельность клетки, тем больше в пластинчатом комплексе микропузырьков и особенно вакуолей.

Располагается комплекс обычно вокруг ядра или над ним, но иногда он окружает центросому, реже он лежит у базального конца клетки. Положение органеллы может изменяться в связи с функцией. Так, до начала образования зубной эмали он находится под ядром клеток-эмалеобразовательниц, а к началу этого процесса перемещается и располагается над ядром.

Развивается пластинчатый комплекс из небольших телец, на которые распадается органелла материнской клетки. Таким образом, эта органелла преемственно передается из клетки в клетку.

По *химическому составу* пластинчатый комплекс представляет собой сочетание липидов и белков, образующих липопротеидные и фосфолипидные комплексы, рибонуклеопротеиды и некоторые ферменты, в частности различные фосфатазы.

Функциональное значение пластинчатого комплекса окончательно не расшифровано. Для раскрытия функции данной органеллы большое значение имеют работы Д. Н. Насонова, который предложил гипотезу об участии пластинчатого комплекса в обособлении веществ, подлежащих выведению из клетки (зерна и капли секретов, конечные продукты обмена веществ). Кроме того, комплекс, по-видимому, участвует в формировании секреторных гранул, а также в накоплении некоторых чуждых организму веществ. Наконец, эта органелла выполняет транспортную фукцию.

Цитоплазматическая сеть (эндоплазматическая сеть) впервые была обнаружена в клетках с помощью электронного микроскопа в 1945 г.

Строение. Эта органелла представляет собой окруженные мембранами полости самой различной формы и величины (трубочки, пузырьки, мешковидные цистерны и т. д.).В целом она выглядит как разветвленная сеть

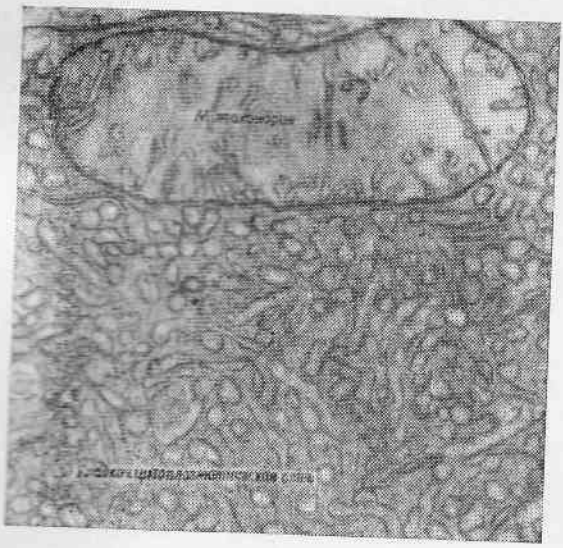


Рис. 13. Незернистая цитоплазматическая сеть. Интерстициальная клетка семенника (×51 000) (по Фоссетту).

каналов, состоящих из узких щелевидных полостей, расширенных и уплощенных цистерн, а также отдельных пузырьков и мешочков. Диаметр канальцев, цистерн и пузырьков колеблется от 200 до 400 Å. Толщина мембран цитоплазматической сети составляет около 50—60 Å. Хотя они значительно тоньше плазмалеммы, в них сохраняется структура, типичная для элементарной мембраны (два плотных слоя, разделенных одним светлым). Данная органелла чрезвычайно изменчива, она легко распадается на мелкие пузырьки, и, наоборот, пузырьки могут сливаться в трубочки, цистерны и крупные пузырьки. Связано это с регулированием площади поверхности, на которой осуществляются важные биологические процессы. В живой клетке цитоплазматическая сеть как бы плавает в том или ином направлении.

Цитоплазматическая сеть составляет единое целое с плазмалеммой, образуя вместе с ней непрерывную систему; точно так же без перерыва она переходит в кариолемму и пластинчатый комплекс. Однако непрерывная связь этих структур непостоянна.

Полагали, что цитоплазматическая сеть размещается главным образом во внутренней части цитоплазмы — эндоплазме. Позже она была обнаружена в периферических частях цитоплазмы. В настоящее время считают, что *локализация* и *развитие* этой органеллы могут быть различны и соответствуют функциональным особенностям клетки. Различают незернистую и зернистую цитоплазматическую сеть. Первая представлена только мембранными образованиями, она сильнее развита в клетках, осуществляющих синтез углеводов и стероидных веществ; вторая состоит из рибосом и мембранных образований, развита она сильнее в высокодифференцированных клетках (рис. 13, 14).

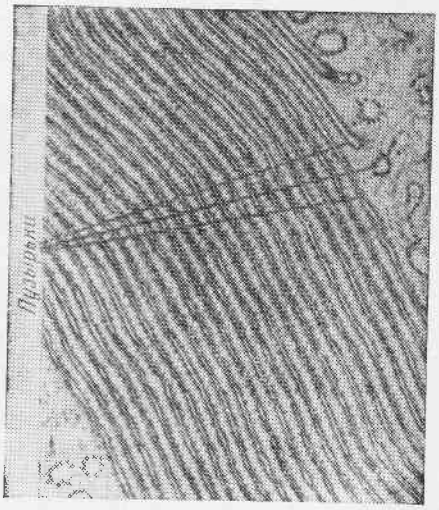


Рис. 14. Зернистая цитоплазматическая сеть. Ацинарная клетка поджелудочной железы. Видны уплощенные пузырьки или цистерны, ограниченные мембранами с прикрепленными к ним рибосомами (× 90 000) (по Фоссетту).

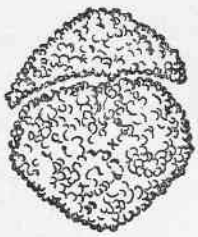


Рис. 15. Строение рибосомы.

Функция цитоплазматической сети сводится к следующему: 1) увеличивает поверхность соприкосновения клетки с окружающей средой; 2) образует огромную поверхность, где одновременно протекают многие химические реакции в малом объеме и в определенной последовательности; 3) представляет собой магистральную систему, по которой поступают в клетку и выделяются из нее различные вещества; 4) через мембраны осуществляется пассивный и активный перенос веществ; 5) незернистая цитоплазматическая сеть участвует в синтезе углеводов и стероидных веществ (сальные и потовые железы, надпочечники и др.), а зернистая, точнее ее рибосомы, в синтезе белка; 6) мембраны зернистой цитоплазматической сети изолируют от окружающей цитоплазмы синтезируемые белки — ферменты, тем самым предохраняют клетку от разрушения.

Рибосомы — небольшие электронно-плотные тельца, диаметром 150—200 Å. Форма у них в основном округлая. Построены они из двух частей (субъединиц) — большой и малой, связанных в комплекс, между которыми имеется разделительный желобок. Бóльшая субъединица куполообразной формы, а малая образует как бы ее «шапочку» (рис. 15).

В состав рибосомы примерно в одинаковом количестве входят РНК и белок, образующие соединение, называемое *рибонуклеопротеидом*. РНК содержится преимущественно по периферии, а белки внутри субъединицы, где они связаны с РНК. Кроме того, в рибосомах найден ряд ферментов. В быстро растущих клетках рибосомы составляют 25—30% всей клеточной массы. Располагаются рибосомы на поверхности зернистой цитоплазматической сети беспорядочно, рядами, спиралеобразно или группами, а также прикрепляются к кариолемме и свободно лежат в гиалоплазме. Группы из 5—70 и более рибосом называют *полирибосомами* (полисомами). Образуются рибосомы при участии ядрышка в ядре, а возможно, и в цитоплазме. *Функцию* рибосом в настоящее время связывают с синтезом белков клетки. При этом полагают, что структурные белки самой клетки синтезируются свободными рибосомами, а белки иного назначения («на экспорт») — рибосомами зернистой цитоплазматической сети. Роль рибосом и расположенной на них информационной РНК состоит в упорядочении расположения активизированных аминокислот в определенной последовательности для синтеза данного белка.

Лизосомы представляют собой пузырьковидные образования, ограниченные мембраной и содержащие около 30 различных ферментов, действующих в кислой среде. Эти ферменты способны переваривать белки, углеводы и нуклеиновые кислоты. Щелочные ферменты, которые тоже участвуют в процессе переваривания, в лизосомах отсутствуют. Возможно, что в одних случаях они обеспечивают переваривание поступивших в клетку веществ, в других — переваривание устаревших частей самой клетки. Полагают, что при гибели клетки мембрана лизосом разрушается и под влиянием свободных ферментов происходит самопереваривание клетки — автолиз.

Специальные органеллы — высокодифференцированные цитоплазматические структуры, занимающие особое место в животном организме и выполняющие определенную функцию. Эти органеллы специфичны для каждого вида клеток тканей. Поэтому их строение и значение различно. К ним относятся все фибриллярные структуры. В частности, тонофибриллы

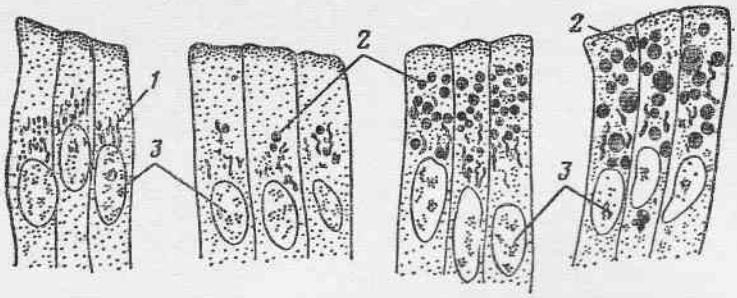


Рис. 16. Последовательные этапы формирования жировых капель в клетках эпителия кишечника:
1 — пластинчатый комплекс; *2* — жировые капли; *3* — ядра.

встречаются в клетках покровных тканей млекопитающих и выполняют опорную функцию, в мышечных клетках эти образования представлены миофибриллами, в нервных клетках — нейрофибриллами, которые проходят в теле и отростках нервных клеток.

Включения в отличие от органелл — необязательная составная часть клетки. Одни из них появляются лишь в стареющих клетках, другие — в периоды хорошего питания и исчезают в период голодания, третьи — возникнув в клетке, через некоторое время выводятся из нее и т. д. Включения бывают жидкими, нередко образующими значительные капли — вакуоли, а также твердыми, в виде зернышек — гранул. По химической природе они очень разнообразны. Физиологически включения объединяют в определенные группы: трофические включения, секреты и инкреты, пигменты, экскреты и др.

Трофические включения (trophé — пища) — наиболее значительная группа, это запасные питательные вещества, за счет которых клетки живут и строят свое тело. Однако они имеют значение не только для данной клетки, но и для других клеток и тканей организма. Среди трофических включений особенно важную роль играют жиры и углеводы. В виде *жира* запасный питательный материал откладывается в основном в клетках жировой ткани. Внешний вид этих клеток сильно изменяется в зависимости от степени отложения жира. Последний в цитоплазме появляется в виде мелких капелек, затем они увеличиваются и сливаются в одну огромную каплю, занимающую центральное положение в клетке, цитоплазма и ядро при этом оттесняются к периферии (рис. 16). Трофические включения в виде жира характерны также для эпителиальных клеток кишечника и др. При голодании животного запасной жир расходуется прежде всего. Включения типа *углеводов* очень распространены в клетках растений (крахмал и сахар). В организме животных углеводы отлагаются в форме гликогена (животный крахмал). Особенно богаты им клетки печени и мышечная ткань. *Белки* в виде запасных питательных веществ у животных встречаются очень редко. Их находят в клетках печени в виде разнообразной формы и величины зернышек и в женских половых клетках в виде желточных зерен. Некоторые витамины находятся в клетке в виде микроскопически видимых включений.

Пигментные включения придают клеткам и тканям определенную окраску. В клетках у млекопитающих особенно распространены пигменты — меланины, обусловливающие черную и коричневую окраску, липохромы, имеющие желтую или красную окраску, и др. Клетки с боль-

шим количеством этих включений называют пигментными. Они разбросаны поодиночке в отдельных местах организма или, скопляясь в больших количествах, образуют пигментную ткань. Иногда пигментные включения появляются в нервных клетках.

Секреты и инкреты — включения многих железистых клеток. Секреты — это слюна, желчь и т. д. К инкретам относят физиологически активные вещества — гормоны, выделяемые органами внутренней секреции: щитовидной и зобной железами, надпочечниками, гипофизом и др. Одни гормоны влияют на рост организма, другие — на обмен веществ, третьи — на работу половых желез и т. д.

Экскреты — конечные продукты жизнедеятельности клеток. Они обычно выводятся из клетки, но могут иногда задерживаться в ней довольно длительное время.

ЯДРО КЛЕТКИ

Ядро без цитоплазмы существовать не может. Удаление ядра влечет за собой нарушение обмена веществ, замедление, а затем и остановку роста клетки. Безъядерная клетка теряет способность восстанавливать свою целостность при повреждении, перестает делиться и, наконец, погибает.

Филогенетически ядро возникло не сразу. Об этом свидетельствует сравнительная морфология и индивидуальное развитие клеток. Так, живые существа, стоящие на очень низкой ступени развития, еще не имеют морфологически оформленного ядра, хотя рассеянное ядерное вещество ДНК у них есть (вирусы, бактериофаг, некоторые бактерии). При **индивидуальном развитии** клеток, которое начинается с образования новых клеток путем непрямого деления старых, ядро в дочерней клетке каждый раз оформляется заново, хотя основные структуры его — хромосомы и вещество ядрышка — преемственно передаются от материнских клеток к дочерним. Таким образом, и фило- и онтогенез свидетельствуют о том, что ядро возникло постепенно, в процессе эволюции. Чаще всего в клетке имеется одно ядро, но встречаются клетки с двумя и бóльшим числом ядер. Известно, что воздействием холода в некоторых клетках можно увеличить число ядер (И. Герасимов). Увеличение количества ядер — одна из форм усиления функции.

Форма ядер чаще округлая, овальная или бобовидная (рис. 17). Некоторые ядра имеют вид кольца, прямых или несколько изогнутых палочек. В клетках крови (лейкоцитах) они имеют сложную сегментацию (см. цв. табл. IV, V). В большинстве случаев каждому виду клетки присуща своя, только ему свойственная форма ядра, и эта форма часто соответствует форме клетки. Так, округлая клетка имеет и ядро такой же формы, удлиненная клетка — с овальным ядром и т. д. Различные механические воздействия могут изменять форму ядра. Например, центросома вызывает образование вмятины и ядро приобретает подковообразную форму. Сокращение или растяжение клетки также отражается на форме ядра. Наконец, форма ядра некоторых клеток (лейкоцитов) зависит от возраста клетки и ее функционального состояния.

Величина ядер, по-видимому, зависит от количества цитоплазмы. Для каждого вида клетки характерно свое ядерно-плазменное отношение. Однако при усилении функции клетки размер ядра увеличивается. Это происходит, например, в клетках желез при усилении выработки ими секретов или гормонов, в нервных клетках при повышении их деятельности и т. д. Размер ядер может меняться под влиянием некоторых условий внешней сре-



Рис. 17. Различные формы ядер.

ды. Так, при голодании белых мышей и кроликов и при кормлении их жиром размер ядер в клетках печени уменьшался, при скармливании белка, наоборот, размер и число ядер несколько увеличивались (Е. М. Ледяева).

Располагаются ядра чаще всего в центре клетки, но в некоторых клетках они лежат эксцентрично. Ядро совершает колебательные или вращательные движения. В некоторых секреторных клетках (в эмалеобразователях) в период секреции ядро смещается к основанию клетки.

Химический состав ядра. Из органических соединений в состав ядра входят: 1) основные белки типа протаминов и гистонов; 2) негистонные белки (глобулины); 3) нуклеиновые кислоты и 4) небольшое количество липоидов. Из неорганических веществ ядра наибольшую роль играет вода, а также минеральные соли кальция и магния. Особенно важное значение имеют нуклеиновые кислоты, причем ДНК клетки почти вся сосредоточена в ядре. В соматических (телесных) клетках данного организма количество ее относительно постоянно, но в зрелых половых клетках ДНК в 2 раза меньше. Количество РНК может значительно варьировать, причем в ядре обнаружены все три ее разновидности, то есть рибосомальная, информационная и транспортная. Соединение белка в ядре изменяется в процессе жизнедеятельности клетки. Часть белков ядра образует с нуклеиновыми кислотами нуклеопротеиды. В ядре имеются гликолитические и отсутствуют окислительные ферменты. Поэтому энергетические затраты обеспечиваются в ядре благодаря АТФ, возникающей на основе гликолиза, а не окисления, как в митохондриях. Нуклеиновых кислот особенно много в молодых, растущих клетках.

Физическое состояние. Ядро в целом, подобно твердым телам, обладает эластичностью и стойко сохраняет свою форму. С другой стороны, при проколе ядро растекается, подобно жидкости. Таким образом, ядро совмещает в себе свойства как жидких, так и плотных тел.

Строение ядра (рис. 18). В ядре неделящихся клеток различают кариоплазму, в которой находится одно или несколько ядрышек, и оболочку.

В клетке, подвергшейся действию некоторых факторов (например, обработке химическими веществами), и в мертвой клетке ядро имеет другой вид. В нем также отчетливо видна оболочка и ядрышко. В кариоплазме же возникает хроматиновая структура (chroma — цвет), названная так за свою способность легко воспринимать основные красители. Хроматин иногда имеет вид сети, отдельных зернышек или ниточек. Как уже сказано, хроматин состоит из комплекса ДНК с белком — дезоксирибонуклеопротеида и является формой существования хромосом. Более мелкие, чем хроматиновые, но тоже базофильные глыбки считаются хромоцентрами хромосом. Прилегая к ядрышку, они образуют ядрышковый хроматин. Пространство между хроматиновыми структурами заполнено микроскопически бесструктурным веществом — ядерным соком (кариолимфой). Если клетка попадает в неблагоприятные, но несмертельные для нее условия, то возникшая в ядре хроматиновая структура после устранения вредно действующего фактора может вновь исчезать. В период непрямого деления клетки в ядре также обнаруживается структура, появление которой связано с преобразованием хромосом.

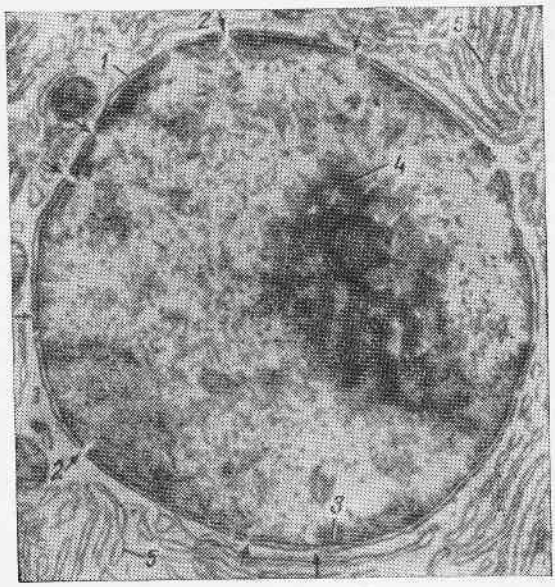


Рис. 18. Электронная микрофотография ядра клетки поджелудочной железы (× 16 000):

1 — оболочка ядра; *2* — пора; *3* — глыбки хроматина; *4* — ядрышко; *5* — зернистая цитоплазматическая сеть (по Фоссетту).

Оболочка ядра, как и плазмалемма, — физиологически весьма активна, но в отличие от оболочки клетки она не способна восстанавливаться после повреждения. Электронно-микроскопические исследования показали, что оболочка состоит из двух мембран, между которыми находится перинуклеарное пространство. Удалось наблюдать, как это пространство иногда сообщается с полостями и цистернами цитоплазматической сети, а мембраны оболочки являются продолжением мембран этой сети. Так как каналы цитоплазматической сети могут сообщаться с межклеточной средой, то некоторые вещества способны из среды прямо поступать в перинуклеарное пространство клетки. На наружной мембране ядерной оболочки часто располагаются рибосомы. Таким образом, оболочка ядра является, по-видимому, частью мембранной системы клетки. Иногда оболочка ядра может складками вдаваться в цитоплазму или в кариоплазму, в силу чего увеличивается поверхность соприкосновения ядра и цитоплазмы. Контакт с цитоплазмой обеспечивается также и при помощи пор, которыми пронизана ядерная оболочка.

На их долю приходится около 10% всей поверхности ядра. Поры заполнены более плотным веществом, имеющим вид перегородки (септы) или даже пробки, которые, видимо, играют роль в осуществлении избирательной проницаемости некоторых веществ внутрь ядра, однако поры — образования непостоянные. Они могут возникать и исчезать. Внутрь ядра вещества, очевидно, проникают не только через поры, но также и через внутреннюю мембрану.

Ряд веществ вообще не способен проникать в ядро.

Роль оболочки состоит, таким образом, не только в механическом отграничении содержимого ядра от цитоплазмы, но и в обеспечении обмена веществ между ними.

Кроме того, есть указания, что ядерная оболочка синтезирует некоторые вещества.

Ядрышко — самое плотное тельце клетки. Сухое вещество его состоит главным образом из белка (80—85%) и РНК (3—5%), причем концентрация РНК значительно выше, чем во всех других компонентах клетки.

Имеется также небольшое количество липоидов и ферментов, в числе которых находятся ферменты, участвующие в синтезе РНК. Часто к ядрышку прилегает, как сказано выше, хроматин хромоцентров хромосом. Полагают, что и в самом ядрышке находится небольшое количество ДНК.

Обычно ядрышко почти правильной сферической формы. Реже встречаются ядрышки в виде скрученных лент и неправильных телец. Число ядрышек зависит от вида животного и типа клетки, а также может изменяться в зависимости от уровня обменных процессов в одной и той же клетке. При интенсификации этих процессов количество ядрышек возрастает, благодаря чему увеличивается поверхность активных контактов материала ядрышка с кариоплазмой. Встречаются ядра с 1—2 —3 и значительно бóльшим числом ядрышек.

Размер ядрышка также связан с видовой, органной принадлежностью и с физическим состоянием клетки. Так, при усилении синтетической деятельности (образование секрета в железах, желточных зерен в ооцитах) ядрышко увеличивается.

Однако при условии торможения выхода РНК в цитоплазму ядрышко также может увеличиваться, хотя синтез белков в этом случае в цитоплазме ослаблен.

Образуются ядрышки в конце деления клетки и исчезают в начале его. Возникновение ядрышек связано с определенным участком хромосом — организатором ядрышек. В ядре различают по две хромосомы с организатором ядрышек. Ядрышко имеет сложную субмикроскопическую структуру, его вещество состоит из нуклеолонемной и аморфной частей. Нуклеолонема представлена гранулами и толстыми пучками (примерно 1200 Å), состоящими из тонких фибриллей (40—50 Å), в ячейках которых располагается более рыхлое аморфное вещество. Гранулы диаметром 100—200 Å, состоят из рибонуклеопротеидов и называются ядрышковыми рибосомами. Функция ядрышка сводится к синтезу рибосомальной РНК, и, возможно, рибосом.

Около 70% РНК, содержащейся в цитоплазме, и 30 % в — в кариоплазме, образуются в ядрышке.

К а р и о л и м ф а (ядерный сок) в неделящейся клетке представляет собой жидкость белковой природы. В ней содержатся РНК и белок, преимущественно альбумины. В кариолимфе находятся хромосомы в сильно деспирализованном виде. У некоторых животных их обнаруживают даже при помощи светового микроскопа, но в большинстве случаев они не видны. Это, по-видимому, объясняется весьма незначительной толщиной хромосом.

При различного рода воздействиях, как уже сказано, из кариолимфы может отмешиваться хроматин в виде неправильных глыбок и зерен. В кариолимфе разных клеток самцов (птицы) или самок (млекопитающие) около ядрышка или под оболочкой ядра находятся хроматиновые тельца определенной формы, которые названы половым хроматином. По этому признаку можно определять пол животного, когда вторичные половые признаки еще не выражены.

Функция ядра в целом определяется главным образом присутствием в нем ДНК. 1. Через ДНК прежде всего осуществляется генетическая (genesis — рождаю) функция ядра. Она заключается в том, что ДНК ядра хранит наследственную информацию, размножает ее благодаря способности ДНК воспроизводить самое себя, и при делении клетки эта информация, записанная в ДНК, равномерно по количеству и качеству распределяется по дочерним клеткам. 2. Ядру в период между делениями клетки принадлежит ведущая роль и в реализации наследственной информации, «записанной» в ДНК. Эта реализация происходит путем управления синтезом и обменом веществ. В синтезе белков ядро участвует путем образования на ДНК информационной, возможно, рибосомальной и транспорт-

вой РНК. На обмен веществ ядро оказывает влияние через ферменты. Так, известно, что в отсутствие ядра снижается активность одних ферментов протоплазмы и прекращается выработка составных частей других. 3. Две предыдущие функции тесно связаны с формообразующей ролью ядра. В опытах по пересадке ядра из клетки одного вида в клетку другого установлено, что пересаженное ядро направляет развитие в сторону своего вида. 4. Под контролем ядра осуществляются и другие процессы в клетке. Например, ядерные вещества способны стимулировать фосфорилирование, в результате которого образуется АТФ.

ЖИЗНЕННЫЕ ПРОЦЕССЫ В КЛЕТКЕ

Жизненный цикл клетки отчетливо демонстрирует, что жизнь клетки распадается на период интеркинеза и митоза. В период интеркинеза активно осуществляются все жизненные процессы, кроме деления. На них прежде всего и остановимся. Основным жизненным процессом клетки является обмен веществ.

На основе его происходит образование специфических веществ, рост, дифференцировка клетки, а также раздражимость, движения и самовоспроизведение клеток. В многоклеточном организме клетка является частью целого. Поэтому морфологические особенности и характер всех жизненных процессов клетки складываются под влиянием организма и окружающей внешней среды. Свое влияние на клетки организм осуществляет главным образом через нервную систему, а также путем воздействия гормонов желез внутренней секреции.

Обмен веществ — это определенный порядок превращения веществ, приводящий к сохранению и самообновлению клетки. В процессе обмена веществ, с одной стороны, в клетку поступают вещества, которые перерабатываются и входят в состав тела клетки, а с другой стороны, из клетки выводятся вещества, являющиеся продуктами распада, то есть клетка и среда обмениваются веществами. Химически обмен веществ выражается в следующих друг за другом в определенном порядке химических реакциях. Строгий порядок в ходе превращения веществ обеспечивается белковыми веществами — ферментами, которые играют роль катализаторов. Ферменты специфичны, то есть они действуют определенным образом лишь на определенные вещества. Под влиянием ферментов данное вещество из всех возможных превращений во много раз быстрее изменяется лишь в одном направлении. Образовавшиеся в результате этого процесса новые вещества изменяются дальше под влиянием уже других, столь же специфичных ферментов и т. д.

Движущее начало обмена веществ —закон единства и борьбы противоположностей. Действительно, обмен веществ определяется двумя противоречивыми и в то же время едиными процессами — ассимиляцией и диссимиляцией. Поступившие из внешней среды вещества перерабатываются клеткой и превращаются в вещества, свойственные данной клетке (ассимиляция). Таким образом, обновляется состав ее цитоплазмы, органелл ядра, образуются трофические включения, вырабатываются секреты, инкреты. Процессы ассимиляции —синтетические, они идут при поглощении энергии. Источником этой энергии являются процессы диссимиляции. В результате их ранее возникшие органические вещества разрушаются, причем освобождается энергия и образуются продукты, одни из которых синтезируются в новые вещества клетки, а другие выводятся из клетки (экскреты). Энергия, освободившаяся в результате диссимиляции, используется при ассимиля-

ции. Таким образом, ассимиляция и диссимиляция являются двумя хотя и различными, но тесно связанными друг с другом сторонами обмена веществ.

Характер обмена различен не только у разных животных, но даже и в пределах одного организма в различных органах и тканях. Эта специфичность проявляется в том, что клетки каждого органа способны усваивать лишь определенные вещества, строить из них специфические вещества своего тела и выделять во внешнюю среду тоже вполне определенные вещества. Вместе с обменом веществ совершается и обмен энергии, то есть клетка поглощает из внешней среды энергию в виде тепла, света и, в свою очередь, выделяет лучистую и другие виды энергии.

Обмен веществ слагается из ряда частных процессов. Основные из них: 1) проникновение веществ в клетку; 2) их «переработка» при помощи процессов питания и дыхания (аэробного и анаэробного); 3) использование продуктов «переработки» для различных синтетических процессов, примером которых может быть синтез белков и образование секрета; 4) выведение продуктов жизнедеятельности из клетки.

В проникновении веществ, равно как и в выведении веществ из клетки, важную роль играет плазмалемма. Оба эти процесса можно рассматривать с физико-химической и морфологической точки зрения. Проницаемость осуществляется благодаря пассивному и активному переносу. Первый происходит благодаря явлениям диффузии и осмоса. Однако в клетку могут поступать вещества вопреки этим законам, что говорит об активности самой клетки и об ее избирательности. Известно, например, что ионы натрия выкачиваются из клетки, если даже их концентрация во внешней среде выше, чем в клетке, а ионы калия, наоборот, нагнетаются в клетку. Это явление описывается под названием «натриево-калиевый насос» и сопровождается затратой энергии. Способность проникать в клетку уменьшается по мере увеличения в молекуле числа гидроксильных групп (OH) при введении в молекулу аминогруппы (NH_2). Органические кислоты проникают легче, чем неорганические. Из щелочей особенно быстро проникает аммиак. Для проницаемости имеет значение и размер молекулы. Проницаемость клетки изменяется в зависимости от реакции, температуры, освещения, от возраста и физиологического состояния самой клетки, причем эти причины могут усилить проницаемость одних веществ и одновременно ослабить проницаемость других.

Морфологическая картина проницаемости веществ из окружающей среды хорошо прослежена и осуществляется путем фагоцитоза phagein — пожирать) и пиноцитоза (pupein — пить). Механизмы того и другого, по-видимому, сходны и различаются лишь количественно. При помощи фагоцитоза захватываются более крупные частицы, а при помощи пиноцитоза — более мелкие и менее плотные. Вначале вещества адсорбируются покрытой мукополисахаридами поверхностью плазмалеммы, затем вместе с нею они погружаются вглубь, причем образуется пузырек, который затем обособляется от плазмалеммы (рис. 19). Переработка проникших веществ осуществляется в ходе процессов, напоминающих пищеварение и завершающихся образованием сравнительно простых веществ. Внутриклеточное пищеварение начинается с того, что фагоцитозные или пиноцитозные пузырьки сливаются с первичными лизосомами, в которых заключены пищеварительные ферменты, причем образуется вторичная лизосома, или пищеварительная вакуоль. В них при помощи ферментов и происходит разложение веществ на более простые. В этом процессе принимают участие не только лизосомы, но и другие компоненты клетки. Так, митохондрии обеспечивают

энергетическую сторону процесса; каналы цитоплазматической сети могут использоваться для транспорта переработанных веществ.

Завершается внутриклеточное пищеварение образованием, с одной стороны, сравнительно простых продуктов, из которых синтезируются вновь сложные вещества (белки, жиры, углеводы), использующиеся для обновления клеточных структур или образования секретов, а с другой стороны, — продуктов, подлежащих выведению из клетки в качестве экскретов. Примерами использования продуктов переработки может служить синтез белков и образование секретов.

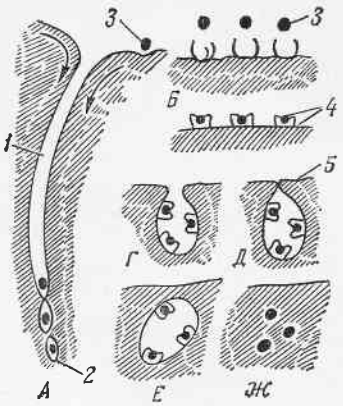


Рис. 19. Схема пиноцитоза:

А — образование пиноцитозного канала *(1)* и пиноцитозных пузырьков *(2)*. Стрелками показано направление впячивания плазмалеммы. *Б—Ж* — последовательные стадии пиноцитоза; *3* — адсорбируемые частички; *4* — частички, захваченные выростами клетки; *5* — плазмалемма клетки; *Г, Д, Е* — последовательные этапы формирования пиноцитозной вакуоли; *Ж* — пищевые частицы освобождены от оболочки вакуоли.

Синтез белка осуществляется на рибосомах и условно происходит он в четыре стадии.

Первая стадия включает активирование аминокислот. Активация их происходит в матриксе цитоплазмы с участием ферментов (аминоацил — РНК — синтетаз). Известно около 20 ферментов, из которых каждый специфичен только для одной аминокислоты. Активация аминокислоты осуществляется при соединении ее с ферментом и АТФ. В результате взаимодействия от АТФ отщепляется пирофосфат, и энергия, находящаяся в связи между первой и второй фосфатными группами, целиком переходит на аминокислоту. Активированная таким образом аминокислота (аминоациладенилат) становится реакционноспособной и приобретает способность соединяться с другими аминокислотами.

Вторая стадия — связывание активированной аминокислоты с транспортной РНК (т-РНК). При этом одна молекула т-РНК присоединяет только одну молекулу активированной аминокислоты. В этих реакциях участвует тот же фермент, что и в первой стадии, и реакция заканчивается образованием комплекса т-РНК и активированной аминокислоты. Молекула т-РНК состоит из двойной, замкнутой с одного конца короткой спирали. Замкнутый (головной) конец этой спирали представлен тремя нуклеотидами (антикодон), которые и обусловливают присоединенные данной т-РНК к определенному участку (кодону) длинной молекулы информационной РНК (и-РНК). К другому концу т-РНК присоединяется активированная аминокислота (рис. 20). Например, если молекула т-РНК на головном конце имеет триплет УАА, то к противоположному ее концу может присоединиться только аминокислота лизин. Таким образом, каждой аминокислоте соответствует своя особая т-РНК. Если три концевых нуклеотида в разных т-РНК одинаковы, то ее специфичность определяется последовательностью нуклеотидов в другом участке т-РНК. Энергия активированной аминокислоты, соединенной с т-РНК, используется для образования пептидных связей в молекуле полипептида. Активированная аминокислота транспортируется т-РНК по гиалоплазме к рибосомам.

Третья стадия — синтез полипептидных цепей. Информационная РНК, выйдя из ядра, протягивается через малые субъединицы нескольких рибосом определенной полирибосомы, и в каждой из них повторяются одни и те же процессы синтеза. Во время протяжки происходит укладка той моле-

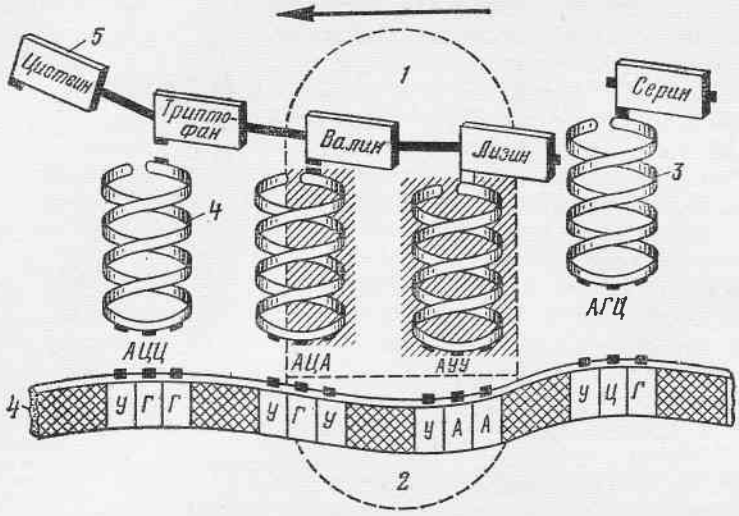


Рис. 20. Схема синтеза полипептида на рибосомах посредством и-РНК и т-РНК:
1, 2 — рибосома; *3* — т-РНК, несущая на одном конце антикодоны: АЦЦ, АЦА, АУУ, АГЦ, а на другом конце соответственно аминокислоты: триптофан, валин, лизин, серин (*3*); *4* — и-РНК, в которой расположены коды: УГГ (триптофана), УГУ (валина), УАА (лизина), УЦГ (серина); *5* — синтезируемый полипептид.

кулы т-РНК, триплет которой соответствует кодовому слову и-РНК. Затем кодовое слово смещается влево, а вместе с ним и прикрепившаяся к нему т-РНК. Принесенная ею аминокислота соединяется пептидной связью с ранее принесенной аминокислотой синтезирующего полипептида; т-РНК отделяется от и-РНК, происходит трансляция (списывание) информации и-РНК, то есть синтез белка. Очевидно, к рибосомам одновременно бывают присоединены две молекулы т-РНК: одна на участке, несущем синтезирующуюся полипептидную цепь, а другая на участке, к которому прикрепляется очередная аминокислота перед тем, как встанет на свое место в цепи.

Четвертая стадия — снятие полипептидной цепи с рибосомы и образование пространственной конфигурации, характерной для синтезируемого белка. Наконец, закончившая формирование белковая молекула становится самостоятельной. т-РНК может использоваться для повторных синтезов, а и-РНК разрушается. Длительность формирования белковой молекулы зависит от числа аминокислот в ней. Считают, что присоединение одной аминокислоты продолжается 0,5 секунды.

Процесс синтеза требует затраты энергии, источником которой является АТФ, образующаяся главным образом в митохондриях и в незначительном количестве в ядре, а при повышенной активности клетки также и в гиалоплазме. В ядре в гиалоплазме АТФ образуется не на основе окислительного процесса, как в митохондриях, а на основе гликолиза, то есть анаэробного процесса. Таким образом, синтез осуществляется благодаря координированной работе ядра, гиалоплазмы, рибосом, митохондрий и зернистой цитоплазматической сети клетки.

Секреторная деятельность клетки также является примером слаженной работы ряда клеточных структур. Секреция — выработка клеткой специальных продуктов, которые в многоклеточном организме чаще всего используются в интересах всего организма. Так, слюна, желчь, желудочный сок и другие секреты служат для переработки пищи в

органах пищеварения. Секреты могут быть образованы либо только белками (ряд гормонов, ферменты), либо состоят из гликопротеидов (слизь), липопротеидов, гликолипопротеидов, реже они представлены липидами (жир молока и сальных желез) или неорганическими веществами (соляная кислота фундальных желез).

В секреторных клетках обычно можно различить два конца: базальный (обращен к перикапиллярному пространству) и апикальный (обращен к пространству, куда выделяется секрет). В расположении компонентов секреторной клетки наблюдается зональность, причем от базального к апикальному концам (полюсам) они образуют следующий ряд: зернистая цитоплазматическая сеть, ядро, пластинчатый комплекс, гранулы секрета (рис. 21). Плазмалемма базального и апикального полюсов часто несет микроворсинки, в результате которых увеличивается поверхность для поступления веществ из крови и лимфы через базальный полюс и вывода готового секрета через апикальный полюс.

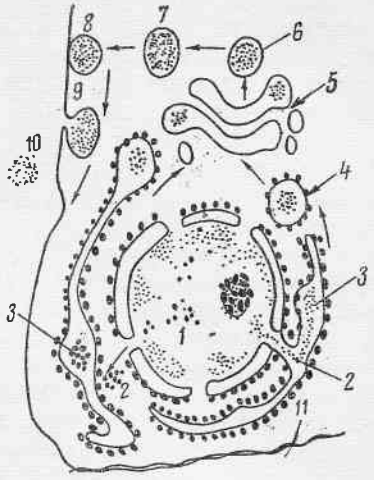


Рис. 21. Схема одного из возможных путей синтеза секрета в клетке и его выведение:

1 — просекрет в ядре; *2* — выход просекрета из ядра; *3* — скопление просекрета в цистерне цитоплазматической сети; *4* — отрыв цистерны с секретом от цитоплазматической сети; *5* — пластинчатый комплекс; *6* — капля секрета в районе пластинчатого комплекса; *7* — зрелая гранула секрета; *8—9* — последовательные стадии выделения секрета; *10* — секрет вне клетки; *11* — плазмалемма клетки.

При образовании секрета белковой природы (поджелудочная железа) процесс начинается с синтеза специфичных для секрета белков. Поэтому ядро секреторных клеток богато хроматином, имеет хорошо выраженное ядрышко, благодаря которым образуются все три вида РНК, поступающие в цитоплазму и участвующие в синтезе белков. Иногда, по-видимому, синтез секрета начинается в ядре и завершается в цитоплазме, но чаще всего в гиалоплазме и продолжается в зернистой цитоплазматической сети. В накоплении первичных продуктов и их транспорте важную роль играют канальцы цитоплазматической сети. В связи с этим в секреторных клетках много рибосом и хорошо развита цитоплазматическая сеть. Участки цитоплазматической сети с первичным секретом отрываются и направляются к пластинчатому комплексу, переходя в его вакуоли. Здесь происходит формирование секреторных гранул.

При этом вокруг секрета образуется липопротеиновая мембрана, а сам секрет созревает (теряет воду), становясь более концентрированным. Готовый секрет в виде гранул или вакуолей выходит из пластинчатого комплекса и через апикальный полюс клеток выделяется наружу. Митохондрии обеспечивают весь этот процесс энергией. Секреты небелковой природы, видимо, синтезируются в цитоплазматической сети и в отдельных случаях даже в митохондриях (липидные секреты). Процесс секреции регулируется нервной системой. Кроме конструктивных белков и секретов, в результате обмена веществ в клетке могут образовываться вещества трофического характера (гликоген, жир, пигменты и др.), вырабатывается энергия (лучистая, тепловая и электрическая — биотоки).

Завершается обмен веществ в ы д е л е н и е м во внешнюю среду ряда веществ, которые, как правило, не используются клеткой и часто являются

для нее даже вредными. Вывод веществ из клетки осуществляется, как и поступление, на основе пассивных физико-химических процессов (диффузия, осмос), так и путем активного переноса. Морфологическая картина выведения нередко имеет характер, обратный фагоцитозу. Выводимые вещества окружаются мембраной.

Образовавшийся пузырек приближается к оболочке клетки, вступает в контакт с нею, затем прорывается, и содержимое пузырька оказывается вне клетки.

Обмен веществ, как мы уже сказали, определяет и другие жизненные проявления клетки, такие, как рост и дифференцировка клеток, раздражимость, способность клеток к самовоспроизведению.

Рост клетки — внешнее проявление обмена веществ, выражающееся в увеличении размера клетки. Рост возможен лишь в том случае, если в процессе обмена веществ ассимиляция преобладает над диссимиляцией, причем каждая клетка растет лишь до определенного предела.

Дифференцировка клетки— это ряд качественных изменений, которые в разных клетках протекают различно и определяются средой и деятельностью участков ДНК, называемых генами. В результате возникают разнокачественные клетки разнообразных тканей, в дальнейшем клетки претерпевают возрастные изменения, которые мало изучены. Однако известно, что происходит обеднение клеток водой, частички белка укрупняются, что влечет за собой уменьшение общей поверхности дисперсной фазы коллоида и как следствие этого понижение интенсивности обмена веществ. Поэтому снижается жизненный потенциал клетки, замедляются окислительные, восстановительные и другие реакции, изменяется направленность некоторых процессов, из-за чего в клетке накапливаются различные вещества.

Раздражимость клетки — ее реакция на изменения во внешней среде, благодаря чему устраняются временные противоречия, возникающие между клеткой и средой, и живая структура оказывается приспособленной к уже измененной внешней среде. В явлении раздражимости можно выделить следующие моменты: 1) воздействие агента внешней среды (например, механическое, химическое, лучевое и пр.); 2) переход клетки к деятельному, то есть возбудимому, состоянию, что проявляется в изменении биохимических и биофизических процессов внутри клетки, причем могут повышаться проницаемость клетки и поглощение кислорода, изменяться коллоидное состояние ее цитоплазмы, появляться электрические токи действия и т. д.; 3) ответ клетки на воздействие среды, причем в различных клетках ответная реакция проявляется по-разному. Так, в соединительной ткани происходит местное изменение обмена веществ, в мышечной — сокращение, в железистых тканях выделяется секрет (слюна, желчь и пр.), в нервных клетках возникает нервный импульс. В железистом эпителии, мышечной и нервной тканях возбуждение, возникшее в одном участке, распространяется по всей ткани. В нервной клетке возбуждение способно распространяться не только на другие элементы той же ткани (в результате чего образуются сложные возбудимые системы — рефлекторные дуги), но и переходить на другие ткани. Благодаря этому и осуществляется регулирующая роль нервной системы. Степень сложности этих реакций зависит от высоты организации животного. В зависимости от силы и характера раздражающего агента различают следующие три типа раздражимости: нормальный, состояние паранекроза и некротический. Если сила раздражителя не выходит за пределы обычного, присущего среде, в которой живет клетка или организм в целом, то возникающие в клетке процессы в конце концов ликвидируют противоречие с внешней средой, и клетка приходит в нормальное состояние.

При этом никакого видимого под микроскопом нарушения структуры клетки не происходит. Если же сила раздражителя велика или она длительно воздействует на клетку, то изменение внутриклеточных процессов приводит к значительному нарушению функции, структуры и химизма клетки. В ней появляются включения, образуются структуры в виде нитей, глыбок, сеточек и т. п. Реакция цитоплазмы сдвигается в сторону кислотности, изменение структуры и физико-химических свойств клетки нарушает нормальную жизнедеятельность клетки, ставит ее на грань жизни и смерти. Это состояние Насонов и Александров назвали *паранекротическим*. Оно обратимо и может закончиться восстановлением клетки, но может привести и к ее гибели. Наконец, если агент действует с очень большой силой, процессы внутри клетки так сильно нарушаются,что восстановление оказывается невозможным, и клетка гибнет. После этого наступает ряд структурных изменений, то есть клетка переходит в состояние некроза или омертвения.

Движение. Характер движения, присущего клетке, очень разнообразен. Прежде всего в клетке осуществляется непрерывное движение цитоплазмы, которое, очевидно, связано с осуществлением обменных процессов. Далее, у клетки могут очень активно двигаться различные цитоплазматические образования, например реснички у мерцательного эпителия, митохондрии; совершает движение и ядро. В других случаях движение выражается в изменении длины или объема клетки с последующим возвращением ее в исходное положение. Такое движение наблюдается в мышечных клетках, в мышечных волокнах и в пигментных клетках. Широко распространено и движение в пространстве. Оно может осуществляться при помощи ложноножек, как у амебы. Так передвигаются лейкоциты и некоторые клетки соединительной и других тканей. Особой формой движения в пространстве обладают спермии. Их поступательное движение происходит благодаря сочетанию змеевидных изгибов хвоста и вращения спермия вокруг продольной оси. У сравнительно просто организованных существ и у некоторых клеток высокоорганизованных многоклеточных животных движение в пространстве вызывается и направляется различными агентами внешней среды и называется *таксисами*.

Различают: хемотаксисы, тигмотаксисы и реотаксисы. *Хемотаксисы* — движение по направлению к химическим веществам или от них. Такой таксис обнаруживают лейкоциты крови, которые амебовидно передвигаются по направлению к проникшим в организм бактериям, выделяющим определенные вещества. *Тигмотаксис* — движение по направлению к прикоснувшемуся твердому телу или от него. Например, легкое прикосновение пищевых частичек к амебе приводит к тому, что она обволакивает их, а затем заглатывает. Сильное механическое раздражение может вызвать движение в сторону, противоположную раздражающему началу. *Реотаксис* — движение против тока жидкости. Способностью к реотаксису обладают спермии, движущиеся в матке против тока слизи по направлению к яйцевой клетке.

Способность к самовоспроизведению является важнейшим свойством живой материи, без чего жизнь невозможна. Всякая живая система характеризуется цепью необратимых изменений, которые завершаются смертью. Если бы эти системы не давали начала новым системам, способным начать цикл сначала, жизнь прекратилась бы.

Функция самовоспроизведения клетки осуществляется путем деления, которое является следствием развития клетки. В процессе ее жизнедеятельности, в силу преобладания ассимиляции над диссимиляцией, увеличивается масса клеток, но объем клетки увеличивается быстрее, чем ее поверх-

ность. В этих условиях интенсивность обмена понижается, наступают глубокие физико-химические и морфологические перестройки клетки, постепенно затормаживаются процессы ассимиляции, что убедительно доказано с помощью меченых атомов. В результате вначале прекращается рост клетки, а затем становится невозможным дальнейшее ее существование, и происходит деление.

Переход к делению — это качественный скачок, или следствие количественных изменений ассимиляции и диссимиляции, механизм разрешения противоречий между этими процессами. После деления клетки как бы омолаживаются, жизненный потенциал их увеличивается, так как уже в силу уменьшения размера увеличивается доля активной поверхности, интенсифицируется обмен веществ в целом и ассимиляционная фаза его в особенности.

Таким образом, индивидуальная жизнь клетки слагается из периода интерфазы, характеризующейся повышенным обменом веществ, и периода деления.

Интерфазу с некоторой долей условности разделяют: 1) на пресинтетический период (G_1), когда интенсивность ассимиляционных процессов постепенно нарастает, но редупликация ДНК еще не началась; 2) синтетический (S), характеризующийся разгаром синтеза, в течение которого происходит удвоение ДНК, и 3) постсинтетический (G_2), когда процессы синтеза ДНК прекращаются.

Различают следующие основные типы деления: 1) непрямое деление (митоз, или кариокинез); 2) мейоз, или редукционное деление, и 3) амитоз, или прямое деление.

НЕПРЯМОЕ ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК (МИТОЗ, ИЛИ КАРИОКИНЕЗ)

Биологический смысл митоза состоит в точном распределении парных хромосом по дочерним клеткам, благодаря чему молодые клетки получают совершенно одинаковую наследственную информацию.

Строение хромосом (греч. chróma — цвет, sóma — тело, то есть красящееся тельце) заключается в спирализации пучков молекул ДНК и появлении вокруг них матрицы, богатой РНК и фосфолипидами. В результате хромосомы превращаются в компактные тельца (рис. 22). В них различают два *плеча*, расположенных под углом и соединенных друг с другом в области *первичной перетяжки*. В последней находится *центромера* в виде светлой зоны с плотным зернышком внутри. На плечах хромосомы могут быть сужения — *вторичные перетяжки*. У отдельных хромосом они, по-видимому, являются организаторами ядрышка. К некоторым хромосомам на тонкой хроматиновой нити прикреплены тельца — *спутники*. Каждая метафазная хромосома продольно разделена на две *хроматиды*, это будущие дочерние хромосомы, образование которых началось еще в интерфазе благодаря редупликации ДНК. Хроматида состоит из матрикса, в котором находятся закрученные в спирали две *хромонемы*, связанные одна с другой в области центромеры и слагающиеся из пучков нитевидных молекул ДНК. На хромонемах расположены утолщения — *хромомеры*, по-видимому, представляющие собой наиболее сильно спирализованные участки хромонем. В хромосомах различают эухроматические и гетерохроматические участки. Последние остаются плотными и в интеркинезе, образуя ложные ядрышки и ядрышковый хроматин нормального ядрышка. ДНК в них более лабильна, а хромонема менее спирализована.

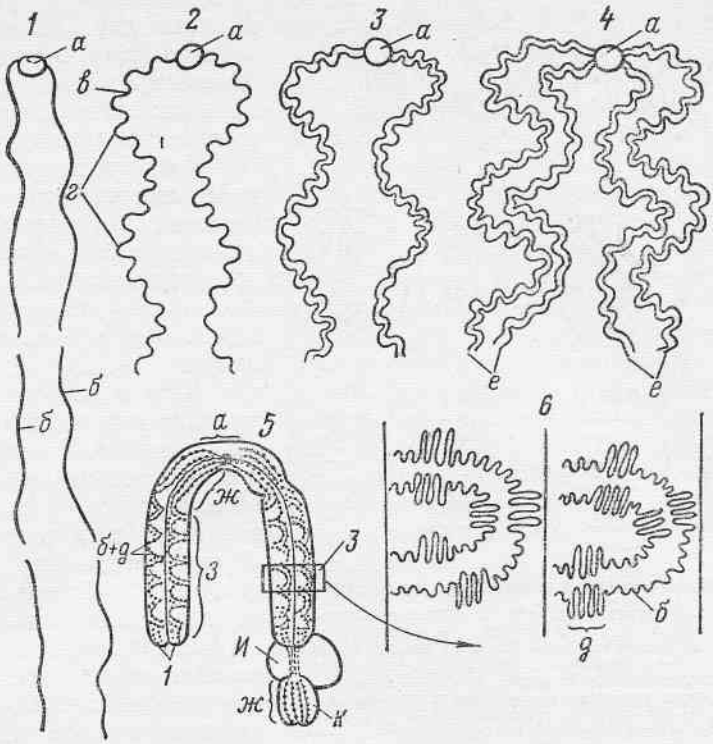


Рис. 22. Схема преобразования и строения хромосомы:

1 — деспирализованная хромосома; *2* — спирализованная хромосома; *3* — спирализованная хромосома с двойной хромонемой; *4—5* — удвоенная хромосома; *6* — увеличенный участок удвоенной хромосомы, который взят в рамочку (*5*); *а* — первичная перетяжка с центромерой; *б* — хромонема; *в*, *г* — витки первичной и вторичной спирали; *д* — хромомеры; *е* — хроматиды; *ж* — гетерохроматические участки; *з* — эухроматические участки; *и* — ядрышко; *к* — спутник (сателлит).

Химический анализ показывает, что основными компонентами хромосом являются: 1) ДНК, которая во время деления вся сосредоточивается только в хромосомах; 2) белки типа гистонов; 3) липоиды и 4) минеральные элементы, главные из которых кальций и магний.

Число хромосом у животных одного и того же вида колеблется около средней для вида величины. Так, у коровы 60 хромосом, у свиньи 40 и у лошади 60.

Все хромосомы у млекопитающих парные, кроме двух половых, которые обозначают, как X и Y. У самок пара половых хромосом состоит из XX, а у самцов из XY. У птиц, наоборот, ZZ, для самцов и ZW для самок. Соматические и незрелые половые клетки имеют диплоидный, то есть двойной, набор хромосом ($2n$). Он возникает при оплодотворении, когда объединяются зрелые половые клетки самцов и самок, имеющих гаплоидный, или одинарный, набор хромосом.

По *форме* хромосомы могут быть в виде зырнышек, палочек, крючочков, подковок и пр. Кроме того, количество, размер и положение вторичных перетяжек, а также наличие или отсутствие спутников отличают одну пару хромосом от другой.

В ходе митоза происходит глубокая биохимическая и морфологическая перестройка протоплазмы, она как бы обновляется, поэтому жизненный по-

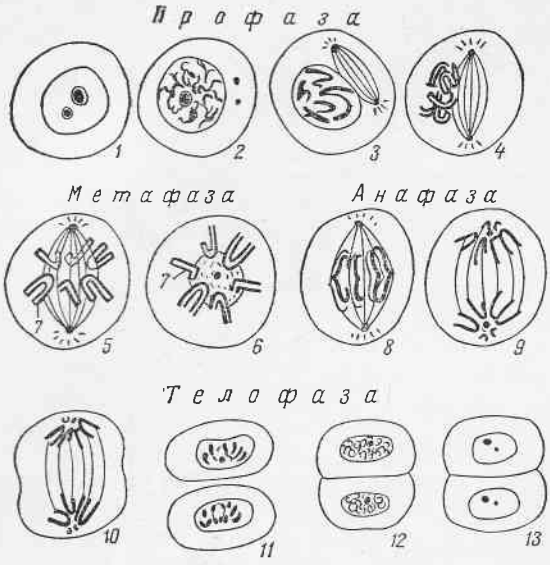


Рис. 23. Схема митотического деления клетки:
1 — интерфазная клетка; профаза; *2* — стадия плотного клубка; *3* — стадия рыхлого клубка; *4* — исчезновение оболочки ядра; метафаза; *5* — стадия экваториальной пластинки или *6* — материнская звезда; *7* — хромосомы (ясно видно их удвоение); анафаза; *8* — ранняя анафаза; хромосомы начали расходиться; *9* — стадия дочерних звезд; телофаза; *10* — ранняя телофаза; *11* — стадия рыхлого клубка; *12* — стадия плотного клубка; *13* — дочерние клетки.

тенциал двух новых клеток возрастает. В осуществлении митоза можно различить два периода: подготовительный и собственно митоз.

Подготовительный период совершается на протяжении интерфазы, а иногда начинается даже в конце предыдущего деления. В течение этого периода происходит: 1) удвоение центриоли центросомы; 2) затем удвоение ДНК и образование связанных с нею гистонов; 3) синтез веществ, необходимых для построения митотического аппарата; 4) накопление энергетических ресурсов для осуществления митоза. Незадолго до собственно митоза происходит желатинизация цитоплазмы, изменяются поверхностное натяжение и другие физические, а также химические свойства. Клетка обычно округляется, несколько обособляется от окружающих ее тканевых элементов, теряет ряд специальных морфологических образований (мерцательные реснички, кутикулярные каемки и др.), освобождается от продуктов распада. РНК из цитоплазмы переходит в ядро, снижается уровень обмена веществ.

Собственно митоз длится от 0,5 до 3 часов. На основе морфологических изменений его принято разделять на четыре фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу (рис. 23, 24).

Профаза является одной из наиболее длительных. В течение нее хромосомы приобретают вид компактных телец, возникает ахроматиновый аппарат, определяющий полюс деления, исчезают ядрышко и оболочка ядра. По мере спирализации хромосом в ядре сначала образуется картина плотного клубка. Затем, когда хромосомы еще более спирализуются, а поэтому утолщаются и укорачиваются, ядро приобретает вид рыхлого клубка. Одновременно с преобразованием хромосом исчезает ядрышко, распадается оболочка ядра и кариоплазма смешивается с цитоплазмой, образуя миксоплазму. В ней свободно, но беспорядочно размещаются хромосомы. Таким образом, ядро как самостоятельная морфологическая единица перестает существовать. Кроме того, в профазе формируется ахроматиновый аппарат. При этом центриоли, удвоенные еще в интерфазе, расходятся к противоположным концам клетки. Вокруг них появляется лучистое сияние. Таким образом обозначаются полюсы клетки. Из веществ, образовавшихся еще в интерфазе, путем желатинизации формируются нити, часть из них тянется от одной центриоли к другой, напоминая фигуру веретена, а часть тянется от центриолей лишь до экватора веретена и лежат более поверхностно — это хромосомные нити. Полагают, что к ним прикрепляются хромосомы своими цен-

тромерами. Так как нити не красятся обычными ядерными красителями, то их назвали ахроматиновыми (греч. а — отрицание, chroma — цвет), а всю фигуру —ахроматиновым аппаратом. Этот аппарат очень плотное образование, которое легко смещается иглой в менее плотной цитоплазме.

Во время профазы происходит изменение и в других органеллах. Мембраны цитоплазматической сети распадаются на мелкие пузырьки, лежащие ближе к оболочке клетки. Митохондрии становятся тоньше и разделяются на зерна, которые равномерно распределяются по клетке.

Метафаза по времени более короткая. В течение метафазы хромосомы перемещаются к экватору ахроматинового веретена и при помощи центромер прикрепляются к хромосомным нитям веретена. В результате формируется довольно правильная фигура. Если рассматривать ее с полюсов (у которых расположены центриоли), то эта фигура напоминает звезду; отсюда название фазы — материнская звезда. Если же смотреть на клетку со стороны, на уровне экватора веретена, то хромосомы, лежащие в одной плоскости, кажутся пластинкой, что дало основание называть эту фазу стадией экваториальной пластинки. Итак, во время метафазы хромосомы располагаются более упорядоченно, а их удвоение (редупликация) выявляется более отчетливо благодаря тому, что хроматиды начинают отслаиваться друг от друга.

Анафаза также протекает сравнительно быстро. Во время анафазы хроматиды, составлявшие хромосому, расходятся к противоположным полюсам клетки, образуя дочерние хромосомы. Этот процесс сопровождается бурным движением миксоплазмы. В конце анафазы у обоих полюсов собирается равное количество хромосом, которые размещаются вокруг центриолей, образуя фигуру дочерней звезды. Согласно одной из теорий, хроматиды расходятся благодаря сокращению коротких нитей веретена, которые и тянут хромосомы к соответствующему полюсу клетки. В результате у каждого

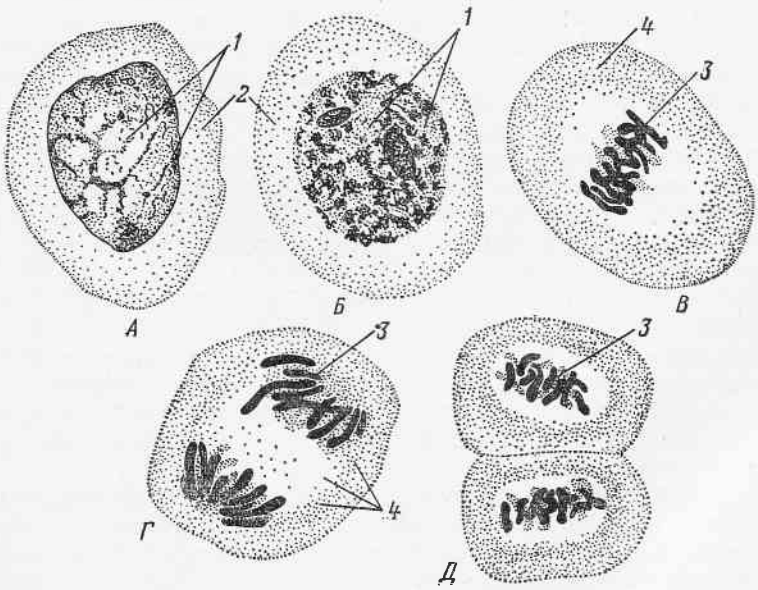


Рис. 24. Митоз в эпителии роговицы глаза млекопитающего (по С. Я. Залкинду): *А* — интерфазная клетка; *Б* — профаза; *В* — метафаза; *Г* — анафаза; *Д* — телофаза; *1* — ядро; *2* — цитоплазма; *3* — хромосомы; *4* — миксоплазма.

полюса оказывается точно половина ДНК, входящей в состав каждой метафазной хромосомы.

Таким образом, на протяжении профазы, метафазы и анафазы происходят процессы, связанные с движением хромосом. Это и дало повод назвать весь процесс сложного деления клетки кариокинезом (греч. karyon — ядро, kinesis — движение).

Телофаза, так же как и профаза, длительная. В течение ее формируются две молодые клетки. Хромосомы утрачивают звездообразное расположение, образуют рыхлый клубок. Затем они деспирализуются, переплетаются между собой, вследствие чего клубок становится плотным. Наконец, появляется ядрышко и оболочка ядра. Вслед за этим или несколько раньше делится на две части и само тело клетки. При этом элементы всех органелл пассивно распределяются между клетками. Из них в молодых клетках воссоздаются все типичные для них органеллы. Так вместо одной материнской появляются две дочерние клетки.

Размножение клеток может совершаться лишь при определенных условиях внешней среды. Основные из них: питание, температура, присутствие кислорода, определенная реакция среды и др. В связи с тем что комбинация этих условий меняется в зависимости от времени суток, сезона года, в митотической активности клеток также наблюдаются суточные и сезонные колебания. Так, у дневных животных, ведущих активный образ жизни утром и днем, восстановительные процессы, связанные с митозом, происходят в часы покоя, то есть ночью и вечером. У ночных же животных (мыши, крысы) максимум митотической активности совпадает с дневными часами. Периодичность митоза может быть нарушена путем изменения внешней среды. Варьируя световой режим в течение суток, можно вызвать изменение ритма митотической активности. Недостаточное питание ведет к затуханию митотической деятельности клеток. Известны факторы, стимулирующие и тормозящие деление клеток. К числу первых принадлежат вещества эмбриональных тканей, вещества разрушенных лейкоцитов крови, некоторые гормоны, например фолликулин и адреналин; тормозят деление клеток лучи Рентгена, которые применяют в медицине для борьбы с размножением клеток злокачественных опухолей. Деление клеток в организме регулируется нервной системой. Так, установлено, что при мнимом кормлении число митозов в кишечнике эпителия возрастает, это можно объяснить условнорефлекторной деятельностью нервной системы. С. Я. Залкинд наблюдал снижение митотической активности клеток роговицы глаза при раздражении чувствительных нервов конечностей электрическим током.

ПРЯМОЕ ДЕЛЕНИЕ, ИЛИ АМИТОЗ

Амитоз (а — без, mitos — нить) чаще всего совершается путем перетяжки вначале ядрышка, ядра, а затем и цитоплазмы. В результате появляются две или несколько дочерних клеток. Иногда разделение ядра не сопровождается разделением цитоплазмы. Тогда возникают многоядерные клетки.

Органеллы и включения цитоплазмы не претерпевают видимых изменений, а ядро не исчезает, как при митозе (рис. 25). В ходе амитоза в отличие от митоза почти не изменяются физико-химические свойства цитоплазмы и функция клетки не выключается. ДНК при амитозе хотя и удваивается, но хромосомы не спирализуются. Поэтому ДНК может распределяться по дочерним клеткам неравномерно как с точки зрения количества, так и качества. Часто амитозы отмечают при регенерации (восстановлении) тканей,

когда требуется быстрое увеличение количества клеток. Этот тип деления чаще наблюдают в высокоспециализированных тканях и в стареющем организме. Однако в общем амитоз встречается реже чем митоз.

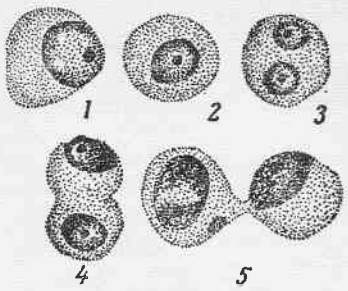


Рис. 25. Последовательные стади иамитоза в мезотелиальных клетках.

МЕЙОЗ

Мейоз, или редукционное деление, встречается у всех живых организмов, которые размножаются половым путем, но в разных формах. Характеризуется он тем, что в результате двух быстро следующих друг за другом делений ядра число хромосом уменьшается вдвое.

Для многоклеточных животных, некоторых простейших и низших форм растений характерен гаметный мейоз, то есть он происходит во время гаметогенеза (оогенеза и сперматогенеза) и является неотъемлемой частью процесса образования женских и мужских половых клеток. Сущность оплодотворения заключается в слиянии двух половых клеток, при этом образуется новая клетка — зигота, представляющая результат слияния их цитоплазм и ядер. Если бы в половой клетке содержалось столько же хромосом, сколько в соматической, то в зиготе, а следовательно, и в клетках каждого поколения число хромосом увеличивалось бы вдвое. Однако этого не происходит, поскольку существует особый процесс, уменьшающий число хромосом в половых клетках вдвое. Без этого приспособления самовоспроизведение вида невозможно, так как каждое последующее поколение представляло бы новые формы. Поэтому половая клетка имеет одинарный, или гаплоидный, а соматическая клетка животных двойной, или диплоидной, набор хромосом, из которых один привнесен спермием, а второй — яйцеклеткой. Например, в соматических клетках коровы имеется 60, а в половых — 30 хромосом, у овцы и свиньи соответственно 54—27 и 40 и 20.

Первое мейотическое деление называют собственно редукционным (уменьшительным), в котором различают профазу I, метафазу I, анафазу I и телофазу I (рис. 26).

Профаза I характеризуется значительной продолжительностью и сложностью, протекает в пять стадий (лептонема, зигонема, пахинема, диплонема и диакинез), и каждой из них присущи специфические признаки перестройки хромосом.

Лептонема — в этой стадии более четко проявляются хромосомы в ядре сперматоцита или ооцита I порядка в виде одинарных, длинных, тонких нитей с хромомерами. Количество хромосомных нитей соответствует диплоидному набору хромосом, у которых еще не обнаруживается двойная структура.

Зигонема начинается сближением двух гомологичных хромосом, соединяющихся затем гомологичными (сходными) участками и хромомерами. После совмещения отдельных участков двух хромосомных нитей хромосомы укорачиваются. Совмещение хромосомных нитей называют *конъюгацией*, а пару соединенных хромосом — *бивалентом*.

Пахинема характеризуется полной (по всей длине) конъюгацией каждой пары хромосом, продольным укорочением и образованием коротких, толстых нитей. Затем наступает продольное расщепление каждой хромосомы, входящей в состав бивалента, на две сестринские хроматиды. Такие четыреххроматидные биваленты называют *тетрадами*.

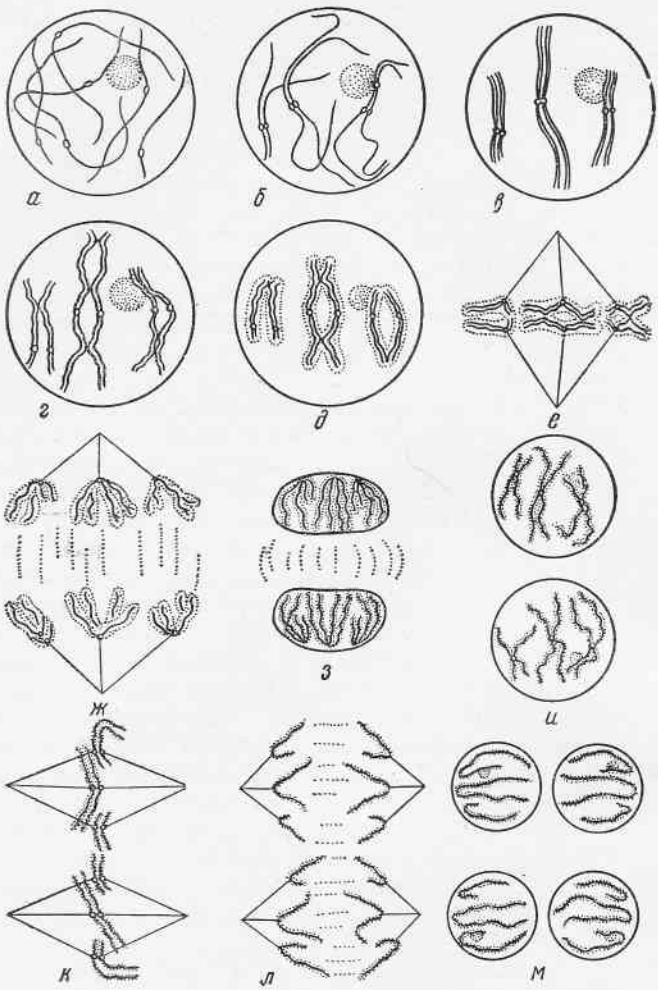


Рис. 26. Схема стадий мейоза:

а — лептонема; б — зигонема; в — пахинема; г — диплонема; д — диакинез; е — метафаза I; ж — анафаза I; з — телофаза I; и — профаза II; к — метафаза II; л — анафаза II; м — телофаза II.

Диплонема. На этой стадии под действием силы отталкивания расходятся соединенные хромосомы, но полного разделения нет, в местах перекреста хромосом сохраняются связи (мостики) — *хиазмы*, где происходит обмен участками хроматид. Процесс обмена участками хроматид, обслуживающий образование перекрестков (мостиков), называется *кроссинговером*.

Диакинез — заключительная стадия профазы. Хромосомы резко укорачиваются, делаются компактными, происходит перемещение хиазм (терминализация) от центромеры к концам хромосом и уменьшается число промежуточных хиазм, но хроматиды остаются связанными. Хромосомы приобретают вид коротких крестиков, колечек, рогаток, широко разбросанных в ядре, что облегчает их подсчет.

Метафаза I начинается с разрушения ядерной оболочки. Хромосомы располагаются на экваторе и обращены своими центромерами к противо-

положным полюсам. Образуется и начинает действовать ахроматиновое веретено.

Анафаза I мейоза характеризуется расхождением гомологичных хромосом, при этом из конъюгирующей пары к каждому полюсу отходит целиком одна хромосома, состоящая из двух хроматид. Таким образом, в анафазе происходит редукция — сокращение числа хромосом. При митозе в отличие от мейоза каждая хромосома конъюгирующей пары делится на две сестринские хромосомы, которые равномерно распределяются по полюсам.

Телофаза I наступает, когда хромосомы достигнут полюсов клетки. При этом к каждому полюсу приходит вдвое уменьшенное (гаплоидное) число хромосом. Образуется оболочка клетки, ядрышко, и в конце телофазы начинается цитокинез.

Затем наступает второе мейотическое деление — эквационное (уравнительное).

После короткой интерфазы и профазы II образуется ахроматиновое веретено, что указывает на начало метафазы II, во время которой гаплоидное число хромосом располагается в плоскости экватора. Затем центромеры делятся; образуются две сестринские хроматиды, которые в течение анафазы II достигают полюсов. По завершении телофазы II сестринская хроматида называется хромосомой. В результате мейоза в каждом из четырех образовавшихся ядер содержится по одной гомологичной хромосоме каждого родителя, с гаплоидным набором хромосом.

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК

Самовоспроизведение присуще живому на всех уровнях организации: размножаются неклеточные структуры (вирусы, митохондрии, хромосомы), клетки (деление) и многоклеточные организмы.

Возникновение половых клеток в филогенезе. В процессе исторического развития по мере усложнения организации живых существ изменялся и способ их размножения. Наиболее древним является бесполый путь, то есть размножение путем прямого обособления от родительской формы (*вегетативное размножение*, или *апогамия*). Так размножаются неклеточные организмы и некоторые низкоорганизованные многоклеточные животные. В процессе эволюции животных происходит специализация клеток и тканей, которые начинают выполнять немногие или одну функцию, но весьма совершенно.

Как результат такой специализации следует рассматривать и появление клеток, специально служащих для размножения. Эти клетки называют *половыми* или *гаметами*. Вначале гаметы могли давать новые особи без предварительного взаимодействия друг с другом. Доказательство этому — случаи партеногенеза (развитие особей из неоплодотворенных яйцеклеток) у некоторых современных организмов.

Позже появились организмы, у которых развитие новой особи стало возможным лишь после взаимодействия половых клеток друг с другом — *половое размножение*. Сначала, очевидно, родительские особи и их половые клетки почти не отличались одна от другой, как это и сейчас отмечают у многих низших растений и у некоторых животных. Эти организмы называют *изогамными*. Однако по мере эволюции происходила дифференциация гамет на мужские и женские. Такие организмы называют *анизогамными*. У них одни гаметы обычно неподвижные, более крупные и содержат большое количество питательного материала, это — *женские половые клетки*,

или *яйцеклетки*; другие гаметы мельче, не обременены запасным питательным материалом и обладают подвижностью — это *мужские половые клетки*, или *спермии*. У высокоорганизованных животных только в результате слияния яйцеклетки и спермиев возникает новый организм.

Мужские и женские половые клетки у большинства растений и у некоторых низших животных развиваются в теле одной и той же особи, которая называется *гермафродитной*. Но у более высокоорганизованных животных и некоторых растений они развиваются в теле разных индивидуумов (*раздельнополые организмы*).

Развитие половых клеток в онтогенезе животных также совершается постепенно. Вначале клетки зародыша малоспециализированы и почти не отличаются друг от друга ни по строению, ни по функции (каждая из них при разобщении у некоторых животных может даже дать начало целому организму со всем многообразием его клеток). При каждом новом делении возникают все более и более разнокачественные клетки, которые приспособляются к выполнению лишь определенных функций, то есть происходит дифференцировка. Половые клетки есть тоже следствие этой дифференцировки. Их функцией является воспроизведение новых особей. Из мезодермы и окружающей мезенхимы возникают зачатки половой железы, в которых развиваются первичные половые клетки. Половые железы самца называются семенниками, а самки — яичниками. В раннем периоде развития семенника и яичника имеются черты общности, а в последующем появляются различия. Размножение высших многоклеточных слагается из развития половых клеток (гаметогенеза), процесса оплодотворения и последующего развития, завершающегося появлением молодых особей со всеми чертами, присущими данному виду животного.

ГАМЕТОГЕНЕЗ

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ СПЕРМИЕВ

Мужские половые клетки — спермии были открыты А. Левенгуком в 1677 г. и названы им анималькулями (зверьками). Левенгук ошибочно принял их за зародыш будущих организмов. Развитие спермиев, или *сперматогенез*, у млекопитающих совершается в стенках извитых канальцев семенника и слагается из четырех стадий: размножения, роста, созревания и формирования.

Стадия размножения. В извитых семенных канальцах клетки, занимающие самое наружное положение в стенке канальца (рис. 27), усиленно делятся, образуя *сперматогонии* — мелкие клетки с плотным, хорошо красящимся ядром и небольшим количеством цитоплазмы; они усиленно поглощают питательные вещества, необходимые для новообразования клеток. У разных животных происходит разное число циклов деления, но чаще всего не менее десяти. В результате из одной начальной клетки образуется свыше тысячи спертматогониев.

Стадия роста. Образовавшиеся в результате последнего цикла деления клетки утрачивают способность делиться, а благодаря усиленной ассимиляции питательных веществ они увеличиваются в размере. Вместе с тем в ядре происходит подготовка к делению: в нем появляются удвоенные хромосомы, парные хромосомы сближаются, образуя группы, которые хотя и состоят из двух хромосом, но так как каждая из них удвоена, то группы называют тетрадами (tetra — четыре). Половые клетки в стадии роста называют *сперматоцитом I порядка*. Расположены они непосредственно под

слоем сперматогониев, составляя второй (считая снаружи) слой самых крупных клеток стенки извитого семенного канальца (рис. 27). Они имеют большое рыхлое ядро с отчетливо выраженной грубой хроматиновой структурой и значительный слой цитоплазмы. Сперматоциты I порядка вступают в стадию созревания, причем у животных с сезонным ритмом размножения это происходит в период появления половой активности, а у других животных сразу после завершения стадии роста.

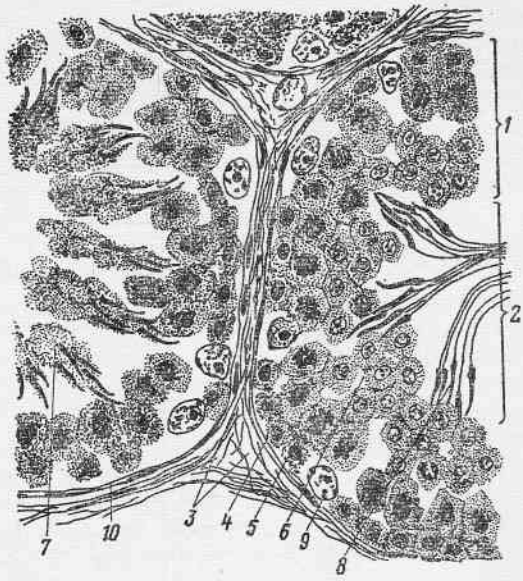


Рис. 27. Поперечный срез извитых семенных канальцев (схема):

1 — стенка извитого канальца; *2* — просвет извитого канальца; *3* — соединительная ткань между канальцами дольки семенника; *4* — сперматогонии; *5* — сперматоциты I порядка; *6* — сперматиды ранние; *7* — сперматиды поздние; *8* — спермии; *9* — ядро сертолиевой клетки; *10* — оболочка извитого канальца.

Стадия созревания протекает сравнительно быстро и состоит из двух быстро следующих одно за другим делений созревания, причем происходит уменьшение числа хромосом и клетки из незрелых, с диплоидным набором хромосом, становятся зрелыми, с гаплоидным набором хромосом. Первое деление созревания называется редукционным или *мейозом*. В процессе мейоза к полюсам клетки из каждой тетрады отходят не половинки от каждой хромосомы, как при митозе, а целые, но удвоенные хромосомы. В результате возникают *сперматоциты II порядка* с половинным (гаплоидным) числом хромосом. Лежат они глубже сперматоцитов I порядка, то есть ближе к просвету извитого канальца. Сперматоциты II порядка существуют очень кратковременно. Так как их хромосомы удвоены, они имеют возможность сразу же приступить к новому делению. Это второе деление созревания совершается путем митоза, и образующиеся в процессе его клетки называются *сперматидами*. Они тоже с гаплоидным количеством хромосом. Мейоз и митоз могут меняться очередностью. Таким образом, в сперматидах содержится вдвое меньшее количество ядерного вещества по сравнению со всеми предшествующими формами половых клеток. Сперматиды вначале представляют собой небольшие округлые клетки с бледно красящимся ядром. Располагаются они непосредственно у просвета извитого семенного канальца, нередко в несколько слоев.

Стадия формирования характеризуется тем, что сперматиды постепенно преобразуются в спермии. Процесс формирования спермиев у разных животных протекает несколько различно, но имеет и общие черты. Они сводятся к следующему. Сперматиды вступают в тесную связь с центральными отростками сертолиевых клеток стенки извитого канальца. Около отростка каждой такой клетки образуется группа сперматид, которые к этому времени из округлых становятся грушевидными. Ядра их уменьшаются, становятся более плотными, приобретают типичную для животных каждого вида форму и смещаются к узкому концу клетки. Этим концом сперматиды погружены

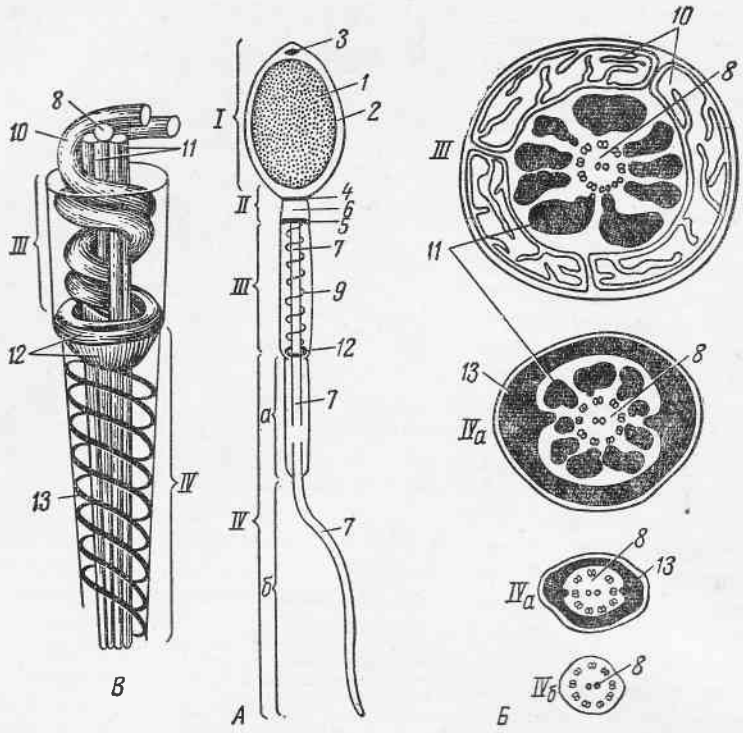


Рис. 28. Схема строения спермия:

А — общий вид; *Б* — электронно-микроскопическая картина строения разных отделов спермия на поперечном разрезе и пространственной модели (*В*). *I* — головка: *1* — ядро; *2* — цитоплазма; *3* — акросома; *II* — шейка: *4* — передний узелок; *5* — задний узелок; *6* — промежуточная масса; *III* — связующий отдел хвоста или тело: *7* — осевая нить; *8* — она же, по данным электронной микроскопии (состоит из девяти парных и двух центральных фибрилл); *9* — спиральная нить митохондрий; *10* — она же по электронограмме; *11* — девять опорных тяжей; *12* — замыкающее кольцо; *IV* — хвост: *а* — главный отдел хвоста; *13* — фиброзный слой; *б* — концевой отдел хвоста.

в цитоплазму отростка сертолиевой клетки. Пластинчатый комплекс также смещается в узкий конец сперматиды, располагаясь впереди ядра. Центросома, наоборот, отходит в расширенный конец сперматиды; обе центриоли располагаются на оси, проходящей через центросому и ядро. Из удаленной от ядра центриоли вырастает осевая нить хвоста, которая частично обволакивается цитоплазмой, спускающейся с расширенного конца сперматиды. Часть цитоплазмы рассасывается.

Вполне развитый спермий имеет головку, шейку, связующий отдел, или тело, и хвост (рис. 28). Большая часть *головки* занята ядром с узкой каемкой цитоплазмы вокруг него. В передней части головки цитоплазма образует перфораторий, в котором находится плотное тельце — акросома, образованная из пластинчатого комплекса. При его участии выделяется фермент — гиалуронидаза. В *шейке*, расположенной между головкой и связующим отделом, находятся центриоли, образующие передний и задний узелки, связанные промежуточной массой. Отходящая от дистальной центриоли осевая нить тянется вдоль связующего и хвостового отделов спермия. По данным электронной микроскопии, осевая нить построена аналогично мерцательным ресничкам и центриолям из девяти парных нитей, расположенных по окружности, и из двух парных — в центре. В *связующем отделе*

спермия, кроме осевой нити, имеется спиральная нить, состоящая из митохондрий. В конце связующего отдела находится замыкающее кольцо, также образованное из центросомы. Связующий отдел богат гликогеном и липидами, которые расходуются при движении спермия. В митохондриях происходит трансформация энергии, необходимой для движения. *Хвостовой отдел* состоит из главного отдела, где вокруг осевой нити расположен цитоплазматический чехлик, и концевого отдела, или концевой нити, лишенной цитоплазмы (*IV—а, б*).

У животных с внешним осеменением (костистые и осетровые рыбы) спермии обычно построены симметрично. У животных с внутренним осеменением, к числу которых принадлежат и сельскохозяйственные животные, спермии имеют асимметричное строение: головка прикреплена к хвосту несколько сбоку. По форме головки спермии разных животных также отличаются друг от друга. Длина спермия (по данным Г. А. Шмидта) у быка 65 мкм, у жеребца — 55—60, у козла — 55, у кота — 60, у собаки— 66, у морской свинки — 100 мкм.

По мере формирования спермии постепенно выходят из стенки канальца, причем в просвет канальца свешиваются хвостики, в то время как головки находятся еще в стенке канальца. Затем освобождаются головки, и спермии оказываются свободно лежащими в просвете канальца. Вскоре после этого спермии приобретают способность к активному перемещению. У асимметричных спермиев поступательное движение осуществляется благодаря сочетанию змееобразного движения хвоста с вращением вокруг собственной оси. Траектория их движения имеет форму спирали. Двигаются спермии со скоростью около 2 мм в секунду.

В придатке семенника спермии приобретают липопротеиновый покров, который придает им одноименный заряд, предохраняющий от слипания, и делает их более устойчивыми.

У большинства сельскохозяйственных животных сперматогенез совершается непрерывно в течение всего года, периодически ослабляясь или усиливаясь. У верблюда и оленя он происходит лишь в определенные сезоны года.

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ЯЙЦЕКЛЕТКИ

Женская половая клетка у млекопитающих была открыта в XIX в. К. М. Бэром. Развитие яйцеклетки начинается в яичнике и заканчивается в яйцеводе. Процесс развития яйцеклеток называется оогенезом. Он сходен со сперматогенезом, но имеет и ряд особенностей (рис. 29). В оогенезе различают три стадии: размножения, роста и созревания.

Стадию размножения яйцеклетки млекопитающих проходят в утробный период жизни особи. Клетки, покрывающие яичник снаружи, образующие поверхностный эпителий, врастают внутрь яичника в виде тяжей. Обособляясь, эти тяжи формируют *пфлюгеровские мешки*. Они состоят из нескольких более крупных половых клеток — *оогониев* и массы мелких *фолликулярных клеток*. Оогонии многократно делятся.

В **стадии роста** (29, 30) пфлюгеровские мешки распадаются на группы клеток — фолликулов. В фолликуле находится одна или несколько крупных половых клеток, а остальные более мелкие клетки (фолликулярные) окружают их. Половая клетка утрачивает способность делиться и превращается в *ооцит I порядка*, который быстро растет. В этом процессе различают период малого роста, когда ооцит I порядка увеличивается в размере только в силу бурных процессов ассимиляции, совершающихся в нем, и период большого роста, когда рост ооцита I порядка совершается при ак-

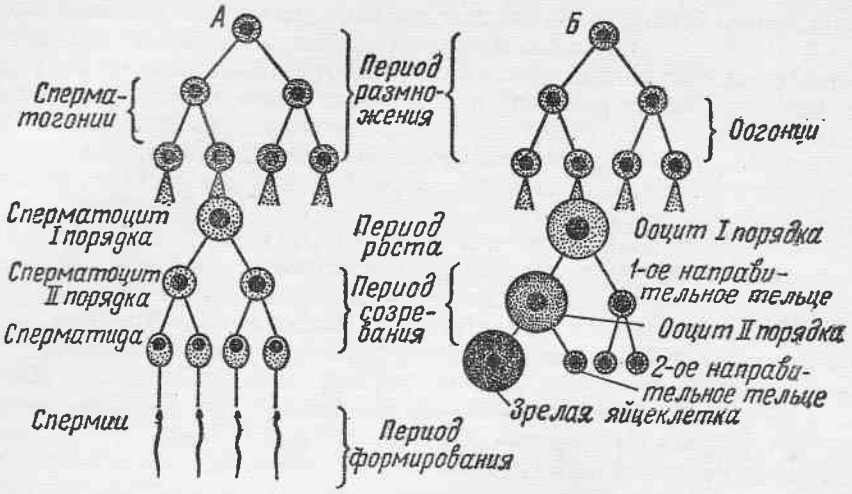


Рис. 29. Схема сперматогенеза (*А*) и оогенеза (*Б*).

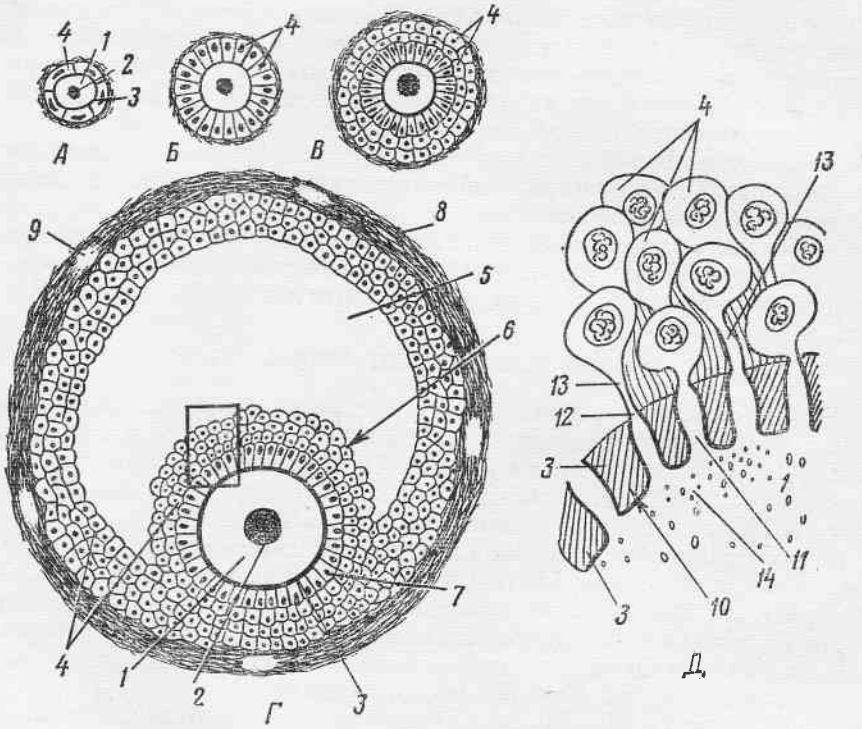


Рис. 30. Последовательные стадии развития пузырчатого фолликула:

А—Б — первичный фолликул; *В* — вторичный фолликул; *Г* — пузырчатый фолликул; *1* — ооцит I порядка; *2* — его ядро; *3* — блестящая зона ооцита I порядка; *4* — фолликулярные клетки; *5* — полость пузырчатого фолликула; *6* — яйценосный холмик; *7* — лучистый венец; *8* — соединительнотканная оболочка пузырчатого фолликула (theca folliculi); *9* — кровеносные сосуды ее; *Д* — участок яйценосного холмика (взятый в рамку на рис. *Г*) под большим увеличением; *10* — плазмалемма ооцита; *11* — выпячивание цитоплазмы и плазмалеммы ооцита (желточный конус); *12* — место связи желточного конуса с отростками фолликулярных клеток; *13* — отросток фолликулярной клетки; *14* — гранулы, проникшие в цитоплазму ооцита из фолликулярных клеток.

тивном участии фолликулярных клеток. Благодаря их деятельности вокруг ооцита формируется блестящая оболочка (*Д*). Через ее поры устанавливается тесная связь фолликулярных клеток с половой клеткой. Размер, форма, количество и расположение фолликулярных клеток по отношению к ооциту I порядка изменяются, в соответствии с чем изменяется и вид фолликула (*А*, *Б*, *В*, *Г*). Вначале он невелик и называется первичным (примордиальным) фолликулом. Ооциты I порядка его окружены одним слоем очень низких фолликулярных клеток. Такие фолликулы появляются у овцы уже на 132-й день утробной жизни. Их очень много у новорожденных и молодых самок. Лежат они группами в самой наружной зоне яичника. Фолликулярные клетки размножаются и из низких становятся цилиндрическими, но по-прежнему окружают ооцит I порядка одним слоем.

В дальнейшем ооцит I порядка продолжает расти, а фолликулярные клетки, усиленно размножаясь, окружают его уже несколькими слоями. Такой фолликул называется *вторичным*. Постепенно в массе фолликулярных клеток образуется небольшая, но в дальнейшем все увеличивающаяся полость, которая заполняется жидкостью, выделяемой фолликулярными клетками. В этой жидкости находятся эстрогенные гормоны, влияющие на развитие вторичных половых признаков и разрастание слизистой оболочки половых путей самки. Под давлением этой жидкости стенки фолликула сильно растягиваются, и он приобретает вид пузырька. Вместе с увеличением полости и количества жидкости в ней увеличивается протяженность стенки фолликула и число составляющих ее фолликулярных клеток, причем стенка становится тоньше. Только в одном месте она утолщена и в виде холмика выступает в полость фолликула. Здесь лежит растущий ооцит I порядка, за что холмик называют *яйценосным*. Те из фолликулярных клеток яйценосного холмика, которые непосредственно соприкасаются с ооцитом I порядка, располагаются вокруг него радиально и образуют *лучистый венец* — corona radiata. В остальных слоях фолликулярные клетки располагаются беспорядочно, формируя зернистый слой (stratum granulosum). Вокруг фолликула обособляется *соединительнотканная оболочка*, или *тека* (théca folliculi), во внутреннем слое которой находится много сосудов и нервов. В таком виде фолликул называют *пузырчатым* (граафов пузырек).

Стадия роста при оогенезе длительнее, чем при сперматогенезе. В течение ее ооцит I порядка достигает значительной величины, в нем происходит усиленное накопление желтка, являющегося трофическим включением, и происходят другие морфохимические изменения. В ядре ооцита к концу роста в результате спирализации и удвоения хромосомы приобретают вид плотных, хорошо видных в световой микроскоп телец. Они, как и при сперматогенезе, размещаются попарно и удваиваются, вследствие чего образуются тетрады, то есть клетка готовится к делению. В период половой зрелости пузурчатый фолликул выступает на поверхности яичника и может быть виден простым глазом. Е. Ф. Поликарпова находила эти фолликулы уже у новорожденной овцы.

В определенный период полового цикла под влиянием нервной системы расширяются кровеносные сосуды теки, возрастает давление жидкости внутри пузырька. Стенка его прорывается, и ооцит I порядка вместе с окружающими его фолликулярными клетками, увлекаемый жидкостью, выходит в воронку яйцевода. Этот процесс называется *овуляцией*. Размер пузырчатого фолликула перед разрывом у свиньи равен 7—8 мм. У одноплодных животных (лошадь, корова) одновременно развивается обычно лишь один пузырчатый фолликул, а у многоплодных (овца, свинья, кролик и др.) — несколько (у свиньи 15—30, у кролика 8—12; А. В. Квасницкий). Про-

цесс развития пузырчатого фолликула регулируется гормональными факторами и нервной системой.

Ооцит I порядка, попавший на воронку яйцевода, благодаря колебаниям бахромок воронки яйцевода и току жидкости, создаваемым мерцательным эпителием стенки яйцевода, продвигается в просвет яйцевода. Следующая стадия оогенеза — созревание протекает уже в яйцеводе.

Стадия созревания характеризуется тем, что развивающаяся яйцеклетка дважды делится, причем одно деление протекает по типу мейоза, а второе — по типу митоза. В результате первого деления из ооцита I порядка образуются две клетки. Одна из них крупная — ооцит II порядка, а другая значительно меньших размеров — первое редукционное тельце. Последнее в дальнейшем отмирает, иногда предварительно разделившись на две клетки. Ооцит II порядка также делится на две резко различающиеся по размеру клетки. Крупная является зрелой яйцеклеткой, а маленькая — вторым редукционным тельцем. Это последнее деление происходит уже тогда, когда в яйцеклетку начинают проникать спермии. Первое деление совершается обычно путем мейоза (редукционное деление). Во время мейоза из каждой тетрады удвоившиеся хромосомы ооцита I порядка расходятся целиком к противоположным полюсам клетки.

Вследствие этого ооцит II порядка содержит вдвое меньшее (гаплоидное) число хромосом по сравнению с ооцитами I порядка. Во время второго, митотического, деления каждая удвоенная хромосома расщепляется и дочерние хромосомы направляются в зрелую яйцеклетку и во второе редукционное тельце. Таким образом, при оогенезе из одного ооцита I порядка образуется лишь одна, но очень крупная яйцеклетка, тогда как при сперматогенезе из одного сперматоцита I порядка образуется четыре спермия.

Формирование как самостоятельная фаза развития в оогенезе в отличие от сперматогенеза отсутствует. Однако процессы формирования в яйце происходят, но они совершаются на протяжении трех предыдущих стадий. К процессам формирования следует отнести образование блестящей оболочки, накопление желтка в цитоплазме яйцеклетки, исчезновение центросомы и др.

Строение зрелой яйцеклетки (рис. 31) типично для клеток вообще, то есть она состоит из цитоплазмы, ядра и оболочки. В цитоплазме находятся все органеллы, кроме центросомы. Из включений большое значение имеет желток, который служит питательным материалом для развивающегося организма. В зависимости от количества и характера распределения желтка в цитоплазме у сельскохозяйственных животных различают два основные типа яйцеклеток: изолецитальные и телолецитальные. Изолецитальные (isos — равно и lekithos — желток) яйцеклетки вместе с тем являются олиголецитальными (oligos — мало). В таких клетках мало желтка, и он распределен равномерно в цитоплазме. Телолецитальные яйцеклетки имеют среднее или большое количество желтка, главная масса которого помещается у одного из полюсов клетки. Этот полюс получил название вегетативного, тогда как противоположный ему полюс, где происходит развитие зародыша, называют анимальным (animal — животное). Количество желтка отражается на размере яйцеклетки. Так, если изолецитальные яйцеклетки млекопитающих микроскопически малы, то телолецитальные яйцеклетки (например, лягушки и особенно птиц — желток) хорошо видны невооруженным глазом.

Яйцеклетка окружена несколькими оболочками. Первичной является свойственная всем клеткам плазмалемма и желточная оболочка, которая становится хорошо видной после оплодотворения. Обе они есть продукт деятельности самой половой клетки. Вторичная оболочка вырабатывается

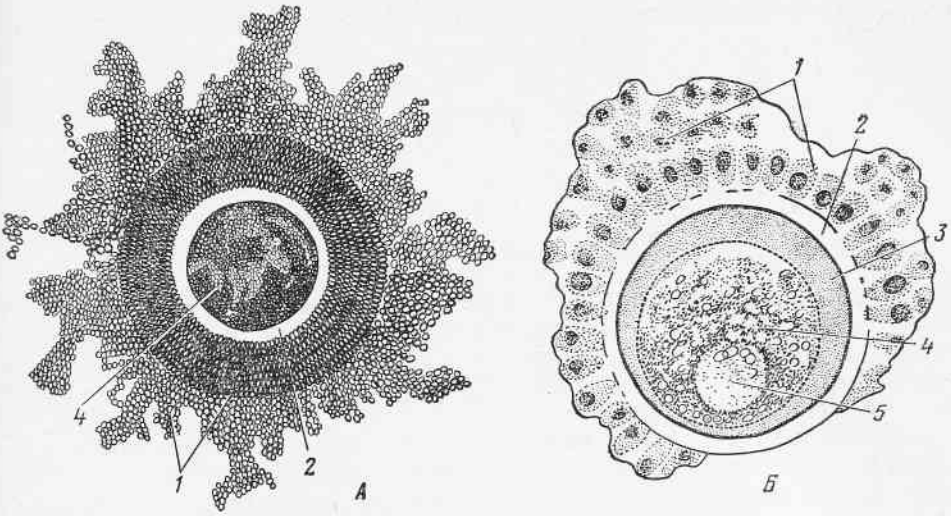


Рис. 31. Вид яйцеклетки:

А — кобылы (по Г. В. Паршутину) и *Б* — свиньи (по А. В. Квасницкому); *1* — клетки лучистого венца и клетки зернистой зоны; *2* — прозрачной или блестящая оболочка; *3* — превителлиновое пространство; *4* — цитоплазма с желточными зернами; *5* — ядро.

фолликулярными клетками. Ею является прозрачная, или блестящая, зона (zona pellucida) ооцита. Она пронизана порами, через которые отростки фолликулярных клеток входят в цитоплазму ооцита. По этим отросткам в яйцеклетку поступают питательные вещества (рис. 30—*Д*). Третичные оболочки образуются железами яйцевода. Это скорлупа, подскорлуповая оболочка, белок яиц у птиц и студенистая оболочка яиц амфибий. У млекопитающих снаружи от блестящей зоны лежат фолликулярные клетки. Ближайшие к яйцеклетке фолликулярные клетки расположены радиально, за что этот слой получил название *лучистого венца*. За ним размещается несколько рядов полигональных фолликулярных клеток, образующих зернистую зону. По данным Г. В. Паршутина, в яйцеклетке лошади прозрачная зона имеет толщину, равную 10 мкм, а лучистый венец состоит из семи слоев удлиненных клеток и равен 50 мкм. Форма яйцеклеток обычно шарообразная, но встречается овальная, а также веретеновидная. Размер яйцеклеток без оболочек у различных животных сильно варьирует (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Размер яйцеклеток различных животных (по Г. А. Шмидту, А. В. Квасницкому)

Вид животного	Диаметр яйцеклетки (в мм)	Вид животного	Диаметр яйцеклетки (в мм)
Ланцетник	0,1	Лошадь	0,113—0,115
Лосось	6	Кролик	0,092—0,120
Корова	0,135—0,140	Утконос	4
Свинья	0,120—0,140	Курица	35
Овца	0,120	Страус	105

У всех без исключения животных размер яйцеклетки во много раз превышает размер спермиев. Так, у свиньи она в 15—20 тыс. раз крупнее спермия. Различие размеров половых клеток имеет глубокий биологический

смысл. Не обремененный большим количеством вещества спермий подвижен, благодаря чему обеспечивается встреча его с яйцеклеткой и оплодотворение. Крупная яйцеклетка неподвижна, но содержит большое количество пластического материала, за счет которого начинает свое развитие зародыш.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ И МОРФОЛОГИЯ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

Мужские и женские половые клетки могут дать новый организм только после взаимодействия друг с другом. Этот процесс называется *оплодотворением*, а способ размножения *половым*. После оплодотворения образуется одна зародышевая клетка — *зигота*, из которой развивается зародыш, плод, а затем и молодая особь.

Биологическое значение полового размножения и связанного с ним оплодотворения состоит в том, что оно благодаря совмещению наследственной информации двух различающихся родительских организмов дает возможность животным лучше приспосабливаться к окружающей среде. В результате совмещения различного в едином создается повышенная жизненность зиготы. Если биологическое различие между половыми клетками незначительно, то при оплодотворении зигота получается с пониженной жизненностью. Из нее развиваются организмы слабые, маложизненные, нередко появляются уродства и рождаются мертвые или скоро погибающие особи. Наоборот, чем больше отличаются друг от друга половые клетки в пределах данного вида животного, тем богаче наследственность и тем лучше развивается животное. Увеличением противоречивости зиготы объясняется и сильное повышение жизненности потомства при покрытии самки несколькими самцами.

Морфологическая картина оплодотворения у разных животных несколько различна. У млекопитающих процессы, предшествующие оплодотворению, и морфология самого процесса оплодотворения характеризуются следующим. К спермиям, проходящим по половым путям самца, примешивается секрет добавочных половых желез, и в результате образуется *сперма*. Порция спермы, которая вводится в половые пути самки при спаривании, — *эякулят* содержит огромное количество спермиев. По данным В. К. Милованова, общее число спермиев в эякуляте жеребца равно 4—20 млрд., у быка — 4—10, у хряка — 20—80, у барана — 2—10 млрд. Часть спермиев погибает в половых путях самки. Некоторые из них внедряются в слизистую оболочку половых путей. Остальные проходят в яйцевод, где находится яйцеклетка. Время, в течение которого спермии достигают яйцеводов, у овцы колеблется от 30 минут до 5—8 часов, у кролика равно 2—3 часам, у крупного рогатого скота — 5—9 часам.

Движение спермиев в половых путях самок совершается в результате их подвижности — реотаксиса (способность движения против тока жидкости, в данном случае слизи половых путей самки), а также благодаря сокращениям мышечных стенок женских половых путей. В половых путях самки спермии одних животных сохраняют жизнеспособность довольно долго, но у большинства сельскохозяйственных животных они живут только несколько часов. По данным Г. А. Шмидта, спермии в половых путях коровы живут 25—30 часов, овцы — 30—36, кролика — 8—12 часов.

Спермий с яйцеклеткой встречается в верхней трети яйцевода. Большое значение для непосредственного сближения половых клеток имеет вы-

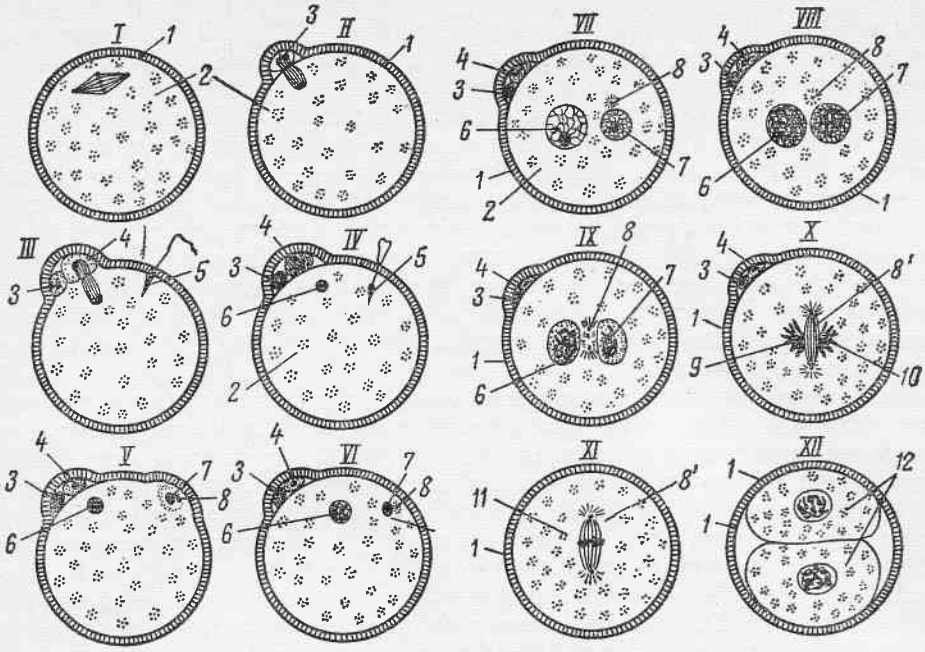


Рис. 32. Процесс оплодотворения:

I и *II* — стадия первого деления созревания; *III* — образование второго редукционного тельца и внедрение спермия; *IV* — проникновение спермия в глубь яйцеклетки; *V—VIII* — преобразование мужского и женского ядер; *IX*, *X* — преобразование хромосом в обоих ядрах и формирование веретена; *XI*, *XII* — деление зиготы; *1* — блестящая зона яйцеклетки; *2* — цитоплазма яйцеклетки; *3* — первое редукционное тельце; *4* — второе редукционное тельце; *5* — спермий; *6* — ядро яйцеклетки, *7* — ядро спермия; *8* — центросома; *8'* — веретено деления; *9* — хромосомы, образовавшиеся в ядре яйцеклетки; *10* — хромосомы, образовавшиеся в ядре спермия; *11* — объединение хромосом отцовского и материнского организма в экваториальную пластинку; *12* — бластомеры.

деление ими веществ: фертилизинов яйцеклетки и антифертилизинов спермиев. Благодаря этим веществам происходит слипание спермиев между собой и прилипание их к поверхности яйца. Прилипшие к яйцу спермии выделяют ферменты, в основном гиалуронидазу и трипсин, разрушающие межклеточное вещество лучистого венца. В результате фолликулярные клетки рассеиваются. Исследования показывают, что рассасывание связывающего фолликулярные клетки вещества успешно протекает лишь в том случае, если имеется определенный минимум спермиев. Эту роль могут выполнять не только спермии своего вида, но даже других видов животных. Например фолликулярные клетки кобылы растворяются спермиями барана. Таким образом, этот процесс в видовом отношении не является специфичным.

Ферменты, выделяемые спермиями, не только способствуют освобождению яйцеклетки от фолликулярных клеток, но и стимулируют прохождение ооцитом I порядка стадии созревания. Эту стимуляцию тоже могут осуществлять и спермии животных других видов. Спермии окружают свободную от фолликулярных клеток яйцеклетку и начинают проникать через блестящую зону в ее цитоплазму. Этот процесс строго специфичен в видовом отношении, так как в яйцеклетку могут проникнуть лишь спермии своего вида.

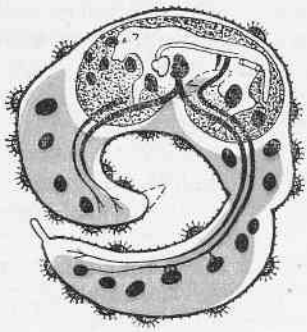
У некоторых видов происходит превращение акросомы спермия в плотную *акросомную нить*, которая легко проникает через блестящую зону. В месте соприкосновения акросомной нити с цитоплазматической мембра-

ной яйцеклетки образуется вырост цитоплазмы — *бугорок оплодотворения*, и спермий втягивается внутрь яйца. На соприкосновение со спермием яйцо очень быстро реагирует целым рядом существенных изменений, обусловленные перестройкой цитоплазматической мембраны яйцеклетки и периферических слоев цитоплазмы (так называемого *кортикального слоя*). Изменения эти носят название *кортикальной реакции*. Она начинается в месте соприкосновения спермия с яйцом и затем быстро распространяется по всей поверхности яйцеклетки, образуя *оболочку оплодотворения*. Последняя защищает яйцо от проникновения лишних спермиев. Проникновение в яйцо одного спермия называется *моноспермией*, нескольких — *полиспермией*. У животных, имеющих телолецитальные яйцеклетки (птицы, рептилии), как правило, наблюдается полиспермия, однако только один спермий участвует в оплодотворении.

При оплодотворении в яйцеклетку входит практически весь спермий (рис. 32) — головка, шейка связующий отдел, то есть части, содержащие основные компоненты клетки (ядро, цитоплазма, органеллы), оставаться вне яйцеклетки может лишь хвост. У млекопитающих спермии проникают в яйцеклетку в любом месте ее поверхности, тогда как у других животных, например у морского ежа, спермии попадают через особое отверстие в ней. После вхождения спермия начинаются более глубокие процессы взаимодействия, в результате чего в яйцеклетке резко возрастает интенсивность обмена веществ. Головка спермия в результате ассимиляции увеличивается в размере. Ядро его становится по величине равным ядру яйцеклетки, постепенно исчезают шейка и тело. Головка же стороной, обращенной к шейке, поворачивается в сторону ядра яйцеклетки. Такое ядро называют *мужским пронуклеусом* и соответственно ядро яйцеклетки — *женским пронуклеусом*. Затем происходит сближение и слияние пронуклеусов. Их хромосомные группы (гаплоидные наборы) сливаются в единую группу — *сингамия*. По исследованиям О. В. Красовской, у кролика мужской и женский пронуклеусы сливаются через 15 часов после того, как спермий начал внедряться в яйцеклетку. В результате сингамии образуется *ядро дробления*, а клетка превращается в *зиготу*.

Сущность оплодотворения нельзя сводить лишь к процессу слияния ядер половых клеток. При оплодотворении совершаются сложные процессы ассимиляции и диссимиляции, происходит обмен веществ между половыми клетками. Обладая свойствами отцовской и материнской клеток, зигота представляет собой качественно новое живое тело с только ему присущими особенностями. Зигота отличается от яйцеклетки биологически, морфологически, а также по своим физико-химическим свойствам. Биологически зигота отличается большей жизненностью, более широкой наследственной основой, которая позволяет развивающемуся из нее организму приспосабливаться не только к среде, в которой жил отцовский или материнский организм, но и к новым условиям существования.

Морфологически зигота каждого вида животного имеет свои особенности. Однако общим для всех является то, что в связи с проникновением спермия в яйцеклетку и превращением ее в зиготу происходят сложные процессы перемещения и дифференцировки клеточного материала, сопровождающиеся появлением в одних случаях видимых (серый полумесяц у ланцетника и др.), в других случаях невидимых зон клеточного материала. Как показали эксперименты, каждая зона в дальнейшем дает начало лишь определенным комплексам органов взрослого организма. После образования зиготы начинается развитие особи, то есть онтогенез (см. ниже).



Часть вторая

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ ПО ЭМБРИОЛОГИИ

ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ

Работники животноводства в своей практической деятельности разводят и выращивают животных. Это сложные биологические процессы, и, чтобы сознательно управлять ими и искать пути их совершенствования, зоотехник должен быть знаком с основными закономерностями развития животных на протяжении их индивидуальной жизни. Цепь изменений, которую переживает организм от момента своего возникновения до естественной смерти, называется *онтогенезом*. Он слагается из качественно различных периодов. Однако периодизация онтогенеза разработана еще недостаточно. Одни авторы началом индивидуального развития считают развитие половых клеток, обозначая этот период как предзародышевый (Г. А. Шмидт и др.). Ряд ученых считают, что онтогенез начинается после оплодотворения, когда формируется зигота. После возникновения зиготы последующий онтогенез сельскохозяйственных животных естественно разделяется на *внутриутробное развитие*, которое начинается от оплодотворения и заканчивается рождением молодой особи, и на *послеутробное*, или *постнатальное*, *развитие*, которое начинается после рождения и продолжается до смерти. Внутриутробное развитие состоит из эмбрионального и фетального периодов. Эмбриональным называется период от момента возникновения зиготы до закладки всех основных органов тела. Завершив эмбриональное развитие, особь становится плодом, и дальнейший период ее развития обозначается как фетальный, то есть плодный (некоторые авторы этот период включают в эмбриональный). В постнатальной жизни выделяется ряд следующих ступеней развития, различающихся по морфофизиологическим особенностям животных: 1) период новорожденности; 2) молочный период; 3) период полового созревания; 4) период расцвета; 5) период старения.

На протяжении нескольких веков при ответе на вопрос, как совершается развитие, в науке боролись две концепции — *преформизм* и *эпигенез*. Сторонники преформистской теории считали, что организм заранее предобразо-

ван (преформирован) в половых клетках родителей, что ничего нового не образуется, а развитие зародыша сводится лишь к явлениям роста. Так, одни из ранних преформистов считали, что в мужских, а другие, что в женских половых клетках находится маленький и прозрачный, но вполне сформированный организм, и развитие состоит лишь в том, что органы зародыша увеличиваются в размерах, и он становится видимым. Теория преформизма идеалистична, так как она, не объясняя возникновения сложных структур, а рассматривая их как раз навсегда данные, предполагает существование сверхъестественной силы, которая является будто бы первопричиной их возникновения. Сторонниками преформизма были такие ученые XVII и XVIII вв., как А. Левенгук, Я. Сваммердам, М. Мальпиги, А. Галлер, Ш. Бонне. Сторонники эпигенеза (Аристотель, Ф. Вольф, К. М. Бэр), наоборот, понимали развитие как непрерывную цепь новообразований, начинающуюся с бесструктурной протоплазмы. Такое понимание развития неизбежно приводило к отрицанию саморазвития, к допущению существования каких-то сверхъестественных сил, которые направляют это развитие. Следовательно, эпигенез тоже приводил к идеализму.

Будучи обе неприемлемыми для объяснения развития, эти противоположные точки зрения сыграли положительную роль, обогатив науку ценными фактическими данными, которые легли в основу единственно правильного *диалектико-материалистического взгляда* на развитие. С точки зрения диалектического материализма развитие — это результат взаимодействия противоречивых явлений. В нем имеет место и преформизм и эпигенез, количественные и качественные процессы, разделение на морфофункционально обособленные части (дифференцировка) и подчинение их организму как целому (интеграция) и т. д. Так, уже в зиготе сочетаются черты устойчивости и способность изменяться. Зигота, с которой начинается развитие, несомненно, обладает биохимическими, биофизическими, структурными, исторически сложившимися на протяжении эволюции вида свойствами (в значительной мере еще не изученными), благодаря которым из зиготы овцы развивается именно овца, а не животное другого вида. В этом смысле можно сказать, что зигота преформирована. Но эта устойчивость может быть несколько нарушена. В результате ход развития изменится, и хотя из зиготы разовьется овца, но она может чем-то отличаться от родительских форм. Эти изменения постепенно могут привести к возникновению новой породы. Таким образом, с одной стороны, преформация, а с другой стороны, эпигенез налицо. Чем ближе к концу развития, тем сильнее проявляются черты преформизма. Так, если на ранней стадии хрусталик мог образовываться под влиянием зачатка глаза (глазной бокал) из разных участков наружного покрова тела зародыша, то позже эта способность сохраняется лишь за определенным участком покровной ткани, а остальные ее утрачивают, то есть их формообразовательные возможности суживаются, они становятся более преформированными (детерминированными).

В процессе развития все время совершаются количественные и качественные изменения. Выражением количественных изменений являются *процессы роста*, качественных — *дифференцировка*. Ростом называется накопление массы тела в результате деления клеток, увеличения их размера, а также вследствие образования при участии клеток промежуточного вещества. Дифференцировка — структурное, биохимическое или иное изменение развивающегося организма, при котором из относительно однородного материала образуются два или большее количество разных по структуре и функции частей. Так, благодаря дифференцировке из одной начальной клетки — зиготы образуется огромное количество отличающихся друг

от друга клеток, таких, как нервная, мышечная, костная, клетки крови и пр. Дифференцировка совершается в результате изменения характера клеток при делении, образования промежуточного неклеточного вещества, неравномерного деления клеток в различных местах тела зародыша, перемещения клеток и т. д.

В процессе развития рост и дифференцировка либо происходят одновременно, либо, что бывает чаще, при усилении процессов дифференцировки ослабляются процессы роста, и наоборот. Возникшие в процессе дифференцировки части влияют друг на друга и подчинены организму как целому. Это объясняется тем, что в процессе дифференцировки появляются специализированные структуры, которые, выполняя, хотя и более совершенно, одну или немногие функции в интересах всего организма, для поддержания собственной жизнедеятельности нуждаются в деятельности других столь же специализированных органов. Так, специализированные на газообмене легкие не могут осуществлять свою функцию без органов пищеварения, кровообращения и нервной системы. Чем выше дифференциация и ее следствие—специализация, тем больше часть зависит от целого, то есть тем выше подчиненность целому — интеграция. Иначе говоря, чем более организм оказывается расчлененным, тем больше в нем проявляется единство, обусловленное взаимозависимостью частей друг от друга. Вначале отдельные части организма связываются друг с другом посредством химических веществ, а после возникновения нервной системы она становится высшим объединяющим и подчиняющим фактором.

Причиной развития являются внутренние и внешние факторы. Внутренние факторы — это вполне материальная наследственная основа, направляющая онтогенез по определенному пути, приводящему к появлению животного определенного вида, породы и т. д. Сама наследственная основа организма, главным образом представленная ДНК хромосом, сложилась постепенно на протяжении многовековой истории развития данного вида животного, называемой *филогенезом*. Таким образом, онтогенез определяется филогенезом. Внешние факторы развития — это различные условия существования. Если они мало отличаются от тех условий, в которых происходило развитие ближайших предков и родительских форм, то и ход развития не изменяется. Если же условия среды изменились, то организм либо погибает, либо, приспосабливаясь к ним, изменит характер развития, что повлечет за собой изменение внешнего вида и биологических свойств животного. Этот измененный характер развития повторяют потомки. Таким образом, и онтогенез влияет на последующую судьбу вида, то есть на его филогенез. Иначе говоря, филогенез повторяет онтогенез. В процессе развития онтогенез и филогенез — внешние и внутренние факторы развития — оказываются взаимно связанными друг с другом и определяют как явления детерминации (предопределения, преформации), так и явления новообразования, без которого невозможно никакое развитие.

В эмбриогенезе животных благодаря их родству имеются некоторые принципиально сходные черты: 1) образование зиготы; 2) дробление; 3) образование зародышевых листков; 4) дифференцировка зародышевых листков, приводящая к образованию тканей и органов.

Образование зиготы — начало эмбрионального развития. Оно начинается с взаимодействия спермия и яйцеклетки и завершается образованием одной новой клетки — зиготы.

Затем наступает **дробление** — это особый вид митотического деления, которое обычно следует одно за другим, вследствие чего дочерние клетки не могут дорасти до размера материнской. По мере дробления количество

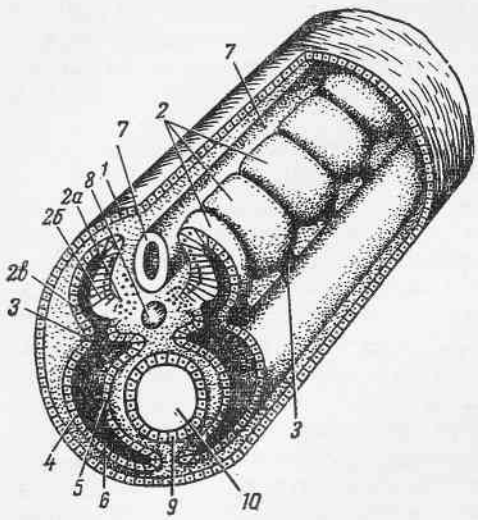


Рис. 33. Поперечный разрез тела ланцетника с далеко зашедшей дифференцировкой мезодермы:

1 — эктодерма; *2* — сомиты мезодермы; *2а* — склеротом; *2б* — миотом; *2в* — дерматом; *3* — сегментная ножка мезодермы; *4* — париетальный листок спланхнотома мезодермы; *5* — висцеральный листок спланхнотома мезодермы; *6* — целом; *7* — нервная трубка; *8* — хорда; *9* — энтодерма; *10* — полость кишки.

клеток увеличивается, а размер их уменьшается. Поэтому зародыш до известного периода почти не увеличивается. Клетки, образующиеся в результате дробления, называют *бластомерами*. Благодаря дроблению одноклеточный организм превращается в качественно новый — многоклеточный. Тип дробления тесно связан с количеством желтка и с характером его размещения в цитоплазме яйцеклетки и зиготы. У хордовых встречаются типы дробления: 1) полное и равномерное; 2) полное, но неравномерное и 3) дискоидальное, или частичное.

Полное и равномерное дробление — клетка полностью разделяется на два равных или очень незначительно отличающихся друг от друга по размеру бластомера. Такое дробление присуще зиготе, возникшей из яйцеклетки с небольшим количеством равномерно распределенного желтка (изолецитальная яйцеклетка).

Полное, но неравномерное дробление присуще зиготе, возникшей из телолецитальной яйцеклетки, содержащей сравнительно большое количество желтка, неравномерно распределенного в цитоплазме, который тормозит дробление. Если желтка не слишком много, то клетка разделяется полностью, но неравномерно, причем у вегетативного полюса, где обычно скапливается желток, бластомеры получаются более крупные, чем у анимального полюса, где желтка мало.

Дискоидальное, или *частичное*, *дробление* присуще также зиготе, образовавшейся из телолецитальных яйцеклеток, но значительно сильнее нагруженных желтком. В таких клетках у анимального полюса располагается ядро, вокруг которого совсем нет желтка, вся остальная часть клетки плотно заполнена желточными зернами и пластинками. Дробление совершается только у анимального полюса. В области же вегетативного полюса масса желтка остается не разделенной на клетки и служит источником питания для зародыша, развивающегося в области анимального полюса.

В результате дробления получается либо морула, либо бластула. *Морула* имеет вид шара, состоящего из плотно прилегающих друг к другу клеток. Она образуется в том случае, если при дроблении клетки не расходятся друг от друга. *Бластула* имеет вид пузырька. Она возникает тогда, когда в результате дробления клетки округляются, и поэтому в центре зародыша появляется небольшая полость. Образование той или другой формы у разных животных, по мнению П. П. Иванова, зависит от неодинаковых свойств цитоплазмы бластомеров. Строение бластулы обусловливается типом дробления; различают целобластулу, амфибластулу, стерробластулу, дискобластулу и перибластулу. Целобластула развивается при полном и равномерном дроблении. Она имеет большой бластоцель и равномерно утолщенную одно-

слойную стенку, например у ланцетника (рис. 33). Амфибластула возникает при полном, но неравномерном дроблении и состоит из нескольких рядов клеток, в анимальной части тоньше, чем в вегетативной. Бластоцель смещен к анимальному полюсу, например у земноводных (рис. 34). Дискобластула образуется при дискоидальном дроблении. Полость дробления в форме узкой щели находится между зародышевым диском и желтком (рис. 35). Дискобластулу имеют костистые рыбы, пресмыкающиеся и птицы. Стерробластула и перибластула фактически полости не имеют. Они характерны для некоторых членистоногих и насекомых.

Формирование зародышевых листков. В бластуле происходит усиленная дифференциация клеток. Она начинается с перемещения клеточного материала, в результате чего образуется два слоя клеток. Один пласт клеток оказывается расположенным в зародыше поверхностно, а другой—более глубоко. Так возникают два первичных зародышевых листа: *эктодерма*

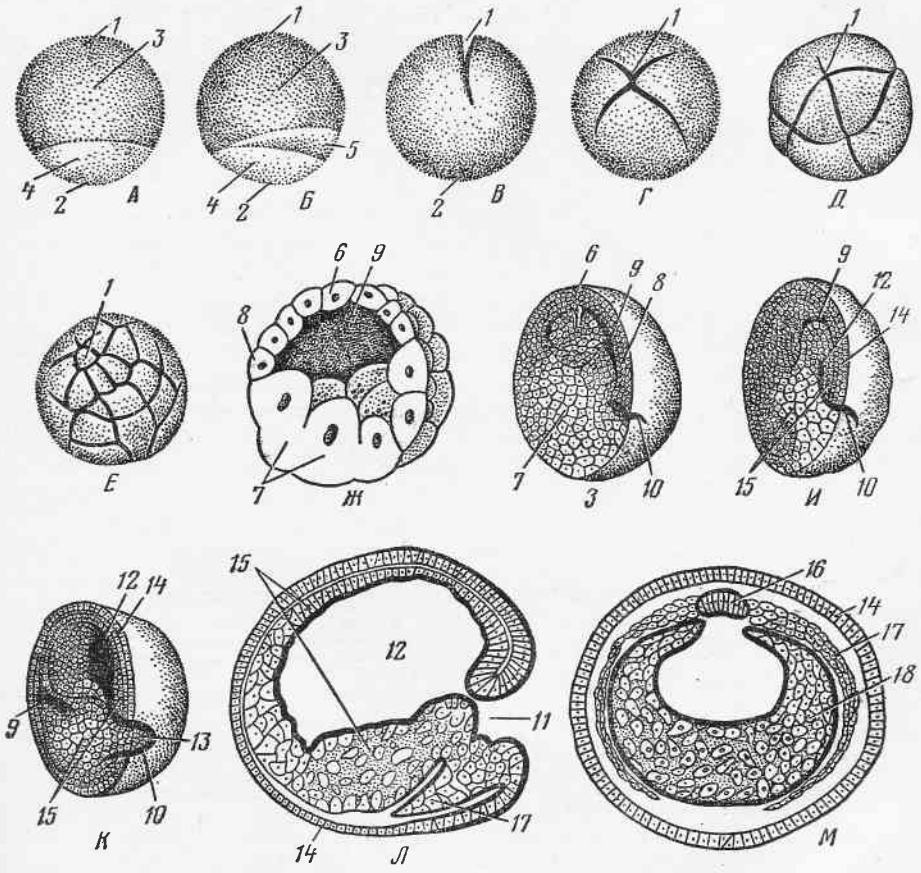


Рис. 34. Последовательные стадии развития лягушки:

А — ранняя зигота; *Б* — зигота через два часа после оплодотворения; *В, Г, Д, Е* — последовательные стадии дробления; *Ж* — бластула в разрезе; *З, И, К* — последовательные стадии гаструляции (продольный разрез); *Л* — гаструла и образование мезодермы (продольный разрез); *М* — образование хорды и кишечника (поперечный разрез); *1* — анимальный полюс; *2* — вегетативный полюс; *3* — пигментированная часть зиготы; *4* — непигментированная часть зиготы, содержащая желток; *5* — серый полумесяц; *6* — крыша бластулы; *7* — дно бластулы; *8* — краевая зона бластулы; *9* — бластоцель; *10* — серповидная бороздка; *11* — бластопор; *12* — гастроцель; *13* — невпятившаяся еще часть дна бластулы; *14* — эктодерма; *15* — энтодерма; *16* — зачаток хорды; *17* — зачаток мезодермы, который сразу внедряется между экто- и энтодермой; *18* — кишечная энтодерма.

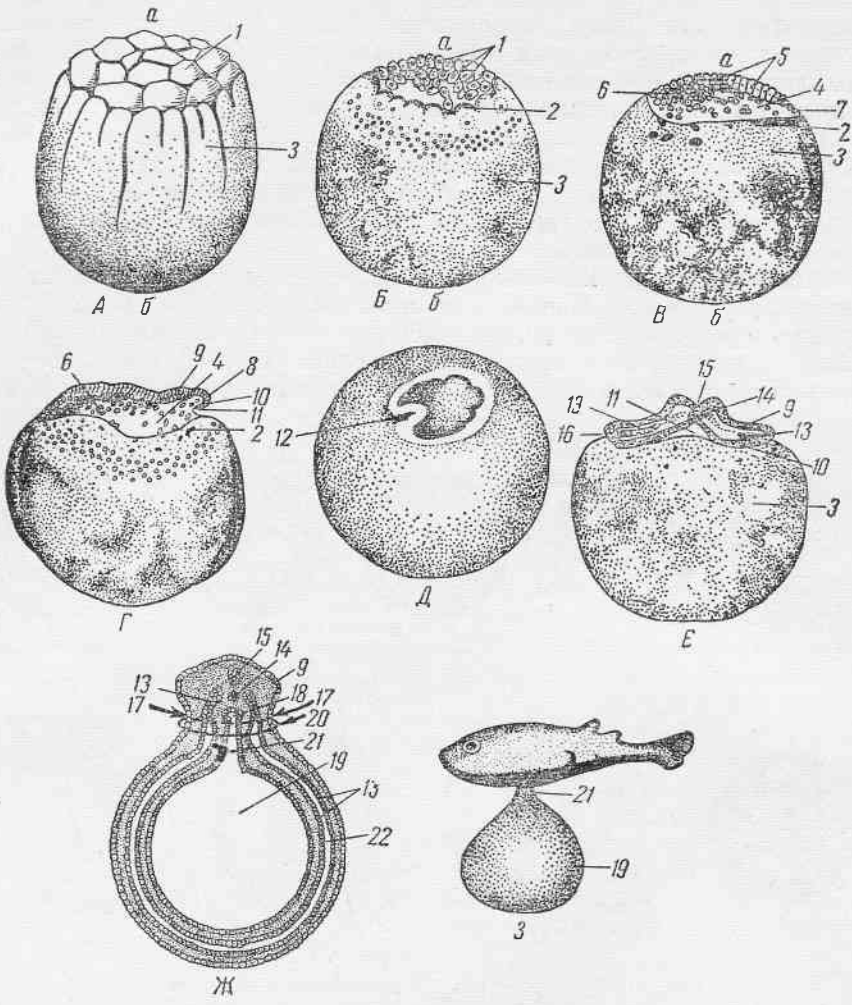


Рис. 35. Развитие рыб, имеющих личиночную стадию развития:

А — частичное дискоидальное дробление; *Б* — зародыш в стадии дробления (продольный разрез); *В* — дискобластула (продольный разрез); *Г* — начало гаструляции (продольный разрез); *Д* — начало гаструляции (вид со стороны анимального полюса); *Е* — вид зародыша на стадии закладки осевых органов (поперечный разрез); *Ж* — зародыш на стадии обособления зародышевых частей от внезародышевых (поперечный разрез); *3* — личинка с желточным мешком; *а* — анимальный полюс; *б* — вегетативный полюс; *1* — диск дробления; *2* — перибласт; *3* — желток; *4* — бластоцель; *5* — крыша бластулы; *6* — скопление бластомеров у будущего краниального конца зародыша; *7* — будущий каудальный конец зародыша; *8* — приподнявшийся край диска, соответствующий верхней губе бластопора; *9* — эктодерма; *10* — энтодерма; *11* — гастроцель; *12* — краевая зарубка, соответствующая верхней губе бластопора; *13* — мезодерма; *14* — хорда; *15* — закладка нервной трубки; *16* — край обрастания; *17* — туловищная складка; *18* — полость кишечника; *19* — желточный мешок; *20* — пупочный стебелек (охвачен пунктиром); *21* — желточный проток; *22* — целом.

(наружный) и *энтодерма* (внутренний). Такой двухслойный зародыш называется *гаструлой*, а процесс ее образования — *гаструляцией*. Переход в гаструлу может осуществляться четырьмя основными способами: впячиванием (инвагинацией), иммиграцией, расслаиванием (делямина-цией), обрастанием (эпиболией) (рис. 36).

Однако, несмотря на различия, гаструляция всегда приводит к образованию зародышевых листков.

Каждый зародышевый листок—это пласт клеток, из которых у животных всех видов разовьется один и тот же определенный комплекс органов. Учение о зародышевых листках, созданное на основе трудов К. Ф. Вольфа, Х. И. Пандера, К. М. Бэра, А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова, сыграло большую роль в изучении развития животных и в установлении их филогенетических связей и является одним из крупнейших теоретических обобщений, которое свидетельствует о единстве происхождения животных.

Дифференцировка зародышевых листков и образование тканей и органов. После обособления, а нередко до завершения процесса обособления трех зародышевых листков начинается их дифференциация на ткани (гистогенез) и органы (органогенез). Эти процессы у разных видов хордовых животных имеют свою специфику, но вместе с тем и много общего. Так, у всех хордовых при гистогенезе из *эктодермы* образуются нервная ткань, эпителий кожи, а у амниот (рептилий, птиц и млекопитающих) — также эпителий хориона, серозной оболочки и амниона. Из *энтодермы* образуется эпителий, выстилающий просвет трубкообразных органов пищеварения, дыхания и мочевой пузырь. За счет энтодермы развивается специфическая железистая ткань застенных пищеварительных желез — печени и поджелудочной железы, а также внутристенные железы. Из *мезодермы* развиваются скелетная мускулатура и эпителиальный слой серозных оболочек. Из мезодермы путем выселения клеток образуется первичная опорно-трофическая ткань — *мезенхима*, а из нее вся группа опорно-трофических тканей. За исключением нервной системы, печени, пищеварительных желез и эпителиальной выстилки кишечника все внутренние органы — производные мезодермы.

Одновременно с гистогенезом происходит и органогенез. Одними из первых закладываются у хордовых осевые органы: нервная трубка, хорда и кишечная трубка. Нервная трубка обособляется из эктодермы спинной стороны зародыша. Из нервной трубки в латеральные стороны выселяются клетки, формирующие ганглиозные пластинки, из которых впоследствии развиваются спинномозговые узлы (ганглии). Хорда у разных классов хордовых развивается по-разному, но всегда в виде тяжа располагается вдоль тела зародыша, под нервной трубкой. У головного конца зародыша из материала энтодермы около хорды формируется прехордальная пластинка, из которой в дальнейшем развивается эпителий органов дыхания. Кишечная трубка, местами расширяясь и удлиняясь в виде выпячивания, дает начало пищеводу, желудку, тонкому и толстому отделам кишечника, печени, поджелудочной железе. Кожа развивается из эктодермы и мезенхимы. Сердце, органы половой и выделительной систем образуются из мезодермы и мезенхимы.

В процессе эмбриогенеза отдельные признаки появляются не сразу. Еще К. Бэр установил, что чем моложе сравниваемые эмбриональные стадии, тем значительнее сходство. Закономерность, открытая Бэром, известна как явление зародышевого сходства. Вначале появляются свойства, присущие наиболее отдаленным предкам. Так, все животные начинают свое

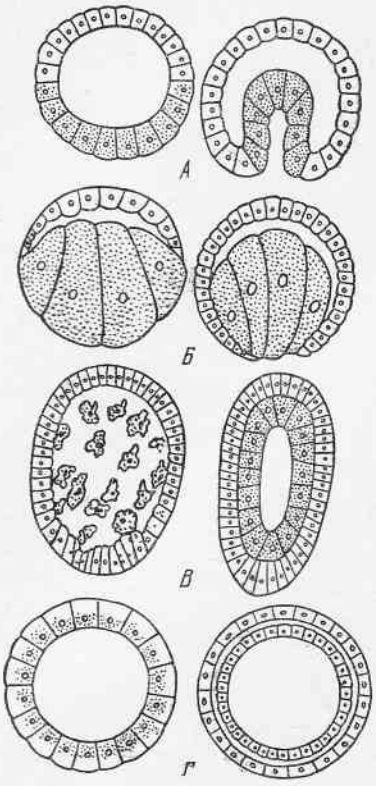


Рис. 36. Типы гаструляции:
А — инвагинация; *Б* — эпиболия; *В* — миграция; *Г* — деляминация.

развитие с одной клетки. Позже возникают признаки, свойственные типу животного. Например, возникновение и характер расположения осевых органов у хордовых. Еще позже обнаруживаются черты, свойственные классу, затем роду, семейству, виду, породе и, наконец, индивидууму.

ЧАСТНАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ

Развитие высших животных — сложный процесс, который возник постепенно путем усложнения эмбриогенеза более просто организованных предков современных животных. Сами эти предки вымерли, но сохранившиеся, родственные им формы животных позволяют нам, сопоставляя их эмбриогенезы, понять становление эмбриогенеза высших, и в частности млекопитающих, животных. Поэтому, прежде чем разбирать развитие млекопитающих, коротко остановимся на эмбриогенезе некоторых хордовых, стоящих на более низкой ступени развития. Это целесообразно и с той точки зрения, что такие представители хордовых, как рыбы и птицы, являются объектами зоотехнической работы и знание их эмбриогенеза представляет не только познавательный, но и практический интерес, связанный с организацией искусственного разведения рыбы и проведением инкубации.

РАЗВИТИЕ ЛАНЦЕТНИКА

Ланцетник — сравнительно просто устроенное хордовое животное. Его развитие впервые изучено русским эмбриологом А. О. Ковалевским. Яйцеклетка ланцетника принадлежит к олигоизолецитальному типу. Это мелкая (100—120 мкм) клетка с ничтожным количеством желтка, который в несколько большем количестве сосредоточен у одного из полюсов, называемого *вегетативным*. В период созревания на противоположном полюсе яйцеклетки — *анимальном* выделяется редукционное тельце. Так как здесь желтка меньше, то этот полюс несколько легче, и им яйцеклетка обычно обращена вверх.

Зигота, образующаяся после оплодотворения, отличается от яйцеклетки повышенным обменом веществ и иным размещением клеточного материала.

Так, зернистая часть цитоплазмы концентрируется в задней части вегетативной половины зиготы, образуя *задний полумесяц*; впереди него сосредоточивается желток, а перед ним образуется *передний полумесяц* (цв. табл. I).

Дробление зиготы полное и почти равномерное. Кроме того, для дробления бластомеров ланцетника характерна синхронность. Первая борозд-

да — меридиональная проходит через анимальный и вегетативный полюсы. В результате зародыш становится двухклеточным (*б*). Вторая борозда тоже меридиональная, но перпендикулярна к первой (*В*). Третья борозда—экваториальная, благодаря несколько большему количеству желтка в вегетативной части проходит ближе к анимальному полюсу, поэтому она одновременно делит каждый из четырех бластомеров на анимальный, более мелкий, и вегетативный, более крупный, бластомеры. В результате зародыш сразу становится восьмиклеточным (*Г*). Далее две широтные борозды превращают зародыш в 16-, 32-клеточный. Затем одновременно возникают четыре меридиональных, а после них четыре широтных и т. д. В дальнейшем синхронность дробления нарушается, и количество клеток увеличивается не столь правильно. Чем больше образуется клеток, тем дальше они отходят от центра зародыша. В результате зародыш приобретает вид пузырька—бластулы. Стенка пузырька называется *бластодермой*, а полость — *бластоцелем* (*Е*), который заполнен жидкостью. В бластодерме различают *крышу*, *краевую зону* и *дно*.

Крыша — часть бластодермы, лежащая ближе к бывшему анимальному полюсу яйцеклетки и зиготы. Дно—часть бластодермы, расположенная вблизи бывшего вегетативного полюса. Состоит оно из наиболее крупных клеток.

Краевая зона расположения между крышей и дном.

За процессом дробления следует **гаструляция.** Она начинается с инвагинации (впячивания) краевой зоны, а затем и дна бластулы, которое постепенно приближается к крыше бластулы. В результате зародыш принимает вид двустенной чаши — *гаструла* (*Ж*, *З*, *И*). Наружная ее стенка называется *эктодермой*, а внутренняя—*энтодермой*. Вначале эктодерма и энтодерма не соприкасаются друг с другом, и между ними остается полость, представляющая собой остаток бластоцеля. Вместе с тем в этот период вследствие углубления энтодермы появляется еще одна полость—*первичная кишка*, или *гастроцель*. Вход в гастроцель называют *первичным ртом* или *бластопором*. Это ранняя гаструла обращена бластопором к субстрату. Позже, когда энтодерма соприкасается с эктодермой так, что остаток бластоцеля совершенно исчезает, зародыш перевертывается бластопором кверху. Далее гаструла удлиняется, а бластопор суживается. Вместе с тем будущая спинная сторона зародыша становится более плоской, а брюшная остается округлой. Благодаря этому в составе края, обрамляющего бластопор, теперь можно различить *дорсальную* (спинную), *вентральную* (брюшную) и между ними *боковые губы бластопора*.

Образование осевых органов и третьего зародышевого листка. Далее происходит дифференцировка клеточного материала эктодермы и энтодермы. Клетки эктодермы на спинной стороне зародыша становятся более высокими и формируют зачаток нервной системы—*нервную пластинку*. Остальная эктодерма становится зачатком наружного слоя кожи — *кожная эктодерма*. Нервная пластинка погружается вглубь (*Л*), а кожная эктодерма смыкается под нею. Пластинка далее превращается в продольный *нервный желоб* (*М*). Смыкаясь своими краями, желоб превращается в *нервную трубку*.

В процессе дифференцировки энтодермы возникает третий зародышевый листок — *мезодерма*, *хорда* и *окончательная кишечная энтодерма*. Материал для хорды и мезодермы образуется благодаря усиленному размножению клеток в области верхней губы бластопора. Отсюда клеточная масса разрастается к противоположному концу тела зародыша и, располагаясь в энтодерме, образует в составе ее хордомезодермальный зачаток. Латераль-

ные, мелкоклеточные части хордомезодермального участка энтодермы образуют карманоподобные выпячивания (*М*) — зачатки правой и левой части мезодермы. В дальнейшем края их смыкаются, и мезодерма в виде двух трубок выделяется из состава энтодермы. Полость трубки является зачатком вторичной полости тела — *целом*. Средний участок хордомезодермального зачатка после обособления мезодермы превращается в плотный клеточный тяж — *хорда зародыша* (*М*, *Н*).

После выделения хорды и мезодермы вентральный участок энтодермы, то есть кишечная энтодерма, приобретает вид широкого желоба. Смыкаясь своими дорсальными краями, он дает начало окончательной кишке. Вместе с тем продолжается развитие мезодермы. Она разрастается, внедряется между эктодермой и энтодермой, раздвигая их. Наряду с количественными изменениями в мезодерме происходит также дифференциация. Она выражается прежде всего в сегментации мезодермы. Этот процесс начинается еще до ее обособления из состава энтодермы и завершается расчленением правого и левого зачатков мезодермы на отдельные, следующие друг за другом и не вполне обособленные участки — сегменты.

В пределах сегментов идет дифференцировка. В результате однородные сегменты мезодермы делятся на три участка: сомиты, сегментные ножки и спланхнотом (см. рис. 33).

Сомиты располагаются по сторонам хорды и нервной трубки. В каждом сомите вначале имеется полость — часть целома. Позже она исчезает, и сомиты становятся сплошными. Дифференцируясь дальше, материал сомита делится на три слоя. Поверхностный слой — *дерматом* дает начало соединительнотканному слою кожи; слой, расположенный под дерматомом, называется *миотомом*, так как он при дальнейшем развитии дает начало соматической (поперечнополосатой) мускулатуре животного; самый глубокий слой сомита — *склеротом*, из него развиваются скелетные образования. У ланцетника они представлены почти бесструктурной тканью, окружающей со всех сторон хорду и нервную трубку.

Вентральный участок мезодермы дает начало второму крупному отделу мезодермы — *спланхнотому*. Эта часть мезодермы вначале тоже расчленяется на сегменты, но вскоре они сливаются. В результате правый и левый спланхнотомы состоят из двух несегментированных листков, между которыми находится полость — целом. Наружный листок спланхнотома прилегает к стенке тела зародыша и называется *пристеночным* или *париетальным* листком; второй листок — внутренний, прилегает к внутренности — *внутренностный*, или *висцеральный*, листок. Вначале целом, как и спланхнотомы мезодермы, является парной полостью, но позже, когда мезодерма правой и левой стороны срастается, правый париетальный листок соединяется с левым париетальным листком, а правый висцеральный листок — с левым висцеральным, целомическая полость становится непарным образованием — *вторичной полостью тела*.

Сомиты и спланхнотом связаны друг с другом при помощи узких трубочек — *сегментных ножек*, из которых развиваются некоторые части мочеполовой системы.

Далее, в головной части кишечной трубки прорывается ротовое отверстие, а на заднем конце под хвостом образуется анальное отверстие путем вторичного прорыва на месте закрывшегося бластопора. Зародыш переходит в стадию свободноплавающей личинки. Последующие процессы развития ланцетника носят специфические для данного вида животного черты, и для понимания развития вышестоящих групп животных они не представляют интереса.

РАЗВИТИЕ РЫБ И АМФИБИЙ

Прогрессивное развитие бесчерепных, современным представителем которых является ланцетник, через ряд промежуточных стадий в конце концов привело к возникновению класса рыб. Относящиеся к этому классу животные сильно различаются и по строению, и по характеру индивидуального развития. Среди рыб одни развиваются с превращением (метаморфоз), то есть у них, как и у ланцетника, вначале образуется свободноживущая личинка, позже превращающаяся во взрослую особь. Другие группы рыб развиваются сразу, без промежуточной личиночной стадии. Это своеобразие развития связано и с особенностями эмбриогенеза этих двух групп рыб.

У рыб, развивающихся с метаморфозом, яйцеклетка, а следовательно, и зигота содержит относительно мало желтка, так как развитие до сравнительно просто устроенной личинки совершается быстро и не требует большого количества питательного материала. Такой тип развития имеют хрящевые ганоиды (осетровые), костные ганоиды, двоякодышащие кистеперые. Предки последних, прогрессивно развиваясь, дали начало классу амфибий. Поэтому в развитии амфибий и перечисленных выше групп рыб имеется много общего. Так как этот тип развития является одной из следующих после бесчерепных (ланцетник) ступеней на пути к млекопитающим, то мы коротко остановимся на нем, взяв в качестве примера хорошо изученное развитие лягушки.

РАЗВИТИЕ ЛЯГУШКИ

Несмотря на то что развитие лягушки совершается, так же как и у ланцетника, с превращением (то есть имеется личиночная стадия), личинка у этих животных крупнее и более совершенна. В связи с этим возрастает продолжительность развития и потребность в питательном материале. Яйцеклетка и зигота у этих животных крупнее, так что они видны невооруженным глазом и, кроме того, содержат относительно больше желтка, чем аналогичные клетки ланцетника.

Яйцеклетка (икринка) лягушки относится к типу телолецитальных. На прилегающей к анимальному полюсу большей части зиготы расположены цитоплазма и ядро. Цитоплазма почти свободна от желточных зерен, но содержит большое количество пигмента, придающего этой части зиготы черно-бурый цвет. Благодаря ничтожному количеству желтка анимальная половина зиготы легче, и она всегда обращена кверху. Пигмент способствует поглощению тепловых лучей, что ускоряет развитие. Вторая, меньшая часть зиготы, прилегающая к вегетативному полюсу, обращена книзу и имеет бледно-желтую окраску. Здесь сосредоточена цитоплазма с огромным количеством желточных зерен, которые укрупняются по мере приближения к вегетативному полюсу (рис. 33—*А*, *Б*). Анимальный полюс зиготы соответствует будущему головному концу зародыша, вегетативный — хвостовому.

Дробление (*В*, *Е*), как и у ланцетника, *полное*, то есть *голобластическое*, но благодаря большему количеству желтка оно становится резко *неравномерным*. Первые две борозды, как и у ланцетника, являются меридиональными, причем первая делит тело зародыша на правую и левую стороны, а вторая — на спинную (дорсальную) и брюшную (вентральную). Борозды быстрее образуются у анимального полюса и медленнее у вегетативного, где они как бы с трудом прорезают тяжелую массу желтка. Третья борозда — широтная (лонгитудинальная), но она проходит не по центру зародыша, а ближе к анимальному полюсу его, где меньше желтка. Благодаря

этому четыре анимальных бластомера оказываются мельче четырех вегетативных. В дальнейшем богатые пигментом, но бедные желтком анимальные бластомеры дробятся быстрее и оказываются более мелкими, чем вегетативные, отличающиеся, кроме того, богатством желтка и почти полным отсутствием пигмента. Неравномерность дробления усиливается после стадии 64 бластомер. Кроме того, на поздних стадиях борозды дробления проходят не только в меридианальном и лонгитудинальном направлениях, но и в тангенциальном (параллельно касательным к поверхности шаровидного зародыша).

Бластула (*Ж*) в силу такого характера дробления имеет стенку неодинаковой толщины, состоящую из нескольких неправильно расположенных слоев клеток. В части, обращенной ко дну водоема и соответствующей дну бластулы, стенка толще и состоит из многих слоев очень крупных бластомеров. В части же, соответствующей крыше бластулы, стенка тоньше, так как она состоит из меньшего количества слоев и более мелких бластомеров. Между дном и крышей находится краевая зона бластулы. Из-за неодинаковой толщины дна и крыши бластулы бластоцель имеет форму полулуния, и размер его относительно меньше, чем в бластуле ланцетника.

Гаструляция в связи с особенностями бластулы также имеет свои особенности. Утолщенное дно бластулы затрудняет инвагинацию в этом месте, а небольшой объем бластоцеля не мог бы вместить его. Поэтому процессы инвагинации (впячивания) здесь выражены менее отчетливо, чем у ланцетника, зато наблюдается процесс обрастания материала дна материалом крыши и краевой зоны, чего не было у ланцетника. Оба эти процесса приводят к тому, что в конце концов и здесь, как и у ланцетника, образуется двустенный зародыш (*Л*). Вначале на будущей спинной стороне зародыша на границе с дном, то есть в области краевой зоны, пласты клеток крыши начинают погружаться в бластоцель. В силу этого образуется вначале неглубокая *серповидной формы борозда*. Отверстие, которым эта борозда сообщается с внешней средой, называется *бластопором*, а полость ее — *гастроцелем* (*З*, *И*, *К*, *Л*).

Постепенно, благодаря дальнейшему подвертыванию материала крыши и нарастанию его на область дна бластулы, объем гастроцеля увеличивается, а бластопор из серповидного становится кольцевидным (*К*). Центральная часть этого кольца занята выступающим, как пробка, материалом дна бывшей бластулы, который еще не впятился и не закрылся благодаря обрастанию и натягиванию на него материала крыши. Та часть бластопора, где впервые появилась серповидная бороздка и началось впячивание, соответствует *верхней губе бластопора*, а противоположная часть является *нижней губой бластопора*. Между ними находятся *боковые губы бластопора*. Позже благодаря продолжающемуся прогрессивному нарастанию материала крыши бластопор суживается, а материал дна бывшей бластулы окончательно погружается внутрь гаструлы. Так возникла гаструла. Стенка ее состоит из эктодермы, возникшей из крыши бластулы и энтодермы, которая образуется за счет дна, краевой зоны и отчасти крыши бывшей бластулы. Крыша гастроцеля образована за счет краевой зоны бластулы, а дно — из богатых желтком клеток дна бластулы. Так часть клеточного материала, которая вошла в состав энтодермы, подвернувшись через дорсальную губу бластопора, является зачатком хорды. В процессе гаструляции у амфибий обособляется и третий зародышевый листок. Возникает он из материала боковых губ бластопора. Подвертываясь в области боковых губ, этот материал перемещается далее в дорсальном направлении, обособленно от остальной энтодермы, и, внедряясь между экто- и энтодермой, располагается в бластоцеле.

Таким образом, в отличие от ланцетника здесь мезодерма обособляется очень рано.

Органогенез начинается с обособления трех осевых органов. Из самого дорсального участка энтодермы, образующего крышу первичной кишки (гастроцеля), обособляется зачаток хорды, справа и слева от которого оказываются расположенными ранее обособившиеся зачатки мезодермы. В результате обособления хорды кишечник становится незамкнутым с дорсальной стороны и приобретает вид желобка. Благодаря усиленному росту боковых стенок и последующему срастанию их друг с другом окончательная кишка приобретает вид трубки, замкнутой с обоих концов, причем брюшная сторона этой трубки значительно толще дорсальной, так как ее образуют много слоев крупных, загруженных желтком клеток. Те клетки брюшной стороны кишки, которые лежат ближе к просвету кишки, называются желточной энтодермой, а остальные — кишечной энтодермой. Клетки желточной энтодермы используются в качестве пищи зародышем, а клетки кишечной энтодермы остаются в составе брюшной стенки окончательной кишки.

Из участка эктодермы, лежащего над хордой, образуется нервная трубка тем же путем, что и у ланцетника. Мезодерма, дифференцируясь, дает те же элементы, что и у ланцетника, то есть тот же участок, который прилегает к хорде, дает начало сегментированной части мезодермы — *сомитам* и *сегментным ножкам*. Остальной материал преобразуется в *спланхнотом*, который в отличие от ланцетника здесь сразу закладывается как несегментированная часть мезодермы. Спланхнотом правой и левой стороны, расслаиваясь, дает, как и у ланцетника, *париетальный и висцеральный листки*, между которыми находится *целомическая полость*.

РАЗВИТИЕ АКУЛОВЫХ И КОСТИСТЫХ РЫБ

Прежде чем переходить к следующей ступени эволюции эмбриогенеза, коротко остановимся на некоторых особенностях эмбриогенеза рыб, развивающихся без превращения. Хотя эти рыбы и являются по отношению к млекопитающим боковой ветвью, однако они интересны, во-первых, потому, что их эмбриогенез в связи с еще большим количеством желтка помогает понять эмбриогенез наземных животных — птиц, яйцеклетка и зигота которых имеют максимальное количество желтка. Во-вторых, эта группа рыб, куда относятся высшие костистые рыбы, имеет большое промысловое значение, и знание их развития необходимо каждому зоотехнику, на обязанности которого лежит и организация рыбоводства.

Яйцеклетка и зигота у этих животных относится к типу *телолецитальных*, но в них содержится гораздо больше желтка, чем в яйцеклетках и зиготе ганоидных рыб и амфибий. Свободным от желтка остается лишь небольшой участок цитоплазмы у анимального полюса, где располагаются ядро и органеллы клетки. Наличие большого количества желтка связано с тем, что развитие у этих животных совершается без личиночной стадии, поэтому протекает дольше и приводит к возникновению не просто устроенной личинки, а сложно организованной особи. В процессе такого развития предъявляются повышенные требования к притоку питательных веществ.

Дробление. Если у амфибий первые борозды дробления, хотя с трудом, но прорезали не только анимальную часть зиготы (лишенную желтка), но и вегетативную ее часть (нагруженную желтком), то у рассматриваемой группы рыб желтка так много, что борозды дробления уже совсем не прорезают занятую желтком вегетативную часть зиготы, и дробление происходит лишь в области анимального полюса, причем образуются борозды и экватo-

риальные, и широтные, и тангенциальные. В результате у вегетативного полюса образуется многослойный диск из бластомеров. В связи с тем что в дроблении участвует не вся зигота, а лишь часть ее, дробление называется *частичным* (меробластическим), а так как в результате этого дробления образуется диск, то оно, кроме того, называется и *дискоидальным*. Бластомеры диска, лежащие снаружи, образуют сомкнутый, плотный ряд клеток. Глубжележащие бластомеры округлы и уже благодаря этому неплотно прилегают друг к другу. Чем ближе к нераздробившемуся желтку, тем рыхлее лежат бластомеры. Часть этих округлых бластомеров смещается к будущему переднему концу зародыша. Другая часть бластомеров погружается в поверхностный слой желтка, образуя так называемый *перибласт* его (см. рис. 35—*2*). В результате между средней частью диска и желтком образуется полость, аналогичная бластоцелю. Таким образом, возникает бластула—*дискобластула*. Диск и перибласт с желтком образуют бластодерму, причем диск формирует *крышу*, а перибласт с желтком — *дно бластулы*.

Гаструляция у разных представителей протекает несколько различно. Рассмотрим лишь типичный случай. Край диска, соответствующий каудальному концу тела будущего зародыша, в силу быстрого размножения и сползания клеток утолщается, и он как бы несколько нависает над поверхностью зародыша. С этого утолщенного края клеточный материал начинает сползать и подвертывается внутрь. В результате в этом месте диск становится двухслойным, причем наружный слой является *эктодермой*, а внутренний — *энтодермой* (*9*, *10*). Процесс подворачивания клеточного материала вначале идет только в медианной плоскости, и лишь позже начинается и в прилегающих к нему участках. В данном месте поэтому на бластодиске образуется клиновидной формы вырезка — *краевая зарубка* (*12*). Ее острие соответствует дорсальной губе, а бока — латеральным губам бластопора. При дальнейшем подворачивании клеточного материала часть диска, ставшая двойной, увеличивается в размере и приподнимается над нераздробившимся желтком с его перибластическим слоем. В результате между этими частями (эктодермой и энтодермой, с одной стороны, и желтком с перибластическим слоем — с другой) возникает полость, соответствующая *гастроцелю*. Отверстие, которым гастроцель сообщается с внешней средой, является *бластопором*. Сверху и с боков бластопор обрамлен *дорсальной* и *латеральной губами*. Материал, который подвертывается через латеральные губы, растет вперед, располагаясь сразу между эктодермой и энтодермой в виде двух тяжей. Они являются зачатком *сомитов мезодермы*. Для *спланхнотомов* мезодермы материал образуется за счет подворачивания через прилегающие к латеральным губам участки бластодиска. Позже оба эти зачатка сливаются. Так образуется третий зародышевый листок — *мезодерма*. Она, дифференцируясь, приобретает строение, аналогичное тому, которое описано выше у ланцетника и амфибий.

Образование осевых органов и обособление зародышевых частей от внезародышевых. Средняя часть энтодермы, то есть крыши первичной кишки, подвернувшаяся через вершину краевой зарубки, обособляясь, дает начало *хорде*. Оставшаяся правая и левая части энтодермы, присоединив клетки бластоцеля (*4*), соединяются друг с другом, благодаря чему целостность крыши кишечника, которая нарушилась в связи с обособлением материала для хорды, восстанавливается. Еще до обособления хорды клетки эктодермы, расположенные над зачатком хорды, изменяются и дают начало *нервной пластинке*. Последняя погружается под эктодерму, которая смыкается над ней. Далее нервная пластинка превращается в *нервную трубку*, подобно тому как это происходит у описанных выше представителей хордо-

вых. Если теперь разрезать бластодиск не по сагиттальной, а по сегментальной плоскости, то есть поперек тела будущего зародыша, то будем иметь следующую картину (*Е*). Зародыш оказывается распластанным на поверхности желтка. Свободные края эктодермы, энтодермы и мезодермы лежат на желтке. Так как этими краями диск обрастает желток, то он называется *краем обрастания*. Обрастание происходит лишь в средней и боковых частях зародыша. В каудальной же части, где шло подворачивание материала и диск оказался приподнятым, обрастания пока нет.

Далее начинается процесс обособления зародышевых частей от внезародышевого материала. В задней части зародыша края диска сближаются и срастаются, в результате энтодерма свертывается в трубку. Таким образом формируется хвостовой отдел зародыша, обособленный и свободно нависающий над желтком. Бластопор при этом замыкается. Затем обособляется и остальная часть тела зародыша благодаря прогибанию вовнутрь всех трех зародышевых листков. Этот прогиб называется *туловищной складкой* (рис. 35—*17*). Следствием ее образования является свертывание в трубку остальной части энтодермы, в результате чего и появляется вентральная стенка кишки, которая приобретает вид трубки. Углубляясь, туловищная складка все сильнее обособляет тело зародыша от внезародышевых частей, с которыми он оказывается связанным лишь вначале толстым, а потом очень тонким *пупочным стебельком* (*Ж*, *З*). В центре этого стебелька проходит *желточный проток*, связывающий полость кишки с *желточным мешком*. Благодаря энергичному наползанию края обрастания на желток он в конце концов оказывается внутри желточного мешка. Стенка его состоит из эктодермы, париетальных и висцеральных листков мезодермы и внезародышевой энтодермы. Содержимое его, так же как и у амфибий, служит для питания развивающегося организма.

Таким образом, увеличение количества желтка в яйце усложнило развитие и привело к расчленению материала на зародышевый и внезародышевый. Наряду с этим качественно новым явлением в эмбриогенезе остаются процессы, свойственные эмбриогенезу ранее описанных форм животных.

РАЗВИТИЕ ПТИЦ

Развитие птиц мы разберем на примере развития курицы. Это тем более целесообразно, что зоотехникам в своей практической деятельности придется сталкиваться с процессами инкубации. Поэтому им необходимо знать все процессы, совершающиеся в яйце.

Птицы являются настоящими наземными животными, то есть у них вся жизнь от зарождения до смерти проходит в наземных условиях. Другой особенностью этих животных является безличиночный путь их развития. Наконец, эти животные отличаются от нижестоящих групп более высоким типом развития организма. Все это сказалось на эмбриогенезе птиц.

Яйцеклетка. Безличиночный тип развития, как мы в этом убедились на примере акуловых и костистых рыб, влечет за собой увеличение содержания желтка в яйцеклетках. Повышение организации и связанное с этим удлинение срока развития направляло эволюцию эмбриогенеза в сторону увеличения запасов питательного вещества в яйцеклетке, тем более что твердая скорлуповая оболочка, которой покрывается зародыш, исключает приток питательных веществ извне. В результате яйцеклетка у птиц резко выраженного *телолецитального типа*, то есть цитоплазма с органеллами и ядро расположены лишь вблизи анимального полюса. Вся остальная часть яйцеклетки, значительно большая, чем у рыб и амфибий, занята желтком.

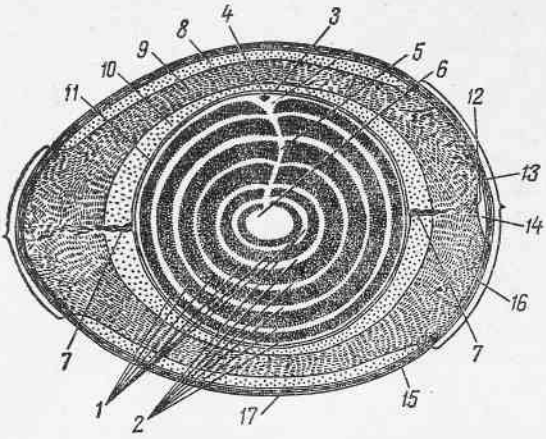


Рис. 37. Яйцо курицы:

1 — желтый желток; *2* — светлый желток; *3* — желточная оболочка; *4* — бластодиск; *5* — шейка латебры; *6* — латебра; *7* — градинки; *8* — наружный жидкий белок; *9* — плотный белок; *10* — внутренний жидкий белок; *11* — градинковый белок; *12* — внутренний слой подскорлуповой оболочки; *13* — наружный слой подскорлуповой оболочки; *14* — воздушная камера; *15* — скорлупа; *16* — поры в ней; *17* — надскорлуповая пленка.

Зигота. Так как оплодотворение внутреннее, то зигота образуется внутри тела матери, где протекают и ранние стадии ее развития. В связи с тем что дальнейшее развитие совершается во внешней среде, зигота, кроме желточной оболочки, еще в теле матери покрывается сильно развитыми третичными оболочками. Эти оболочки образуются благодаря деятельности стенок яйцевода птицы. Третичные оболочки имелись и у рыб, и у амфибий. Но в данном случае они особенно развиты в связи с тем, что в наземных условиях зародыш подвергается в большей мере воздействию неблагоприятных факторов (механические, иссушение пр.), чем при развитии в водной среде. Третичными оболочками у птиц являются белок, подскорлуповые оболочки и скорлупа (рис. 37). Зигота, одетая этими оболочками, в обыденной жизни называется яйцом, но нужно помнить, что яйцеклетке в нем соответствует только желток. Оболочки яйца предохраняют зародыш от высыхания, механических воздействий. Белковая оболочка и скорлупа служат развивающемуся зародышу источниками органического и минерального питания.

Дробление, так же как и у нагруженной желтком зиготы акуловых и костистых рыб, у птиц является частичным, то есть *меробластическим* и *дискоидальным*. Процесс дробления начинается в яйцеводе и продолжается во время насиживания. Таким образом, в снесенном яйце находится уже зародыш на одной из ранних стадий дробления. Дробление совершается только в области анимального полюса, где цитоплазма свободна от желтка и где расположено ядро клетки. При этом вначале, как и у акуловых и костистых рыб, образуются радиальные борозды, которые соответствуют меридиональным бороздам ланцетника и амфибий, затем возникают широтные и тангенциальные борозды. Появившиеся в результате дробления бластомеры формируют небольшой многослойный диск, расположенный на поверхности недробящегося желтка (цв. табл. II—*А*, *Б*, *В*, *Г*). Этот диск в виде белого пятнышка размером 3—3,5 мм хорошо виден в свежеснесенном яйце курицы. Диск состоит из наружных, более плотно прилегающих друг к другу клеток и нескольких слоев округлых, рыхло лежащих клеток. Часть клеток погружена в поверхностный слой желтка — *перибласт*. Позже часть желтка под диском разжижается и под ним образуется полость, соответствующая *бластоцелю* других животных. Таким образом возникает бластула, называемая *дискобластулой* (*Д*). Ее крышей является диск, а дном — желток с клетками перибласта. Бластодиск, разрастаясь, все более обрастает желток.

Гаструляция выражается прежде всего в том, что диск из многослойного становится двухслойным. Клетки наружного слоя уплотняются и,

образуя эпителиоподобный пласт, дают начало *эктодерме*. Глубжележащие слои клеток постепенно также формируют однослойный пласт путем деляминации, то есть отщепления клеток от бластодермы и клеток, мигрировавших из наружного слоя. Так образуется *энтодерма* (*Е*). Таким образом, если у ланцетника двухслойный зародыш возникал путем впячивания, у амфибий — впячивания и обрастания, у акуловых и костистых рыб — путем впячивания и расслоения, то у птиц — путем расслоения и частично миграции клеток.

Через 12 часов после насиживания центральная часть диска из-за увеличения высоты клеток утолщается, давая начало *зародышевому щитку*, который вначале имеет округлую форму, а затем становится овальным и грушевидным. Щиток в дальнейшем дает материал для развития зародыша. Остальная часть диска незародышевая. Таким образом, в отличие от рыб у птиц зародыш развивается лишь в центре диска. Внезародышевая часть бластодиска разрастается, диск увеличивается в размере и все больше и больше охватывает желток. К концу третьих суток насиживания размер диска равен 1,9—2,5 см, а к концу седьмых суток — 5,5—8,1 см. Эктодерма внезародышевой части диска разрастается быстрее, чем энтодерма. Вместе с тем на протяжении первых суток насиживания или инкубации происходят интенсивно формообразовательные процессы в области щитка. К этому времени щиток имеет грушевидную форму. Его продольная ось совпадает с продольной осью будущего тела птенца, расширенная часть щитка соответствует головному, а суженная — хвостовому отделу тела.

В результате неравномерного размножения клеток в разных участках щитка часть клеток с левого и правого краев зародышевого щитка начинает усиленно перемещаться к суженному концу щитка. Встретившись здесь, два потока клеток перемещаются к центру щитка, образуя удлиненный валик — *первичную полоску*. Передний край полоски заканчивается небольшим круглым расширением — *первичным*, или *гензеновским*, *узелком*. В области первичной полоски с гензеновским узелком эктодерма и энтодерма не отделяются друг от друга. Впереди гензеновского узелка располагается клеточный материал для хорды, еще дальше вперед — материал для нервной трубки, а сбоку первичной полости расположен материал для будущей мезодермы (рис. 38). Первичный узелок и полоска являются местом активного перемещения клеточного материала. Гензеновский узелок соответствует *дорсальной губе бластопора*, а первичная полоска играет роль боковых губ бластопора *нижестоящих животных*. Через центр узелка и первичной полоски, так же как и через губы бластопора других животных, погружается и подвертывается материал хорды и мезодермы. Происходит это следующим образом. Клетки, окружающие первичный узелок и являющиеся материалом для развития хорды, после 18 часов насиживания начинают через центр первичного узелка погружаться в глубь зародышевого щитка, но располагаются не в энтодерме, как зачаток хорды у ранее рассмотренных животных, а сразу обособляются в виде самостоятельного *головного отростка*, врастающего между эктодермой и энтодермой впереди гензеновского узелка. В результате погружения материала в центре узелка образуется ямка.

Материал, располагающийся по сторонам первичной полоски, в это же время начинает через центр ее тоже погружаться в глубь щитка. Этот материал является *зачатком мезодермы*. Он также не входит в состав энтодермы, а сразу, как самостоятельный листок, врастает между экто- и энтодермой. Таким образом, если у ланцетника хорда и мезодерма были в составе энтодермы, если у амфибий хордомезодермальный зачаток рано обособился

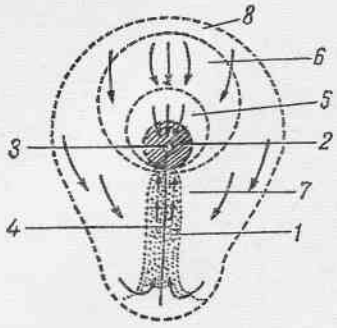


Рис. 38. Щиток куриного зародыша (вид сверху):

1 — первичная полоска; *2* — гензеновский узелок; *3, 4* — место погружения материала в области гензеновского узелка и первичной полоски; *5* — материал хордальной пластинки; *6* — материал нервной пластинки; *7* — материал мезодермы; *8* — эктодерма щитка; стрелками указано направление перемещения клеточного материала по наружной поверхности щитка, которое будет происходить при погружении.

от энтодермы, если у селяхий и костистых рыб мезодерма с самого начала не входила в энтодерму, а хордальный зачаток рано обособился от нее, то у птиц и хорда и мезодерма обособляются сразу, как самостоятельные по отношению к эктодерме зачатки.

Мезодерма далее разрастается в бока и вперед, раздвигая эктодерму и энтодерму, и размещается в виде двух крыльев по сторонам хорды (цв. табл. II—*А*, *Б*, *В*).

К концу первых суток насиживания мезодерма дифференцируется, подобно тому как это происходит у нижестоящих животных. Участок ее, расположенный по сторонам хорды и образовавшийся из головного отростка, разделяется неглубокими поперечными бороздками на *сомиты*. В каждом сомите клеточный материал тоже разделяется на три лежащих друг под другом слоя: *дерматом*, из которого развивается соединительнотканный слой кожи, *миотом*, из которого возникает поперечнополосатая мускулатура, и *склеротом*, дающий начало скелетным тканям. Остальная часть мезодермы, как у низших позвоночных, не разделяется на сегменты, но расслаивается на два листка *спланхнотома*: *париетальный* и *висцеральный*. Полость между листками спланхнотома является *целомом*. Сомиты связаны со спланхнотомом участками мезодермы — *сегментными ножками*.

В течение первых суток насиживания происходит также закладка нервной системы. В эктодерме, впереди гензеновского узелка, над зачатком хорды образуется нервный желобок. Вскоре, как и у ланцетника, края желобка смыкаются, и к 30-му часу развития формируется нервная трубка, погруженная под эктодерму. Таким образом, в конце первых — в начале вторых суток насиживания в области зародышевого щитка хорошо выражены не только все три зародышевых листка, но имеются уже два осевых органа — хорда и нервная трубка. Наряду со всеми описанными выше процессами все время происходит обрастание желтка всем краем бластодиска, причем сильнее всех растет эктодерма, немного отстает энтодерма, еще сильнее отстает позже возникшая и внедряющаяся между ними мезодерма.

Дальнейшие процессы приводят к **обособлению зародышевых частей от незародышевых.** Происходит это благодаря образованию *туловищной складки*. Туловищная складка, как и у рыб, возникает путем прогиба всех трех зародышевых листков вокруг щитка и имеет вид кольцевой борозды (цв. табл. III), которая вначале обособляет головной конец зародыша, затем, постепенно распространяясь, отграничивает его тело с боков и, наконец, с хвостового конца. По мере углубления эта борозда все более и более отдаляет тело зародыша от внезародышевых частей; с последними зародыш соединяется лишь при помощи *пупочного стебелька*. Туловищная складка способствует также образованию из энтодермы *кишечной трубки*, *желточного мешка* и связывающего их *желточного протока*.

До образования туловищной складки зародышевая и незародышевая энтодерма в виде единой выпуклой пластинки располагается на поверхности желтка. При появлении туловищной складки энтодерма разделяется на

две части. Одна из них охватывает полость будущего кишечника, а вторая — полость, где находится желток. Эти полости связаны друг с другом вначале сравнительно широким, а позже суживающимся желточным протоком, лежащим в центре пупочного стебелька. Вначале кишечник имеет вид энтодермальной трубки со слепым передним и задним концами. Затем путем прорыва на этих концах возникают ротовое и анальное отверстия.

Одновременно с образованием туловищной складки вокруг будущего зародыша поднимается вторая, тоже кольцевая — *амниотическая складка*, но в отличие от туловищной она обращена гребнем наружу. Амниотическая складка формируется за счет внезародышевой эктодермы и внезародышевой части париетального листка мезодермы. Амниотическая складка, подобно стенкам чаши, окружает тело зародыша (amnion — чаша). Разрастаясь по направлению к дорсальной поверхности тела зародыша, эта складка постепенно прикрывает зародыш. В амниотической складке различают *внутренний склон*, обращенный к зародышу, *наружный склон*, обращенный к белку яйца, и *вершину*, где оба склона амниотической складки переходят друг в друга (рис. 39). Внедряясь между телом зародыша и скорлупой, амниотическая складка вытесняет белок, слой которого в этом месте становится все более и более тонким. Разрастаясь, амниотическая складка одновременно смыкается своей вершиной над зародышем, а два склона амниотической складки срастаются друг с другом, образуя над зародышем две *плодные оболочки*. При этом в результате соединения эктодермы и париетального листка мезодермы наружного склона складки образуется *серозная оболочка*. В результате же соединения париетального листка мезодермы и эктодермы внутреннего склона образуется *амниотическая*, или *водная*, *оболочка* (цв. табл. III-*12*, рис. 39—*Б*, *В*). Амниотическая оболочка охватывает только зародыш. Под ней скапливается жидкость, которая, окружая зародыш, предохраняет его от механических повреждений и от высыхания. Серозная оболочка охватывает зародыш и все внезародышевые части: амнион, желточный мешок и белок.

Между амниотической и серозной оболочками также образуется полость, сообщающаяся с полостью внезародышевой целомы, окружающей желточный мешок. Процесс образования плодных оболочек, начавшийся в головной части зародыша, постепенно распространяется в каудальном направлении, но здесь на некоторое время срастание склонов амниотической складки задерживается. В результате образуется *серозоамниотический канал* (*9*), сообщающийся с амниотической полостью. Через него часть белка попадает в амниотическую полость, а затем заглатывается зародышем.

Плодные оболочки возникли как результат приспособления к условиям развития на суше.

Внезародышевая эктодерма и оба листка спланхнотома мезодермы продолжают обрастать желток. Прилегающие непосредственно к нему энтодерма и висцеральный листок мезодермы формируют *стенку желточного мешка*. Однако в отличие от акуловых и костистых рыб процесс обрастания до конца не доходит, поэтому желточный мешок снизу незамкнут (*В*). Благодаря этому желток соприкасается с белком. Желточный мешок, как уже сказано, *желточным протоком* сообщается также с полостью кишки. В стенках желточного мешка развиваются кровеносные сосуды, способствующие усвоению желтка зародышем. Перед вылуплением желточный мешок втягивается в полость кишечника, желточный проток зарастает, и на его месте формируется пупок.

На 3-й день насиживания из заднего отдела кишечной полости путем выпячивания ее стенки образуется *мочевой мешок*, или *аллантоис* (*6*). Стен-

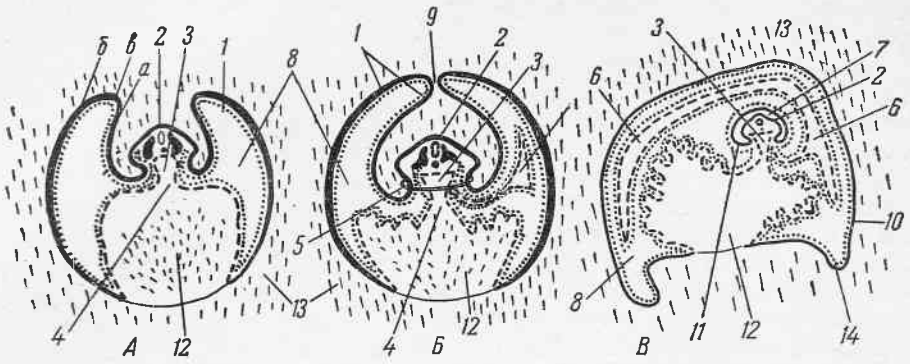


Рис. 39. Последовательные стадии развития плодных оболочек курицы (*А*, *Б*, *В*):
1 — амниотическая закладка; *А* — ее внутренний склон; *Б* — наружный склон; *В* — вершина; *2* — тело зародыша; *3* — кишечник; *4* — желточный проток; *5* — пупочный стебелек; *6* — полость аллантоиса; *7* — амниотическая полость; *8* — внезародышевый целом; *9* — сероамниотический канал; *10* — серозная оболочка; *11* — амнион; *12* — желток; *13* — белок; *14* — складка, в дальнейшем охватывающая загустевший белок; *сплошная черта* — эктодерма; *пунктир* — энтодерма; *точечные линии* — мезодерма.

ку его составляют два слоя: внутренний — энтодерма, наружный — висцеральный листок мезодермы. Аллантоис очень сильно развит у птиц. Постепенно увеличиваясь, аллантоис через пупочное отверстие проникает в пупочный стебелек и затем во внезародышевый отдел. Врастая между амнионом и стенкой желточного мешка, с одной стороны, и серозной оболочкой плода, с другой стороны, аллантоис своей стенкой соприкасается с этими оболочками. Мезодерма аллантоиса срастается с мезодермой серозной оболочки, образуя *серозоаллантоис* (*11*). К этому времени через вегетативный полюс желтка, где отсутствует стенка желточного мешка, часть воды из белка переходит в желток, благодаря чему последний разжижается и увеличивается в объеме. Белок же сжимается, загустевает и, как бы сползая с желтка, скапливается под ним. Вскоре в серозоаллантоисе развиваются кровеносные сосуды, которые через пупочный стебелек (*5*) врастают в тело зародыша, образуя *пупочные сосуды*. С 6-го дня насиживания эта сеть кровеносных сосудов доставляет зародышу кислород из воздушной камеры яйца и способствует усвоению белка.

На 10-й день аллонтоис окружает зародыш со всех сторон. В полости его накапливается жидкость, представляющая собой *первичную мочу*. Таким образом, полость аллантоиса образует вокруг зародыша вторую водную оболочку. В том месте, где сгустившийся белок прилегает к желтку, образуется складка серозной оболочки, охватывающая частично этот белок (*14*). На стороне складки, обращенной к белку, образуются ворсинки с сетью кровеносных сосудов, через которые белок усваивается зародышем. Кроме того, часть загустевшего белка через серозоамниотический канал направляется в амниотическую полость. Там он смешивается с амниотической жидкостью, разжижается и служит пищей для развивающегося зародыша.

В отличие от рыб и амфибий желток у птиц используется главным образом не до выхода из яйца, а после вылупления. Это стало возможным благодаря появлению плодных оболочек и слоя белка, которым питается эмбрион. Желток, используемый в последний момент, усваивается внутрикишечно, а не через сосуды желточного мешка. Итак, в процессе развития происходит следующая смена питания: 1) внекишечное усвоение желтка; 2) внутрикишечное усвоение белка; 3) внутрикишечное усвоение желтка.

Одновременно с развитием плодных оболочек, а позже и под покровом их растет и развивается зародыш цыпленка. На 2-й день у зародыша появляются сердце, зачатки органов чувств, усложняется строение нервной системы, начинают развиваться органы выделения. На 3-й день образуются зачатки конечностей в виде почек, формируются жаберные борозды, развивается печень и поджелудочная железа. На 4-й день появляются зачатки половых желез и окончательных почек, зачатки конечностей подразделяются на будущие звенья. На 5-й день начинает формироваться хрящевой скелет, образуется желудок. На 6-й день развивается клюв и обозначается шея. На 10-й день появляются зачатки пуха, усиленно развиваются мышцы.

К концу 13-го дня зародыш уже совсем похож на цыпленка; 13-е сутки, согласно данным М. Н. Рагозиной, являются переломным периодом в развитии цыпленка. В это время белок особенно энергично поступает в амниотическую полость, и цыпленок начинает дополнительно им питаться. Если в это время нарушается температурный режим инкубации, то поступление белка задерживается, что приводит к гибели цыплят. К концу 14-х суток цыпленок уже не может лежать поперек яйца и перевертывается так, что продольная ось его совпадает с продольной осью яйца. На 16-й день белок яйца продолжает переходить в амниотическую полость, количество его под дном желточного мешка уменьшается. На внутренней стороне желточной оболочки ворсинки достигают значительного развития, но масса желтка почти не убывает. На 18-е сутки белок исчезает, начинается усиленное питание за счет желтка. На 19-й день остатки желтка втягиваются в брюшную полость и исчезает жидкость в аллантоисе. На 20-й день отмечают проклев скорлупы, которая к этому времени сильно истончается, так как минеральные вещества ее расходуются на построение скелета цыпленка. На 21-й день цыпленок обычно вылупляется.

РАЗВИТИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Эмбриональное развитие разных групп млекопитающих протекает неодинаково. У низших, яйцекладущих, форм развитие происходит за счет запасов яйца. У высших же, плацентарных, животных, у которых развитие зародыша совершается в теле матери, исчезли некоторые черты приспособления к развитию во внешней, неводной среде, но появились черты приспособления к развитию в утробе матери, в частности к получению питания из материнского организма (через плаценту).

Особенности условий развития млекопитающих отражаются уже на строении яйцеклетки.

У яйцекладущих млекопитающих яйцеклетки содержат большое количество желтка, служащего для питания зародыша, то есть яйцеклетки *телолецитальные.*

При внутриутробном развитии млекопитающих если и происходит питание за счет запаса яйцеклетки, то лишь на самых ранних этапах развития, а далее, вплоть до рождения, питание развивающемуся организму доставляется через тело матери. В связи с этим яйцеклетка млекопитающих, как и у ланцетника, бедна желтком.

Дробление. У разных животных время, которое проходит от оплодотворения до начала дробления, и продолжительность дробления различны. По данным Г. А. Шмидта, процесс дробления зиготы крупного рогатого скота длится восемь дней, из них четыре дня—в яйцеводе и четыре дня — в матке. У яйцекладущих, как и у птиц, дробление *частично меробластическое*

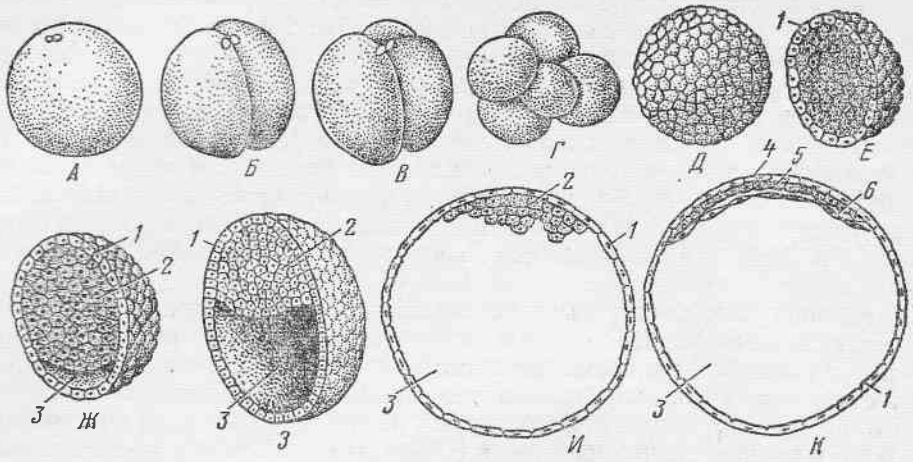


Рис. 40. Образование бластодермического пузырька у млекопитающих:

А—Д — последовательные стадии дробления; *Е* — стадия плотного шара; *Ж—И* — последовательные стадии образования бластодермического пузырька; *К* — начало дифференцировки зародышевого узелка; *1* — трофобласт; *2* — зародышевый узелок; *3* — бластоцель; *4* — рауберовский слой; *5* — эктодерма; *6* — энтодерма.

дискоидальное. У сумчатых плацентарных млекопитающих дробление *полное* (*голобластическое*). Однако родство с животными, имеющими телолецитальные яйцеклетки и меробластический тип дробления, наложило отпечаток и на процесс дробления и на последующее развитие, которое у плацентарных млекопитающих протекает иначе, чем у ланцетника, имеющего тоже изолецитальную яйцеклетку.

Так, во-первых, в отличие от ланцетника полное дробление у млекопитающих несколько *неравномерно* и *несинхронно*. В результате, как и при меробластическом дроблении у птиц, образуются бластомеры различной величины, и в увеличении числа бластомеров не наблюдается той правильности, которая присуща ланцетнику. Во-вторых, особенность развития млекопитающих заключается в раннем обособлении зародышевого материала от внезародышевого. В процессе дробления образуются бластомеры двух типов: мелкие, светлые и более крупные, темные. Мелкие и светлые бластомеры располагаются снаружи и, обрастая более крупные и темные бластомеры, дают начало *трофобласту* (trophe — пища, blastos — зародыш, зачаток), который в дальнейшем не участвует в построении тела зародыша, а, вступая в контакт со слизистой оболочкой матки, служит лишь для снабжения зародыша питательным материалом. Крупные и темные клетки образуют *эмбриобласт*, за счет его формируется тело зародыша и позже возникающие внезародышевые органы. Таким образом, на ранней стадии зародыш имеет вид вначале плотного, а затем полого шара, часть клеток которого не участвует в дальнейшем построении тела зародыша.

Трофобласт — это новое образование, аналогичного которому нет у нижестоящих животных. Клетки его всасывают жидкость, размещающуюся между трофобластом и эмбриобластом. Так в сплошном шаре клеток возникает полость, быстро увеличивающаяся в размере. В результате образуется *бластодермический пузырек* (рис. 40). Он состоит из наружного слоя клеток — трофобласта, комочка клеток эмбриобласта, который прилегает в одном месте к внутренней поверхности трофобласта и формирует *зародышевый узелок*, и *полости бластулы*, заполненной жидкостью. У крупного рога-

того скота бластодермический пузырек развивается от семи до 10—11 суток беременности (из них четверо суток в яйцеводе) и имеет форму шара. На 12-е сутки поперечник его у коровы равен 1 мм, на 13-е сутки он становится веретенообразным. Внешне бластодермический пузырек млекопитающих вначале напоминает бластулу ланцетника, рыб и особенно амфибий, но отличается от них тем, что ее клеточный материал не весь идет на построение зародыша. Развитие бластулы происходит под покровом блестящей оболочки бывшей яйцеклетки и третичных оболочек. Вскоре зародыш, освободившись от блестящей оболочки яйцеклетки, внедряется (имплантируется) в слизистую оболочку матки. У разных животных имплантация происходит в различные сроки от момента оплодотворения: у кролика на 7—9-й день, у овцы и свиньи на 10—13-й день, у крупного рогатого скота на 12—15-й день. После внедрения в слизистую оболочку матки в связи с улучшением условий питания рост бластодермического пузырька сильно ускоряется.

Гаструляция у одних животных происходит еще до внедрения в стенку матки, а у других после этого. Так или иначе, но процесс начинается с того, что зародышевый узелок постепенно превращается из беспорядочного скопления клеток в пластинку, прилегающую к внутренней стороне клеток трофобласта. Средняя часть этой пластинки более плотная и называется *зародышевым щитком*, аналогичным таковому у птиц. Через некоторое время щиток становится двухслойным, причем слой, прилегающий к трофобласту, состоит из крупных клеток и является *эктодермой*, а глубжележащий слой из мелких плоских клеток — *энтодермой*. У коровы эктодерма и энтодерма образуются между 12-м и 13-м днями развития. Трофобласт, лежащий над эктодермой (рауберовский слой), редуцируется, и эктодерма щитка выходит на поверхность бластодермического пузырька, причем эктодерма продолжается в трофобласт. У некоторых млекопитающих, в том числе у человека, рауберовский слой сохраняется. В отличие от птиц у млекопитающих под щитком находится не желток, а белковая жидкость бластулы. Форма щитка у разных животных несколько различна. У коровы он вначале имеет грушевидную, затем овальную форму и, наконец, форму восьмерки.

На зародышевом щитке, так же как у птиц, в силу смещения клеток появляются продольная *первичная полоска* и *первичный узелок*.

Из материала первичного узелка, аналогичного дорсальной губе бластопора, так же как у птиц, в результате погружения и последующего врастания клеток между экто- и энтодермой, впереди первичного узелка возникает зачаток хорды. В области первичной полоски, соответствующей *латеральной губе бластопора*, происходит погружение клеточного материала, который затем распластывается между экто- и энтодермой, образуя правую и левую части мезодермы. У крупного рогатого скота мезодерма появляется на 20—21-й день. Она разрастается не только по сторонам первичной полоски, но и по сторонам зачатка хорды. Дифференцируется мезодерма, так же как и у других хордовых, на *сомиты*, *сегментные ножки* и *спланхнотом*. Сомиты делятся на *дерматом*, *миотом* и *склеротом*. Спланхнотом состоит из *париетального* и *висцерального листков*.

Из эктодермы впереди гензеновского узелка над хордой образуется нервная трубка, развивающаяся так же, как у других позвоночных. Остальная же часть эктодермы превращается в эпителий, образующий впоследствии наружный слой кожи.

Далее начинается **обособление тела зародыша от незародышевых частей.** Осуществляется это, как и у птиц, благодаря образованию кольцевой

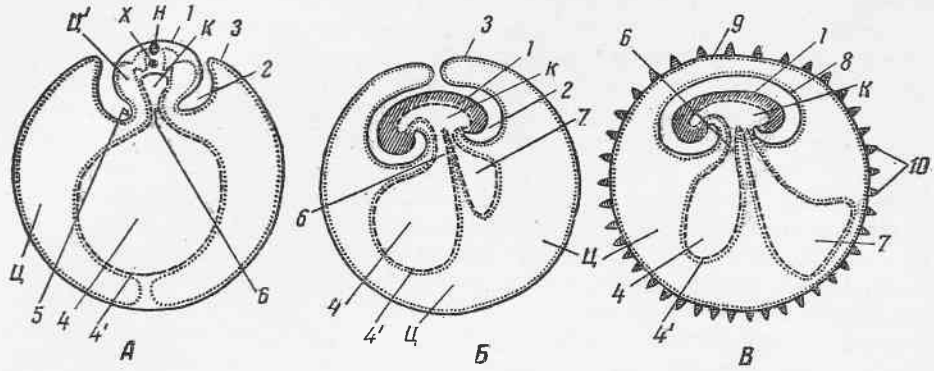


Рис. 41. Обособление зародышевых частей от внезародышевых и образование плодных оболочек у млекопитающих:

А — поперечный разрез; *Б, В* — продольный разрез; *1* — тело зародыша; *н* — нервная трубка; *х* — хорда; *к* — полость кишки; *2* — туловищная складка; *3* — амниотическая складка; *4* — полость желточного пузыря; *4'* — стенка желточного пузыря; *ц* — внезародышевый целом; *ц'* — внутризародышевый целом; *5* — пупочный стебелек, *6* — желточный проток; *7* — аллантоис; *8* — амнион; *9* — хорион; *10* — ворсинки хориона; *сплошная черта* — эктодерма; *пунктир* — энтодерма; *точечные линии* — мезодерма.

борозды — *туловищной складки*. Она возникает путем впячивания эктодермы, обоих листков спланхнотомов мезодермы и энтодермы. Углубляясь, туловищная складка довольно резко обособляет тело зародыша от внезародышевой части, с которым оно остается связанным (рис. 41) лишь тоненьким *пупочным стебельком*. При этом вначале распластанное тело зародыша постепенно как бы скручивается, становится округлым, а полость бывшего бластодермического пузыря разделяется на две части, подобно полости песочных часов. Одна ее часть помещается в теле зародыша и является *полостью кишечника*, другая лежит вне тела зародыша и является зачатком *полости желточного мешка*, где находится белковая жидкость, служащая, хотя и очень кратковременно, для питания зародыша. Обе полости соединены *желточным каналом*, проходящим в центре пупочного стебелька.

В результате образования туловищной складки эктодерма, энтодерма и спланхнотомы мезодермы разделяются на зародышевую и незародышевую части. *Зародышевая часть* этих листков образует ткань — эпителий, причем энтодерма образует внутренний слой стенки кишечника, эктодерма — эпидермис кожи, мезодерма — сомиты, сегментные ножки и спланхнотомы. Промежутки между тремя зародышевыми листками заполняются эмбриональным зачатком соединительных тканей — *мезенхимой*. Она развивается, по-видимому, из всех трех зародышевых листков, но главным образом из мезодермы. *Внезародышевая часть* энтодермы продолжает вместе с внезародышевыми спланхнотомами мезодермы обрастать трофобласт с внутренней стороны. Этот процесс аналогичен обрастанию желтка у птиц. Только роль желтка у млекопитающих играет оставшаяся после обособления кишечника и заполненная жидкостью часть полости бывшего бластодермического пузырька, то есть зачаток полости желточного мешка.В результате обрастания вокруг этой полости вначале только из энтодермы, а позже и из висцерального листка мезодермы формируется оболочка, по аналогии с птицами называемая *стенкой желточного мешка*, а стенка вместе с полостью — *желточным мешком*.

Желточный мешок характерен для тех животных, яйца которых очень богаты желтком, то есть являются телолецитальными. У высших млекопитающих желтка почти нет, и желточный мешок в большинстве случаев недо-

развивается. Однако у некоторых млекопитающих (лошадь, кролик) он достигает относительно большого развития. Прилегая в этом случае к хориону (см. ниже), желточный мешок образует *желточную плаценту*. Через ее сосуды осуществляется питание зародыша, но не за счет содержимого мешка, а за счет питательных веществ, поступающих из организма матери. Однако эта функция желточного мешка очень кратковременна, и у большинства млекопитающих он в значительной мере утратил функцию питания, являясь лишь напоминанием о родстве их с животными, у которых яйца имели много питательного материала в виде желтка. Поэтому у высших животных сосуды в желточном мешке хотя и закладываются, но не достигают такого развития, как у птиц. Снаружи стенки желточного мешка находится внезародышевый целом.

Развитие плодных оболочек. Одновременно с туловищной складкой вокруг тела зародыша в виде валика поднимается *амниотическая складка*, сформированная из внезародышевых частей эктодермы и париетального листка мезодермы (рис. 41).

Амниотическая складка поднимается все выше и выше, благодаря чему тело зародыша постепенно закрывается ею. В этой складке различают два ската и разделяющую их вершину. По мере роста ее вершина, имеющая вначале благодаря кольцевидности амниотической складки форму кольцевой линии, собирается в одну точку, то есть складка смыкается над зародышем.

Из наружного ската складки образуется над зародышем единый свод— *хорион* (chorion — кожа). Он аналогичен серозной оболочке птиц. Хорион состоит из двух слоев: из обращенной наружу эктодермы и направленного в сторону зародыша париетального листка спланхнотома мезодермы. На хорионе образуются *ворсинки*, при помощи которых устанавливается связь с маткой. Общая площадь ворсинок равна нескольким квадратным метрам, что обеспечивает интенсивный обмен между материнским организмом и плодом.

Внутренние склоны амниотической складки, соединяясь, образуют над зародышем второй, внутренний, свод — *амниотическую*, или *водную*, *оболочку*. У свиньи амнион появляется на 10-й день, у крупного рогатого скота — на 15-й день развития. Амнион тоже состоит из двух слоев: один из них, обращенный к телу зародыша, представляет собой эктодерму, переходящую на тело зародыша, а другой, наружный листок, является париетальным листком спланхнотома мезодермы. Вскоре начинает развиваться *аллантоис*. Он образуется, как и у птиц, в виде небольшого выпячивания из хвостовой части кишки зародыша. У свиньи зачаток его появляется на 15-й день развития. Стенка аллантоиса образована энтодермой и висцеральным листком спланхнотома мезодермы. Зачаток аллантоиса, развиваясь, вклинивается во внезародышевый целом между амнионом и хорионом. Степень его развития и взаимоотношение с другими плодными оболочками, то есть хорионом и амнионом, у разных животных различны. Так, у лошади, хищных и кролика аллантоис имеет вид слепого мешка, который срастается с амнионом и хорионом. В результате образуется *аллантохорион* — наружная плодная оболочка и *аллантоамнион* — внутренняя плодная оболочка (рис. 42—*В*). У овцы, козы и крупного рогатого скота аллантоис разделяется на два слепых мешка, которые, внедряясь между хорионом и амнионом, раздвигают их и срастаются с ними, но не на всем протяжении. В результате у этих животных, кроме аллантохориона и аллантоамниона, имеется *амниохорион* (*А*, *Б*).

Аллантоамниотическая оболочка прозрачна, и через нее просвечивает плод. В стенку аллантохориона и аллантоамниотическую оболочку врастa-

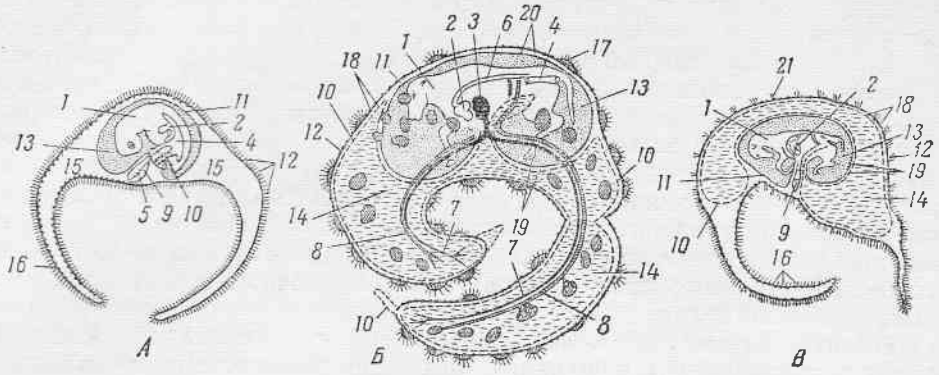


Рис. 42. Схема взаимоотношения плодных оболочек:

А — у коровы в конце первого месяца стельности и *Б* — на более поздней стадии развития; *В* — у жеребенка: *1* — плод; *2* — сердце; *3* — печень; *4* — кишечник; *5* — сосуд желточного мешка; *6* — аорта; *7* — пупочные вены; *8* — пупочные артерии; *9* — желточный пузырь; *10* — аллантоис; *11* — амнион; *12* — хорион; *13* — полость амниона; *14* — полость аллантоиса; *15* — магма; *16* — ворсинки прохориона (трофобласт); *17* — ворсинки на котиледонах; *18* — аллантохорион; *19* — аллантоамнион; *20* — амниохорион; *21* — ворсинки хориона; *сплошная черта* — эктодерма; *пунктир* — энтодерма; *точечная линия* — мезодерма.

ют сосуды. Они, объединяясь, формируют *пупочные сосуды*, проникающие в тело зародыша в составе *пупочного канатика*. Под аллантоамнионом расположена *амниотическая полость*. В ней в результате секреции амниотического эпителия накапливается жидкость. В начале развития зародыша ее мало, затем количество ее сильно возрастает, а к концу утробного развития снова уменьшается. Амниотическая жидкость непосредственно омывает тело плода. Ее химический состав непостоянен. В ней обнаружены белок, муцин, мочевина, соли, сахар, жир и гормоны. Амниотическая жидкость служит для смягчения механических воздействий на плод, предохраняет стенку матки от толчков со стороны плода. Поддерживая равномерное внутриматочное давление, амниотическая жидкость способствует нормальному функционированию сосудов.

Кроме того, она является до некоторой степени источником питания для плодов.

В аллантоисе тоже имеется полость, заполненная жидкостью. Эта жидкость вначале светлая, а затем приобретает желтоватый и даже коричневый оттенок. Она представляет собой мочу зародыша. У коровы в середине стельности количество ее колеблется от 2 до 4 л, а к концу стельности равно 4—6 л. У овцы в конце суягности в аллантоисе имеется около 0,5 л жидкости.

Основная роль аллантоиса у млекопитающих заключается в том, что через него проходят кровеносные сосуды, несущие кровь от ворсинок хориона к плоду и обратно. При родах аллантохорион прорывается, жидкость аллантоиса смешивается с амниотической жидкостью и увлажняет родовые пути, облегчая выход плода. При родах мышечными усилиями матки и брюшного пресса амниотическая жидкость и жидкость аллантоиса оттесняется к шейке матки. Вследствие давления этой жидкости шейка матки раскрывается.

При следующем сокращении матки плодные оболочки разрываются и жидкость изливается в половые пути. После этого благодаря сокращению мышц матки и брюшного пресса плод изгоняется из тела матки. Вслед за плодом выходят и оболочки плода (послед).

ОБРАЗОВАНИЕ ПЛАЦЕНТЫ, ТИПЫ ПЛАЦЕНТ

После того как зародыш имплантировался в стенку матки, он питается уже за счет выделений маточных желез, диффузно проникающих через трофобласт в полость бластодермического пузырька. А с возникновением желточного мешка и кровеносных сосудов в нем питание осуществляется (правда, очень короткое время) при их участии. По мере роста зародыша этот источник питания становится недостаточным, желточный мешок уменьшается, а на смену связи плода с материнским организмом через трофобласт приходит более совершенная связь — через плаценту.

Плацента — место связи аллантохориона плода со слизистой оболочкой матки. Она образуется за счет аллантохорионной оболочки и слизистой оболочки матки. В соответствии с этим в ней различают детскую и материнскую части. *Детская часть плаценты* развивается в связи с возникновением аллантоиса, который описанным выше путем соединяется с хорионом. В стенке аллантоиса и аллантохориона образуются кровеносные сосуды, врастающие в ворсинки хориона. Участок хориона, не вступающий в связь с аллантоисом, утрачивает ворсинки и в образовании плаценты не участвует (рис. 42). Ворсинки детской части плаценты состоят из эпителия эктодермального происхождения и соединительнотканной основы с обильной сетью сосудов. Ворсинки разветвляются и внедряются в слизистую оболочку матки, подобно тому как пальцы входят в перчатку.

Материнской частью плаценты называется участок слизистой оболочки матки с углублениями для ворсинок аллантохориона. Плацентарная связь ворсинок аллантохориона, то есть детской плаценты, с материнской плацентой у кобылы устанавливается на 3—4-й месяц жеребости, у коровы — на протяжении от 28 до 50 суток стельности, у крольчих — от 12 до 17 суток сукрольности. В зависимости от размещения ворсинок по поверхности аллантохориона различают четыре типа плацент: диффузная, котиледонная, кольцевидная и дискоидальная.

У *диффузной*, или *рассеянной*, плаценты ворсинки размещены по всему хориону. Из сельскохозяйственных животных она имеется у кобылы, свиньи, ослицы и верблюдицы. У *котиледонной*, или *множественной*, плаценты хорион несет крупные впячивания — *котиледоны*, на которых (и только на них) расположены ворсинки. Котиледоны хориона облегают плотные округлые выпячивания слизистой оболочки матки — *карункулы*. Такая плацента типична для жвачных животных. К. М. Курносов обнаружил, что площадь котиледонов последа связана с характером послеутробного развития ягненка. У *кольцевидной*, или *зональной*, плаценты ворсинки аллантохориона занимают площадь в виде пояска, идущего вокруг тела зародыша. Эта плацента свойственна хищным. У дискоидальной плаценты поле, занятое ворсинками хориона, имеет форму диска. Такая плацента характерна для грызунов и приматов, в том числе человека.

По типу связи ворсинок детской части плаценты со слизистой оболочкой матки, то есть с материнской частью плаценты, различают также несколько видов плацент. Каждая ворсинка хориона состоит из следующих гистологических элементов: 1) из *эпителия* эктодермального происхождения, покрывающего ее снаружи; 2) из *соединительнотканной основы* париетального листка мезодермы и 3) из *кровеносных сосудов*, лежащих в соединительной ткани. Материнская часть плаценты, куда внедряются ворсинки, тоже вначале состоит из *эпителия*, *соединительной ткани* и находящихся в ней *кровеносных сосудов*. Однако внедрившиеся в слизистую оболочку матки ворсинки выделяют ферменты, которые в той или иной степени нарушают

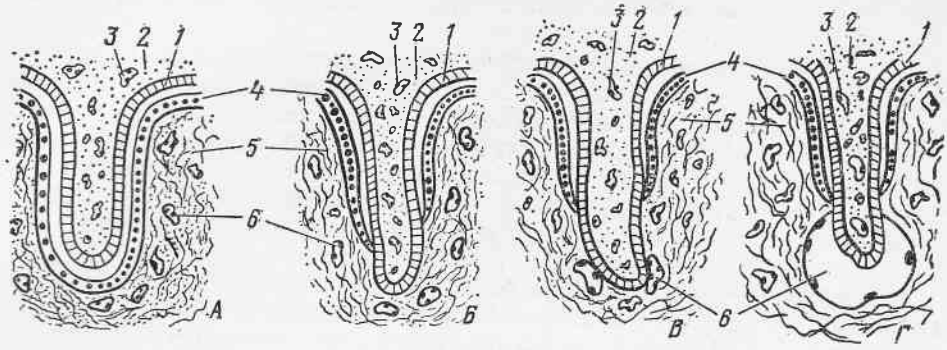


Рис. 43. Типы гистологического строения плацент:

А — эпителиохориальная; *Б* — десмохориальная; *В* — эндотелиохориальная; *Г* — гемохориальная; *1* — эпителий ворсинки хориона; *2* — соединительная ткань ворсинки хориона; *3* — эндотелий кровеносного сосуда ворсинки хориона; *4* — эпителий слизистой оболочки матки; *5* — соединительная ткань слизистой оболочки матки; *6* — кровеносные сосуды и лакуны стенки матки.

целостность слизистой оболочки. У разных животных степень этого разрушения различна. В соответствии с этим различают следующие типы плацент (рис. 43).

1. *Эпителиохориальная плацента* характеризуется тем, что слизистая оболочка матки сохраняет все свои гистологические элементы. Поэтому питательные вещества и кислород, необходимые для зародыша, должны пройти через эндотелий сосудов матери, соединительную ткань слизистой оболочки матки, эпителий слизистой оболочки матки, эпителий, соединительную ткань и эндотелий кровеносных сосудов ворсинки аллантохориона. Такой тип плаценты имеется у лошади, всеядных и верблюда. Связь хориона с маткой здесь довольно слабая. При родах слаборазвитые ворсинки просто выходят из своих гнезд в слизистой оболочке матки, так что целостность последней не нарушается и кровотечения не происходит.

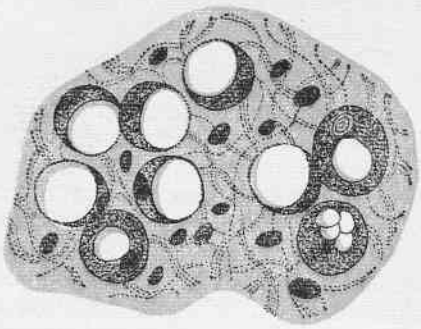
2. *Десмохориальная плацента* отличается тем, что после внедрения ворсинок эпителий слизистой оболочки матки разрушается под действием ферментов, выделяемых ворсинками. Следовательно, ворсинка своим эпителием соприкасается прямо с соединительной тканью матки. Путь, который должны пройти питательные вещества из сосудов слизистой матки в сосуды ворсинки плода при десмохориальной плаценте, на одно звено короче по сравнению с эпителиохориальной плацентой. Такую плаценту имеют жвачные.

3. *Эндотелиохориальная плацента* обеспечивает более тесную связь плода с телом матери. При ее образовании ферменты ворсинки разрушают не только эпителий, но и соединительную ткань слизистой оболочки матки, так что эпителий ворсинки непосредственно прилегает к эндотелию кровеносных сосудов слизистой матки. Следовательно, путь питательных веществ здесь еще более короткий. Этот способ плацентации обеспечивает более совершенное снабжение зародыша питательными веществами и кислородом. Такая плацента свойственна хищным.

4. *Гемохориальная плацента* характеризуется еще более тесной связью плода с телом матери. Здесь разрушаются не только эпителий и соединительная ткань, но и эндотелий кровеносных сосудов, так что ворсинки аллантохориона погружены в кровь матери. Путь питательного материала в этом случае наиболее короткий. Из крови лакун слизистой оболочки матки питательные вещества и кислород должны пройти лишь эпителий, соединитель-

ную ткань и эндотелий сосудов ворсинки плода. Такая плацента типична для приматов, грызунов и др.

Таким образом, ни в одном виде плацент кровь матери не смешивается с кровью плода. Плацента — сложный орган, который осуществляет обмен веществ между развивающимся организмом и телом матери и выполняет очень разностороннюю функцию. Через нее происходит газообмен, а так же питательный материал переходит из крови матери в кровь зародыша, причем благодаря наличию в ней ферментов пластические вещества матери переводятся в форму, пригодную для усвоения плодом, то есть она играет роль пищеварительного органа. Плацента освобождает развивающийся организм от продуктов обмена, выполняя, таким образом, роль органа выделения. Плацента представляет собой депо некоторых веществ, таких, как углеводы, витамины, минеральные соли, необходимые для развития эмбриона. Плацента обладает избирательностью, которая выражается в том, что она пропускает одни вещества (гормоны, фосфор, сахар, витамины и др.), задерживает другие вещества и микроорганизмы и изменяет некоторые высокомолекулярные вещества (белки, жиры и углеводы). Эти свойства плаценты известны под названием *плацентарного барьера.*



Часть третья

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

ПОНЯТИЕ О ТКАНЯХ

По мере развития организма происходит не только увеличение количества клеток (рост), сопровождающееся определенной организацией (размещением) их, но и качественное изменение клеток — дифференцировка приобретение клетками определенных морфологических особенностей, (способствующих выполнению специфических функций), в результате чего клетки начинают все более и более отличаться друг от друга. Благодаря деятельности клеток в организме появляется ряд неклеточных живых образований, таких, как бесструктурное аморфное вещество, волокнистые структуры и др.

Эти гистологические элементы, то есть клетки, неклеточные структуры и аморфное вещество, находятся в определенных взаимоотношениях друг с другом и образуют ткань.

В процессе индивидуального развития животного рост и дифференцировка структур происходят в результате взаимодействия организма и окружающей его среды. Взаимодействие это сложилось на протяжении исторического развития вида (филогенеза) и выражается в приспособлении организма к условиям существования. Следовательно, ткань — это исторически возникшая система гистологических элементов (клеток и неклеточных образований), обладающая общностью строения, специализированная на выполнении определенных функций, развивающаяся из присущего ей эмбрионального зачатка. Ткани не остаются неизменными после того, как они приобрели специфичные для них черты строения. В них постоянно совершаются процессы развития и адаптации к непрерывно меняющимся условиям внешней среды. При этом на протяжении жизни особи происходит качественное изменение тканей.

Все многообразие тканей можно объединить в следующие основные группы: 1) эпителиальные, пограничные, или покровные;

2) ткани внутренней среды, или опорно-трофические, (кровь, лимфа, ретикулярная ткань, соединительные ткани, а также хрящ и кость); 3) мышечные и 4) нервная ткань.

ЭПИТЕЛИАЛЬНАЯ ТКАНЬ

Эпителиальная ткань — эпителий является покровной тканью.

Развивается эпителий из всех трех зародышевых листков. Из *эктодермы* формируется эпителий кожи, дыхательных путей, переднего и заднего отделов пищеварительной трубки, мочевыводящих протоков и эпителий желез, относящихся к этим отделам. *Энтодермального* происхождения эпителий большей частью пищеварительной трубки и всех желез пищеварительного аппарата. *Мезодермальный* эпителий входит в состав серозных оболочек, покрывая органы снаружи, образует внутреннюю выстилку грудной, околосердечной и брюшной полостей (мезотелий); к нему относятся также фолликулярные клетки половых желез и эпителий матки.

Функция эпителия крайне разносторонняя. Эпителий защищает глубжележащие ткани от неблагоприятных воздействий внешней среды и от проникновения микроорганизмов. Защитную роль играет в отношении всего организма не только сам эпителий, но и ряд его производных — волосяной покров, роговой башмак копыта, когти и др. Через эпителиальную ткань осуществляются начальные и конечные этапы обмена веществ между внешней средой и организмом, то есть функции внешнего обмена. Из внешней среды внутрь организма через эпителий поступают питательные вещества (желудок, кишечник), кислород (легкие) и выводятся продукты жизнедеятельности организма — вода, моча (кожные железы, почки).

Клетки некоторых видов эпителия обладают секреторной функцией, они вырабатывают специфические вещества — секреты, необходимые для нормальной жизнедеятельности всего организма (слюну, соки пищеварительных желез и др.), инкреты и гормоны (тироксин и др.). Эпителиальные клетки, секрет которых выделяется в систему трубок, собирающих этот секрет, образуют железы внешней секреции. Если продукт железистых клеток поступает непосредственно в кровяное русло, то железы, образуемые таким эпителием, называются железами внутренней секреции.

Клетки эпителия характеризуются хорошо выраженной регенеративной способностью. Это свойство неразрывно связано с пограничным расположением, с функцией защиты, так как контакт с неблагоприятными факторами внешней среды приводит к частой гибели клеток, и способность эпителия быстро восстанавливать свою целостность необходима для сохранения жизни всего организма. Однако рост, обновление и регенерацию эпителия обеспечивает небольшая часть клеток, митотическая деятельность которых выражена наиболее ярко, — это так называемые камбиальные клетки, обнаруживаемые радиоавтографическим методом.

Общие принципы строения эпителия. Морфология эпителия неразрывно связана с его функциональными особенностями и пограничным расположением. Эпителий состоит из клеток, плотно прилегающих друг к другу. В единый пласт клетки соединяются с помощью десмосом или цитоплазматических выростов, проникающих в углубления соседних клеток «по типу замка». В эпителии слизистых оболочек, кроме того, боковые части клеток у апикального полюса плотно прилегают друг к другу, образуя «зону слияния» или «закупорки». Эта структура в виде непрерывного ободка обхватывает каждую клетку, увеличивая механическую прочность эпителиального пласта и осуществляя барьерную функцию. Между клетками просмат-

риваются очень незначительные межклеточные пространства, заполненные тканевой жидкостью, через которую осуществляется обмен веществ.

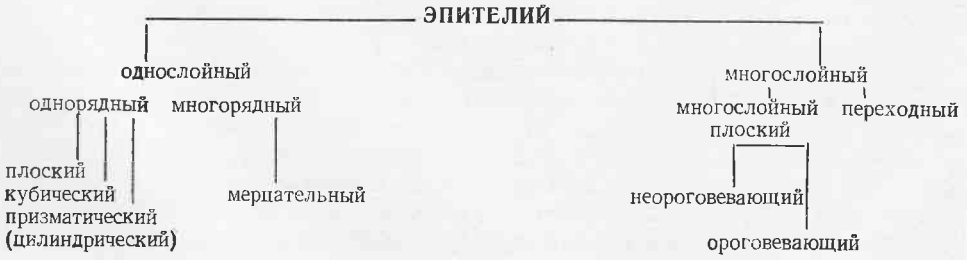
Пласт эпителия резко отделен от глубжележащей соединительной ткани *базальной мембраной*. Она состоит из электронно-прозрачного слоя, находящегося непосредственно под клеточной оболочкой (именно он обеспечивает прочное соединение эпителия с соединительной тканью) и электронно-плотного слоя, содержащего белки и мукополисахариды. Базальная мембрана развивается за счет эпителия и соединительной ткани, она препятствует врастанию клеток эпителия в соединительную ткань; через мембрану совершается обмен веществ между эпителием и остальными тканями организма.

Особенностью строения клеток однослойного эпителия является то, что они *обладают физиологической и морфологической полярностью*. Это связано с тем, что клетки эпителия одним своим концом (апикальный полюс) непосредственно соприкасаются с внешней средой, тогда как другой их конец (базальный полюс) соприкасается с внутренней средой организма. Полярность клеток эпителия проявляется в зональном расположении морфологических элементов клетки. Только на апикальном полюсе находятся различные защитные образования в виде кутикул, ресничек или аппарата, облегчающего проникновение веществ (каемки, микроворсинки и др.). Вблизи этого полюса в цитоплазме клеток помещается пластинчатый комплекс, глубже него — зернистая цитоплазматическая сеть и ядро. Митохондрии могут находиться или под ядром, или над ним. Базальная мембрана связана только с базальным полюсом. В многослойном эпителии полярность проявляется в различии функции и строении отдельных слоев клеток. Органеллы не во всех видах эпителия развиты одинаково. Например, в железистом эпителии сильно развиты пластинчатый комплекс и зернистая цитоплазматическая сеть, которые ответственны за выработку секретов и инкретов.

Таким образом, для эпителия характерно: 1) пограничное расположение; 2) образование ткани только из клеток, которые, тесно прилегая друг к другу, образуют сплошной пласт; 3) физиологическая и морфологическая полярность; 4) резкая обособленность от глубжележащей соединительной ткани при помощи базальной мембраны.

Связь эпителия с организмом осуществляется через сосудистую и нервную системы. Кровеносные сосуды непосредственно в эпителий не проникают, поэтому обмен веществ между их содержимым и клетками осуществляется диффузно через тканевую жидкость. Иннервируется эпителий многочисленными чувствительными нервными окончаниями, благодаря которым эпителий воспринимает раздражения среды и передает возникшие возбуждения в центральную нервную систему.

Классификация эпителия. По морфологическим признакам (количеству слоев и форме клеток) все многообразие эпителия классифицируется следующим образом:



Однослойный эпителий состоит из одного слоя клеток, каждая из которых своим базальным полюсом расположена на базальной мембране (рис. 44). Однослойный эпителий может быть однорядным и многорядным. У *однорядного* эпителия все клетки более или менее одинакового размера и формы, а их ядра лежат на одном уровне, составляя один ряд. *Многорядный эпителий* слагается из клеток различной формы и величины, поэтому ядра соседних клеток лежат на разных уровнях и составляют несколько рядов. Однако каждая клетка своим базальным концом достигает базальной мембраны, но до наружной поверхности доходят апикальные концы не всех клеток.

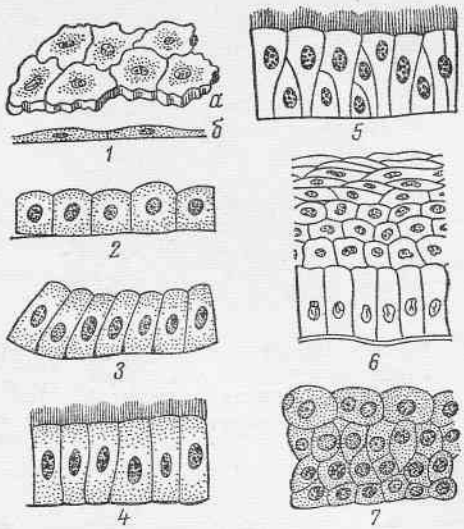


Рис. 44. Различные виды эпителия:

1 — однослойный плоский (*а* — общий вид его, *б* — вид в разрезе); *2* — однослойный кубический; *3* — однослойный цилиндрический; *4* — однослойный цилиндрический мерцательный; *5* — многорядный мерцательный; *6* — многослойный плоский; *7* — переходный эпителий.

Однорядный плоский эпителий состоит из очень низких клеток, несколько утолщенных в месте, где находится ядро (*1*). На апикальной поверхности клетки часто несут микроворсинки, способные к захвату инородных частиц. Такой эпителий имеется, например, в серозных оболочках, выстилающих целом (мезотелий), в стенках альвеол легких и др. *Однослойный кубический эпителий* (*2*) имеет более высокие клетки, ширина их почти равна высоте. Такой эпителий встречается в мочевых канальцах, в выводных протоках многих желез. *Однослойный призматический* (*цилиндрический*) *эпителий* (*3*) состоит из высоких, но относительно узких клеток многогранной формы. Такой эпителий в различных органах имеет ряд особенностей строения, связанных с их функцией (см. эпителий желудка и эпителий кишечника). К типу однослойного эпителия относится также *мерцательный эпителий* (*4*, *5*). Он может быть однорядным, но чаще многорядный (см. рис. 231). Такой эпителий находится в носовой полости, в трахее и в бронхах. Он состоит из трех видов клеток: базальных, мерцательных и бокаловидных. Базальные клетки являются камбиальными элементами. Они мелки и на разрезе имеют вид треугольников. Широкое основание их обращено к базальной мембране, а вершина не доходит до поверхности эпителия. Мерцательные клетки тоже имеют конусовидную форму, но до базальной мембраны доходит их узкая часть, тогда как расширенная выходит на поверхность эпителия и несет на себе около 300 упругих мерцательных ресничек. Каждая из них представляет собой вырост цитоплазмы с девятью парными нитями по окружности и двумя осевыми нитями в центре (рис. 45). Последние определяют направление изгиба всей реснички. На базальном конце каждой реснички, погруженном в цитоплазму, имеется утолщение — базальное тельце. В его образовании принимают участие девять парных периферических нитей реснички. По строению базальное тельце напоминает центросому. Реснички двигаются в определенном ритме. Движения ресничек соседних клеток строго согласованы. Поэтому поверхность мерцательного

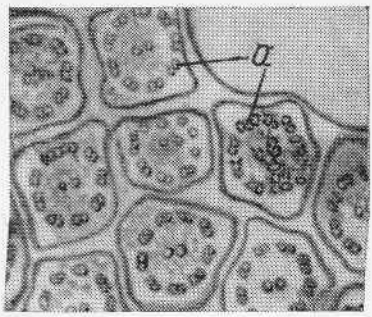


Рис. 45. Электронная микрофотография поперечного среза реснички на разных уровнях:
а — микротрубочки (увеличение около 50 000).

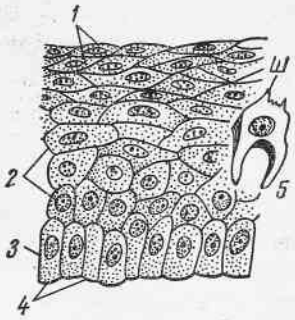


Рис. 46. Многослойный плоский эпителий роговицы глаза:
1 — плоские клетки поверхностного слоя; *2* — слой шиповатых клеток; *3* — клетки ростковогo слоя; *4* — базальная мембрана; *5* — изолированная шиповатая клетка с шипиками (*Ш*) на ней в увеличенном виде.

эпителия напоминает поле ржи, по которому под влиянием ветра пробегает одна волна за другой. Волнообразные движения ресничек способствуют изгнанию инородных частиц, попадающих на поверхность эпителия. Кроме того, в мерцательном эпителии обычно находятся бокаловидные клетки, которые своим секретом увлажняют поверхность эпителия.

Многослойный эпителий очень распространен в организме. Состоит из нескольких слоев клеток, лежащих друг над другом. Он покрывает поверхность кожи, выстилает полость рта, преджелудки жвачных и др., то есть находится там, где могут быть значительные механические воздействия.

Существует три вида многослойного эпителия: многослойный плоский неороговевающий, многослойный плоский ороговевающий и многослойный переходный.

Многослойный плоский неороговевающий эпителий (рис. 46) выстилает ротовую полость, пищевод, роговицу глаза. В нем различают три слоя клеток.

Самые глубокие, покоящиеся на базальной мембране, — высокие, призматические, образуют *базальный слой*, так как клетки эти наиболее жизнеспособны, в них чаще всего наблюдаются митозы и среди них находятся стволовые клетки. Вновь образующиеся здесь клетки оттесняют вышележащие к поверхности эпителия, при этом клетки становятся многоугольными и уплощаются. Для нескольких слоев многоугольных клеток, лежащих выше росткового слоя, характерно наличие отростков в форме шипиков — шиповатые клетки. В шиповатом слое митозы наблюдаются редко. В цитоплазме базальных и шиповатых клеток располагаются тонофибриллы в виде тонких нитей. Будучи весьма плотными, тонофибриллы повышают устойчивость клеток к механическим воздействиям. Верхние слои эпителия образованы плоскими клетками. Заканчивая свой жизненный цикл, они отмирают и постепенно отпадают с поверхности эпителия.

Многослойный плоский ороговевающий эпителий образует эпидермис кожи. В нем различают, кроме базального и шиповатого слоев (объединяемого в один *ростковый слой*), еще два или три слоя: зернистый, блестящий (на безволосистой части кожи) и роговой. Ороговение развивается постепенно. Вначале в шиповатых клетках появляются лишь отдельные зерна кератогиалина. Затем зерна клеток, лежащих ближе к поверхности, сливаются

в общую блестящую массу. Далее в массе ороговевших клеток образуются полости, наполненные жиром или воздухом. Такие клетки уже мертвы. За счет них образуется самый поверхностный, весьма значительной толщины слой кожи. У животных с густой шерстью, например у овец, ороговение покровного эпителия незначительно, а число слоев клеток не превышает трех-четырех.

Переходный эпителий выстилает пути, отводящие мочу, начиная от почечных чашечек до мочевого пузыря и мочеиспускательного канала. Вид его в спавшемся и в растянутом мочой органе различен, что и дало повод назвать его переходным (рис. 44—7). Особенно хорошо развит этот эпителий в мочевом пузыре.

ТКАНИ ВНУТРЕННЕЙ СРЕДЫ, ИЛИ ОПОРНО-ТРОФИЧЕСКИЕ ТКАНИ

Онтогенетически опорно-трофические ткани у млекопитающих появляются очень рано в виде мезенхимы, которая дает начало всем опорно-трофическим тканям взрослого организма.

Мезенхима существует только на ранней стадии эмбрионального развития. У эмбриона она заполняет все промежутки между зародышевыми листками, хордой и нервной трубкой. Образуется она путем выселения клеток главным образом из мезодермы и в меньшей мере из других зародышевых листков. Вполне сформировавшаяся мезенхима состоит из клеток и из основного вещества (рис. 47). Клетки мезенхимы имеют форму неправильной звезды с длинными отростками. В цитоплазме клеток есть цистерны цитоплазматической сети и митохондрии. Отростками клетки мезенхимы соприкасаются друг с другом. Все пространство между клеточными элемен-

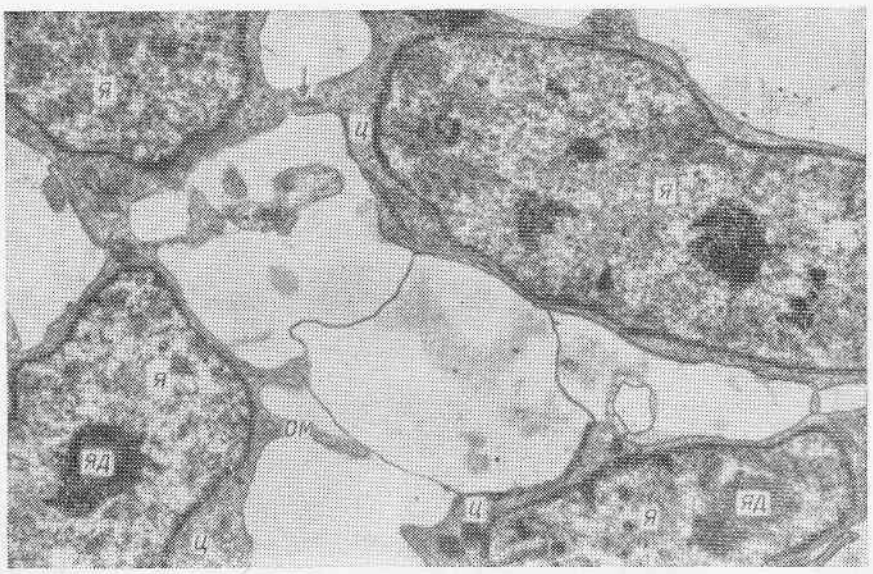
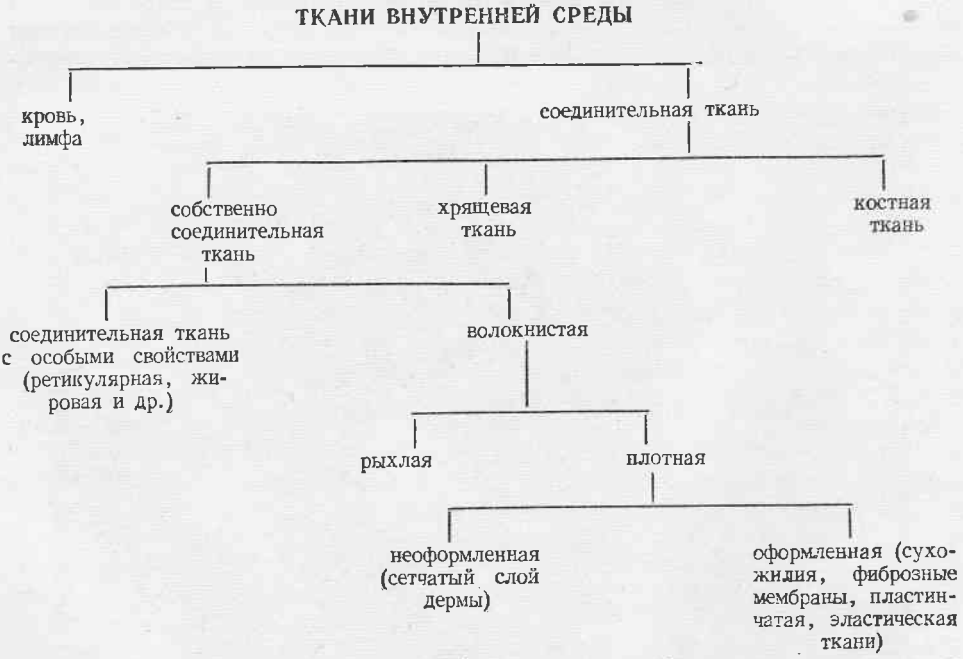


Рис. 47. Мезенхима куриного зародыша (×7200). Мезенхимные клетки соединяются друг с другом с помощью замыкающих пластинок (указано стрелкой): *Я* — ядро; *ЯД* — ядрышко; *Ц* — цитоплазма; *ОМ* — отросток мезенхимной клетки (по В. В. Яглову).

тами мезенхимы занято промежуточным, основным, веществом, которое может быть то более, то менее плотным, то есть переходить из состояния геля в состояние золя и наоборот.

Мезенхима у зародыша начинает функционировать как трофическая ткань, поскольку через нее осуществляется обмен веществ. В выполнении трофической функции активно участвуют блуждающие клетки, которые рано образуются из отростчатых клеток. Округляясь и приобретая способность к самостоятельному движению, эти клетки могут воспринимать питательные вещества в местах их поступления и переносить в места потребления. Они также освобождают организм от продуктов распада и осуществляют защитную функцию. В последующем трофическая функция совершенствуется благодаря образованию в мезенхиме кровеносных сосудов. При этом в месте, где образуется кровеносный сосуд, клетки мезенхимы превращаются в округлые свободные клетки первичной крови. Клетки мезенхимы, окружающие этот кровяной островок, уплощаются и тесно смыкаются друг с другом, образуя эндотелий стенки кровеносного сосуда. После образования кровеносных сосудов питательный материал перемещается по телу зародыша уже при помощи кровеносного русла. Это сильно ускоряет обмен веществ. Однако мезенхима не перестает участвовать в обмене веществ, так как питательные вещества из кровеносных сосудов передаются к потребляющим их клеткам через окружающую сосуд мезенхиму. Позже мезенхима начинает дифференцироваться в сторону образования остальных тканей внутренней среды, которые по морфофункциональному признаку можно разделить на несколько групп (см. схему).



Все разновидности опорно-трофических тканей состоят из клеток и межклеточного вещества, по количеству преобладающего над клетками.

Функциональные особенности различных видов этих тканей обусловлены в значительной мере физико-химическими свойствами промежуточного вещества. Так, у тканей с жидким промежуточным веществом (кровь,

лимфа) основные функции — трофическая и защитная. В тканях с полужидким межклеточным веществом (собственно соединительная ткань) наряду с этими функциями появляется еще механическая и опорная функция. Ткани с более плотным (хрящ) и твердым межклеточным веществом (кость) выполняют прежде всего опорную и защитную функции. В соответствии со степенью уплотнения межклеточного вещества ограничивается подвижность клеток, вплоть до их полной неподвижности. Все разновидности тканей внутренней среды способны быстро восстанавливать утраченные структуры и приспосабливаться к меняющимся условиям существования. Будучи окружены со всех сторон довольно однородной средой самого организма, клетки опорно-трофических тканей не обнаруживают полярной дифференцировки, которая характерна для клеток покровных тканей, кроме эндотелия.

Эндотелий представляет собой непрерывный слой клеток, образующий внутреннюю выстилку кровеносных и лимфатических сосудов. Эндотелиальные клетки (эндотелиоциты) плоские, вытянутые по длине сосуда с 1—2 ядрами и многочисленными пиноцитозными пузырьками, свидетельствующими о переносе продуктов из крови в межклеточное вещество соединительной ткани и обратно. Соединяются клетки между собой с помощью черепицеобразных наложений одна на другую, десмосом и «по типу замка», а в лимфатических капиллярах эндотелий, кроме того, прикрепляется так называемыми стропными нитями к коллагеновым волокнам окружающей соединительной ткани. Этим создается прочное соединение эндотелия лимфатических капилляров, препятствующее его отслаиванию.

Электронно-микроскопические исследования показали, что клетки (кроме эндотелия лимфатических капилляров) лежат на базальной мембране и им присуща полярность в расположении органелл. Пластинчатый комплекс находится над ядром в той части клетки, которая обращена к просвету сосуда. Над апикальной поверхностью клетки обнаруживают микроворсинки, особенно многочисленные в эндотелии вен; эндотелий артерий почти совсем гладкий. Все это сближает эндотелий по морфологическим признакам с эпителием. Однако при культивировании эндотелия вне организма он растет не пластом, как эпителий, а как типичная мезенхима. Поэтому эндотелий считают особым видом соединительнотканных клеток, адаптированных к особым условиям функционирования (в сосуде).

КРОВЬ

Функция крови очень разносторонняя. Основные из них трофическая, дыхательная, защитная, регуляторная, экскреторная. Трофическая функция крови заключается в доставке к органам необходимых питательных веществ, всасывающихся в кишечнике или выделяемых в кровь различными органами. Дыхательная функция состоит в переносе кислорода от легких к тканям и углекислого газа CO_2 от тканей к легким с помощью дыхательного пигмента гемоглобина, содержащегося в эритроцитах. В осуществлении защитных реакций организма определенную роль играют лейкоциты крови, благодаря своей способности к фагоцитозу. Наличие в крови антител предохраняет организм от ряда инфекций. Через кровь совершается гуморальная регуляция процессов жизнедеятельности. С кровью к различным тканям и органам доставляются гормоны, биологически активные вещества, регулирующие обмен веществ и важнейшие функции организма. Экскреторная функция заключается в транспортировке к органам выделения конечных продуктов обмена веществ, образующихся в клетках и тканях.

Источником образования крови у эмбриона является мезенхима. В ранний период онтогенеза кроветворение происходит в любом участке мезенхимы. Позже оно сосредоточивается в мезенхиме лишь определенных органов, например печени, селезенки. Во взрослом организме у млекопитающих функция кроветворения сохраняется за красным костным мозгом и лимфатическими узлами. В патологических случаях (при большой потере крови) кроветворение отмечают также и в других местах, где имеется ретикулярная ткань. У рыб, амфибий и птиц кроветворение совершается в стенке кишечника, почках, печени.

Как и все ткани, развившиеся из мезенхимы, кровь состоит из клеток — *форменных элементов* и неклеточного промежуточного вещества. Межклеточное вещество крови в отличие от других тканей является жидким и называется *плазмой*. Жидкая консистенция обеспечивает свободную циркуляцию крови по сосудистой системе, проникновение ее во все органы и ткани. Форменные элементы крови делят на эритроциты (красные кровяные тельца), лейкоциты и кровяные пластинки.

Эритроциты [erythros — красный, cytos (kytos) — клетка] — высокоспециализированные клетки, важнейшая функция которых — перенос кислорода. Кроме того, они играют важную роль в промежуточном обмене белков (Збарский) и обладают способностью расщеплять АТФ (В. А. Энгельгард и Т. В. Винкстерн).

Развиваются эритроциты в красном костном мозге на протяжении всей жизни животного. Родоначальная клетка — гемоцитобласт имеет ядро. Пройдя сложный цикл превращений, она утрачивает ядро и выходит в кровяное русло. При больших кровопотерях в кровеносном русле могут появляться незрелые, содержащие ядро эритроциты. По мере созревания эритроцит обогащается гемоглобином. Электронно-микроскопическими исследованиями молодых эритроцитов, или ретикулоцитов, установлено, что зернистая субстанция в цитоплазме представляет собой остатки органелл (цитоплазматической сети с рибосомами и митохондриями). Появление большого количества ретикулоцитов в периферической крови может рассматриваться как признак усиления физиологической регенерации эритроцитов.

Попав в сосуды, эритроцит продолжает изменяться. В нем уменьшается количество цитоплазмы, он стареет и, наконец, погибает. Каждый эритроцит в кровяном русле живет от одного до трех месяцев. У взрослых и старых животных они живут дольше, чем у молодых и новорожденных. У крупных животных дольше, чем у мелких. Так, эритроцит кур живет 28 дней, у быка — 110—120 дней, но у кролика—30 дней. Закончив жизненный цикл, эритроциты подвергаются фагоцитозу в селезенке. Каждую секунду в организме гибнут миллионы клеток и столько же образуется вновь.

У птиц, рептилий, амфибий и рыб эритроциты всю жизнь содержат ядро. Безъядерные эритроциты млекопитающих, несомненно, менее жизнедеятельны, обмен веществ (в частности, окислительные процессы) понижен, они меньше тратят кислорода для поддержания собственной жизни и поэтому более экономные переносчики кислорода. Таким образом, безъядерность эритроцитов с точки зрения интересов целого организма должна рассматриваться как явление прогрессивное.

По *форме* эритроциты большинства млекопитающих напоминают диски, несколько сдавленные в центре. При равном диаметре тело такой формы имеет бóльшую поверхность, чем шар, и каждая частица его содержимого находится ближе к наружной среде, что облегчает газообмен. Эритроциты очень пластичны. Продвигаясь по узеньким капиллярам, они могут вытягиваться, изгибаться и приобретать форму сильно вытянутых овалов и раз-

личных неправильных фигур. Попадая в крупные сосуды, эритроциты принимают обычную форму.

Внутреннее строение эритроцитов. Снаружи эритроцит имеет эластичную оболочку липопротеинового характера. Цитоплазма в зависимости от возраста эритроцита либо представлена тонкой сеточкой (ретикулоцит), либо отдельными участками нитчатой или округлой формы. В таких эритроцитах уже нет органелл, и они бедны РНК. Вещество негемолизированных эритроцитов на ультратонких срезах выглядит гомогенным и плотным. При достаточно больших увеличениях (в 14 000—16 000 раз) в нем выявляют зерна и волокна диаметром 150—300 Å.

Гемоглобин придает эритроциту желтовато-зеленую окраску, а крови в целом, где находится масса эритроцитов, — красный цвет. Гемоглобин — это белковое вещество, содержащее железо. Он обладает способностью давать с кислородом непрочное соединение — оксигемоглобин. Соединение гемоглобина с кислородом совершается у млекопитающих и птиц в легких, у рыб — в жабрах. В капиллярах органов и тканей благодаря низкому парциальному давлению кислорода оксигемоглобин превращается снова в гемоглобин, а освободившийся кислород поглощается тканями. Гемоглобин легко кристаллизуется, причем форма кристаллов характерна для каждого вида животного. Гемоглобин составляет свыше 90% всего сухого вещества эритроцита. У лошади массой 500 кг общий гемоглобин равен примерно 6,76 кг. Остальная часть сухого вещества эритроцитов содержит $^2/_3$ белков и $^1/_3$ липидов. Воды в эритроците около 60%.

Размер эритроцитов варьирует даже у одного и того же животного. Эритроциты, которых в крови данного животного больше всего, называют нормоцитами, эритроциты меньшего размера — микроцитами, а большего — мегалоцитами. Впрочем, микро- и мегалоциты, по-видимому, патологические формы.

Размеры эритроцитов животных разных видов также различны. Особенно велики они у земноводных, мельче у птиц и особенно мелки у млекопитающих.

Количество эритроцитов в крови всех без исключения животных больше, чем других форменных элементов, вместе взятых (табл. 2). Абсолютное число их в 1 мм^3 крови варьирует не только у животных разных видов, но даже у одного и того же вида в зависимости от пола, возраста и функционального состояния организма.

Лейкоциты (leukos — белый, cytos — клетка) — бесцветные, весьма активные клетки, содержащие ядро и все органеллы.

Важнейшая *функция* лейкоцитов — биологическая защита животного от микроорганизмов. Эту задачу лейкоциты выполняют прежде всего благодаря своей способности к амебовидному движению и фагоцитозу, а также в силу способности некоторых форм вырабатывать антитела, направленные против вредного действия микроорганизмов.

Сосудистое русло для лейкоцитов—это только транспортное средство, где они проводят сравнительно немного времени. Свою функцию они осуществляют вне сосудов. Проходя по сосудам, расположенным вблизи участка, где внедрились бактерии, лейкоциты как бы прилипают к стенке сосудов, затем проникают через их стенку в окружающую ткань и, активно передвигаясь при помощи ложноножек, добираются до очага инфекции. Лейкоциты ликвидируют вредное действие микроорганизмов либо пожирая их, либо выделяя вещества, обезвреживающие бактериальные яды, либо путем выхода вместе с захваченным патогенным началом за пределы организма (рис. 48). Часть лейкоцитов в результате взаимодействия с микробами гибнут, образуя

ТАБЛИЦА 2

Морфологический состав крови сельскохозяйственных животных и птиц
(по В. Н. Никитину)

Вид животного	Количество эритроцитов (млн в 1 мм³)	Количество лейкоцитов (тыс. в мм³)	Лейкоцитарная формула (в %)					Количество кровяных пластинок (тыс. с 1 мм³)
			нейтрофилы	эозинофилы	базофилы	лимфоциты	моноциты	
Лошадь	7—10	9,0	60,0	3,0	0,5	35,0	3,0	350
Осел	4,6—7	8,2	69,8	4,0	0,2	23,3	0,9	—
Корова	5—7	5—10	30,0	6,0	0,1	58,9	5,0	400
Верблюд	11,0	10,1	52,8	4,0	0,3	42,2	1,7	—
Олень	7,7	10,7	36,8	6,8	—	49,8	6,6	—
Овца	8—13	8—10	30,0	8,0	0,5	60,0	3,0	66—228
Коза	13—17	12,0	35,0	5,0	0,5	55,0	4,5	500
Свинья	6,5	15—20	36,0	0,8—8	0,8—1,5	57,0	2,3—5,3	300
Кролик	5,0	8,0	40,0	1,5	1,0	55,0	2,5	243
Курица	3—4	23—35	30,0	5,0	3,0	60,0	2,0	22,9—130
Гусь	2,9	38,0	34,5	0,0	2,5	53,1	10,0	49,3
Утка	4,5	34,8	32,4	8,3	3,6	51,1	5,5—1,5	49,0
Индейка	2,7	34,1	23—46	1—4	2,5	43,5	64,5	48,0

главную массу гноя. Явление уничтожения микробов лейкоцитами было открыто И. И. Мечниковым. Он установил, что этот процесс близок к процессу внутриклеточного пищеварения, которое широко распространено у одноклеточных организмов и у некоторых низших многоклеточных (морская звезда, гидра и др.), а у высших животных, имеющих более совершенное кишечное пищеварение, сохранилось лишь у клеток, которые стали играть защитную роль. Роль лейкоцитов не ограничивается функцией защиты. Благодаря наличию ферментов лейкоциты принимают участие в обмене белков и жиров. Не случайно после приема пищи количество лейкоцитов увеличивается (пищевой лейкоцитоз). Лейкоциты вырабатывают вещества, стимулирующие новообразование клеток, что особенно важно при заживлении ран. Наконец, они освобождают организм от погибших клеток.

Количество лейкоцитов в крови животных значительно меньше, чем эритроцитов, и исчисляется не миллионами, а лишь тысячами в 1 мм³ крови (см. табл. 2).

Морфология и биологические свойства лейкоцитов очень разнообразны (цв. табл. IV и V). Более специализированные формы лейкоцитов составляют группу гранулоцитов, менее специализированные образуют группу агранулоцитов.

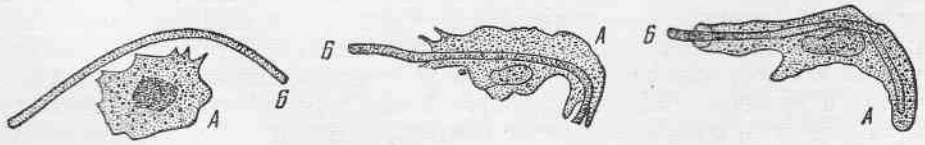


Рис. 48. Кровяная клетка заглатывает бациллу сибирской язвы (по И. И. Мечникову):
А — клетка; *Б* — бацилла.

Гранулоциты в цитоплазме имеют включения в виде зерен—гранул. Это высокоспециализированные формы, обладающие амебовидной подвижностью и утратившие способность делиться. Ядро гранулоцитов очень богато хроматином и узкими перетяжками разделено на несколько долек (сегментов). В их цитоплазме содержится оксидаза — фермент, активизирующий молекулярный кислород. Все гранулоциты в несколько раз крупнее эритроцитов. Развиваются гранулоциты в красном костном мозге. По отношению зернистости к красителям гранулоциты, в свою очередь, делят на нейтрофилы, эозинофилы, базофилы.

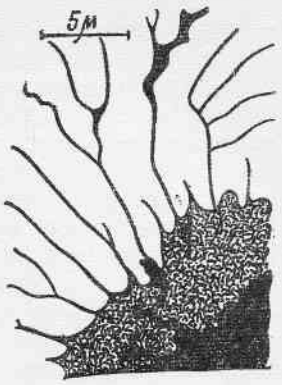


Рис. 49. Участок нейтрофильного гранулоцита с многочисленными субмикроскопическими псевдоподиями (с электронной микрофотографии, ×3000).

Нейтрофилы, или нейтрофильные гранулоциты, — округлые клетки, диаметр которых у коровы колеблется от 9,9 до 15,4 мкм. В их цитоплазме (в центре клетки) находится мелкая пылеватая зернистость. У большинства животных она красится смесью кислых и основных красок, принимая промежуточный тон, то есть является как бы нейтральной. Зернистость нейтрофилов представляет скопление лизосом, содержащие гидролитические ферменты и отличающиеся высоким содержанием кислой фосфатазы. С лизосомами связана фагоцитарная деятельность нейтрофилов. В нейтрофилах хорошо развита центросфера, с двумя центриолями в середине. Центросфера занимает центральное положение в клетке, смещая ядро к периферии. С помощью электронного микроскопа у нейтрофила обнаружены тончайшие отростки (рис. 49). В самой цитоплазме наблюдается большое количество митохондрий, цитоплазматическая сеть выражена относительно слабо. Цитолемма одноконтурная, толщина ее составляет 80—100 Å. Ядро молодых нейтрофилов имеет вид изогнутой палочки. С возрастом нейтрофила форма его ядра усложняется, оно приобретает характерную узловатость или сегментацию (см. табл. IV). Чем старше клетка, тем больше сегментировано ее ядро. Соответственно изменению формы ядра различают нейтрофилы юные, палочкоядерные и сегментоядерные.

Количество нейтрофилов различно у животных разных видов (см. табл. 2), причем в крови одних животных (лошадь, хищные) нейтрофилов больше, чем всех прочих форм лейкоцитов, тогда как в крови других животных (корова, овца, свинья) они составляют вторую по численности группу. Повышенное количество нейтрофилов наблюдается при беременности, при усиленной мышечной работе, а также у только что родившихся животных. Нейтрофилы легко выходят за пределы кровеносного русла и в огромных количествах накапливаются в местах инфекции. Здесь они являются активными фагоцитами (макрофаги), уничтожающими микроорганизмы, причем сами они при этом погибают. Погибшие нейтрофилы выделяют вещества, стимулирующие образование клеток.

Эозинофилов, или эозинофильных гранулоцитов в крови относительно немного. Они несколько крупнее нейтрофилов (у коровы 11—16,5 мкм). Цитоплазма эозинофилов содержит митохондрии, пластинчатый комплекс, иногда центросому и крупную лепешкообразную зернистость, которая интенсивно красится эозином (отсюда и название эозинофилы) или другими кислыми красителями в интенсивно-розовый цвет. Зерна эози-

нофила состоят из липопротеидов и содержат фосфор и окислительные ферменты. На электронных микрофотографиях гранулы имеют вид сложных пластинчатых образований. В центре гранулы различают угловатое тельце, рассекающее ее как бы на две части. Ядра эозинофилов, как правило, состоят из 2—3 сегментов, соединенных между собой тонкими перемычками. Ядро палочкоядерных эозинофилов обычно подковообразной формы. У юных ядро бобовидное, с крупными глыбками хроматина. Но эти формы встречаются в периферической крови очень редко. Эозинофилы способны к амебовидному движению, но фагоцитозной активности почти не обнаруживают. Предполагают, что эти клетки участвуют в окислительных процессах, способны устранять неблагоприятные действия чужеродных белков, токсинов, а также белковоподобные продукты, образующиеся при отмирании тканей организма. Очевидно, со всем этим связано увеличение количества эозинофилов при некоторых заболеваниях (рожа свиней, гельминтозы и др.).

Базофилы (базофильные гранулоциты) по размеру близки к эозинофилам. Количество базофилов в крови сельскохозяйственных животных не превышает 1,5%. Зернистость красится основными красителями, поэтому и вся клетка называется базофилом. Зерна базофилов мельче, чем у эозинофилов, но крупнее, чем у нейтрофилов, и размещены неравномерно. В них обнаружены гликоген, мукополисахариды и РНК. Зернистость легко растворяется в воде. Ядро базофила крупное, слабосегментированное или округлое (см. цв. табл. IV). Базофилы содержат окислительные ферменты. При введении в организм чужеродных белков количество базофилов возрастает. Предполагают, что базофилы защищают организм от токсического действия чужеродных белков. Кроме того, они содержат гепарин и гистамин.

Незернистые лейкоциты, или агранулоциты, отличаются тем, что в их цитоплазме нет специфической зернистости и ядро не сегментировано. В эту группу входят лимфоциты и моноциты.

Лимфоциты у сельскохозяйственных животных являются либо преобладающей формой лейкоцитов, либо составляют вторую по численности группу. Так, у рогатого скота и свиньи их 57—60%, у лошадей 35% от общего количества лейкоцитов. В молодом организме число лимфоцитов выше, чем в старом. Различают лимфоциты малые (4—7 мкм), средние (7—10 мкм) и крупные (10 мкм и более). Ядро лимфоцитов округлое или слегка бобовидное. Оно очень плотное и относительно крупное, особенно у малых лимфоцитов. У средних и больших лимфоцитов ядро светлее, в нем различают ядрышки. Размер ядра у всех лимфоцитов примерно одинаков. Цитоплазма малого лимфоцита в виде очень тоненького ободка окружает ядро и хорошо красится основными красителями — базофилия. В среднем лимфоците и особенно в крупном цитоплазмы значительно больше (см. цв. табл. V). Вокруг ядра цитоплазма светлее, чем по периферии, где она резко базофильна. Базофилия цитоплазмы обусловлена содержанием рибонуклеопротеидов. Под электронным микроскопом в цитоплазме обнаружены цитоплазматическая сеть, митохондрии овальной формы, рибосомы, вакуоли. Лимфоциты, находящиеся в кровеносном русле, способны делиться. Присутствие фермента липазы указывает на то, что лимфоциты имеют отношение к обмену жиров; кроме того, они, видимо, способны образовывать иммунные тела. Подвижность их невелика. В тканях лимфоциты могут превращаться в макрофаги, которые поглощают не только микроорганизмы, но и отмершие ткани. Г. К. Хрущев считает, что лимфоциты участвуют в образовании трефонов — веществ, при участии которых клетки строят цитоплазму.

Моноцитов в крови всех животных относительно мало. В крови рогатого скота количество их в норме не превышает 5%. Цитоплазма моноцитов

красится слабобазофильно. Электронной микроскопией установлено, что в цитоплазме митохондрии имеют овальную форму, мельче по размерам, чем в лимфоцитах, но более многочисленны. Остальные органеллы не имеют заметных особенностей. Ядро крупное, бобовидное, слабо окрашивается. Моноциты обладают амебовидной подвижностью и высокой способностью к фагоцитозу (макрофаги), который осуществляется в кровеносном русле, но особенно активно в тканях различных органов, куда моноциты мигрируют. Они поглощают остатки отмерших клеток, бактериальные клетки и инородные частички. Моноциты способны также образовывать протеолитические ферменты.

Лейкоцитарная формула — количество разных видов лейкоцитов, выраженное в процентах от их общего числа. Так как характер лейкоцитарной формулы изменяется в зависимости от состояния организма, то она приобретает большое значение для суждения о происходящих в теле животного процессах и используется с целью диагностики различных заболеваний.

Кровяные пластинки в свежей крови имеют вид мельчайших бесцветных телец (1—2 мкм) округлой, овальной и веретеновидной формы. Это отделившиеся от гигантских клеток костного мозга (мегакариоцит) фрагменты цитоплазмы. Обычно в препарате они располагаются группами. Каждая кровяная пластинка состоит из хромомера — зернистой центральной части и гиаломера — гомогенной периферической части. Электронной микроскопией в хромомере обнаружены митохондрии, вакуоли, мембраны цитоплазматической сети. В специальной литературе различают пять видов кровяных пластинок: юные, зрелые, старые, дегенеративные, гигантские. В 1 см³ крови их в среднем содержится 300 000. Кровяные пластинки принимают участие в свертывании крови, вызывая при ранении сосудов выпадение нитей фибрина из плазмы крови. У птиц эту роль выполняют настоящие клетки — тромбоциты. **Плазма крови** — вязкая жидкость слегка желтоватого цвета. Содержит свыше 90% воды. Сухой остаток ее состоит главным образом из белков, а также органических соединений и минеральных веществ. Содержание последних определяет величину осмотического давления крови, которое у млекопитающих равно давлению 0,9%-ного раствора поваренной соли. Среди белков крови основное значение имеют альбумин, глобулин, а также фибриноген; последний при воздействии фермента тромбина превращается в фибрин. Фибрин выпадает в осадок в виде кристаллов, которые участвуют в образовании сгустка, закрывающего отверстие раны. В сыворотке крови могут содержаться антитела, возникающие при попадании в организм чужеродных белков, а также врожденные антитела. Плазма крови имеет pH около 7,36.

Кровь как интерьерный показатель. Кровь, являясь внутренней средой для всех органов и тканей, наиболее полно отражает в себе разнообразные физиологические процессы, происходящие в организме. Ее морфологические и биохимические свойства у животных разных видов различны: в пределах одного вида животных состав крови зависит от породы, пола, возраста, физиологического состояния животного, продуктивности, ухода и содержания. Видовые особенности крови отражают, очевидно, условия, в которых живет вид. Так, у животных, обитающих в водной среде, то есть при недостатке кислорода, в крови содержится больше гемоглобина и эритроцитов, чем у наземных млекопитающих (Коржуев и Булатова). Из сельскохозяйственных животных наибольшее количество эритроцитов в крови овцы и козы, далее идут чистокровные верховые лошади, верблюды, кролики и, наконец, крупный рогатый скот (Х. Ф. Кушнер). Установлены породные различия в крови различных животных. Так, у чистокровных скаковых ло-

шадей число эритроцитов, объем их, количество гемоглобина выше, чем у рысистых, а у последних выше, чем у тяжеловозов. Вместе с тем у быстроаллюрных лошадей больше нейтрофилов и меньше эозинофилов и лимфоцитов, чем у шаговых. Половые различия сказываются в том, что у мужских особей число эритроцитов выше, они мельче и больше насыщены гемоглобином, чем у самок.

Морфология крови связана со скоростью передвижения и продуктивностью сельскохозяйственных животных. По мере раздоя и повышения молочной продуктивности в крови коров возрастает число эритроцитов и процент гемоглобина (И. С. Токин). Среди лошадей быстрых аллюров особи с максимально выраженной способностью к бегу имеют увеличенный относительный объем, диаметр и число эритроцитов, а также количество гемоглобина (Х. Ф. Кушнер). Установлено, что у крупного рогатого скота с возрастом увеличивается размер эритроцитов. Изменение интенсивности роста сопровождается соответствующими изменениями количества форменных элементов и гемоглобина в крови (К. А. Анохин). Общее число лейкоцитов в крови коров с возрастом уменьшается, однако число нейтрофилов увеличивается особенно к моменту отела; ко времени же полового созревания возрастает количество эозинофилов (И. С. Токин). У новорожденных телят в крови преобладают нейтрофилы, а к 30-му дню, наоборот, нейтрофилов становится меньше и резко превалируют лимфоциты (А. М. Лоскутова). По исследованию В. Н. Никитина, у крупного рогатого скота и свиней общее количество белой крови с возрастом меняется мало, но изменяются процентные отношения отдельных видов лейкоцитов. Так, до года наблюдается уменьшение количества эозинофилов, затем количество их сильно возрастает и сохраняется на этом уровне в последующие годы. Количество нейтрофилов в первые три месяца после рождения резко падает, а затем медленно увеличивается. Изменения числа лимфоцитов обратны изменениям нейтрофилов. На морфологический состав крови сильное влияние оказывают содержание и кормление. Например, при однообразном кормлении гусей и уток в их крови понижается количество лимфоцитов, количество же эритроцитов и гемоглобина не изменяется. При тренировке у лошадей увеличивается размер эритроцитов.

ЛИМФА

Кровеносная система является замкнутой, поэтому кровь нигде непосредственно не соприкасается с тканями. Питательные вещества и кислород из кровеносных сосудов передаются тканям через лимфу (lympha — чистая вода, влага). Через нее же продукты жизнедеятельности тканей и органов поступают в кровь.

Таким образом, лимфа является посредником между кровью и тканевыми элементами всех органов.

Лимфа представляет собой жидкость различного состава в зависимости от того, притекает ли она к органу или оттекает от него. Притекающая лимфа образуется за счет плазмы крови, проникающей через стенки кровеносных капилляров. Эта лимфа богата необходимыми для жизнедеятельности тканей веществами. В лимфе, оттекающей от органа, находится большое количество продуктов его жизнедеятельности. Некоторые из них, например продукты белкового обмена, ядовиты. Оттекающая лимфа в конце концов вливается в кровеносное русло. Попадая с кровью в печень, ядовитые продукты белкового обмена синтезируются здесь в безвредную мочевину, которая вместе с другими продуктами жизнедеятельности тканей выводится из организма. Как и в крови, в лимфе различают форменные элементы и плазму. Формен-

ные элементы представлены главным образом лимфоцитами, которыми лимфа обогащается при прохождении через лимфатические узлы. По химическому составу плазма лимфы близка к плазме крови, но содержит меньше белка. Среди фракций белка альбумин преобладает над глобулином. Плазма содержит также простые сахара, нейтральные жиры, растворы минеральных солей NaCl, Na_2CO_3 и т. д.

СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ

Соединительная ткань подразделяется на три вида: собственно соединительную, хрящевую и костную. Выполняет она несколько функций: 1) трофическую, так как участвует в переносе питательных веществ из крови к другим тканям и наоборот; 2) защитную, благодаря деятельности фагоцитов и выработке иммунных тел; 3) пластическую, выражающуюся в активном участии в процессах регенерации, заживления ран; 4) механическую, так как образует строму многих органов и формирует скелет; 5) соединительная ткань с особыми свойствами (ретикулярная) принимает участие в функции кроветворения.

Собственно соединительная ткань

Собственно соединительную ткань также делят на несколько разновидностей (см. схему на стр. 100), однако не всегда можно провести четкую грань между ними, так как разные виды соединительной ткани связаны между собой переходными формами.

Соединительная ткань с особыми свойствами. **Ретикулярная ткань** состоит из ретикулярных клеток (ретикулоцитов) и ретикулярных волокон(рис. 50). Ретикулярные клетки отростчатые, со светлой цитоплазмой и овальным ядром. Ретикулярные, или аргирофильные (так как обнаруживаются при импрегнации серебром), волокна располагаются в виде сети или решетки (ретикулума) и при этом ветвятся и сливаются друг с другом. Клетки, плотно соединяясь между собой длинными отростками, также образуют сеткоподобную массу, которая вместе с сетью ретикулярных волокон составляет остов (строму) кроветворных органов (костного мозга, лимфатических узлов, селезенки). Ретикулоциты способны выделяться из клеточной сети и дифференцироваться либо в макрофаги, либо в кроветворные клетки. Таким образом, основными функциями ретикулярной ткани является кроветворная и защитная.

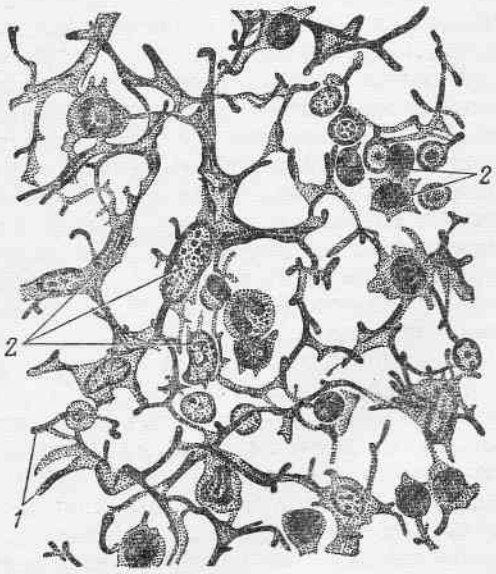


Рис. 50. Ретикулярная ткань:
1 — ретикулярные волокна; *2* — ретикулярные клетки.

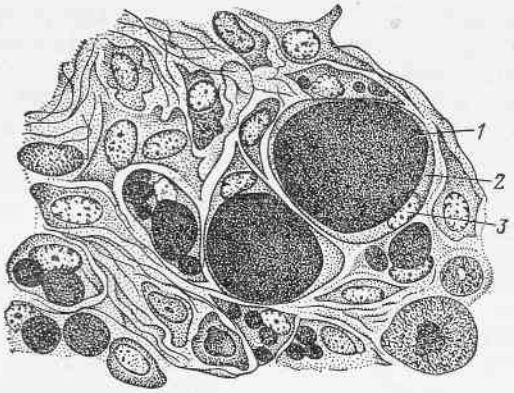


Рис. 51. Образование жировых клеток в рыхлой соединительной ткани:
1 — жир; *2* — цитоплазма; *3* — ядро.

Жировая ткань (белая и бурая) представляет собой комплекс жировых клеток, отделенных друг от друга прослойками рыхлой соединительной ткани.

Белая жировая ткань (рис. 51) находится под кожей. Жировые клетки образуются из ретикулярных и адвентициальных клеток. При голодании эти клетки превращаются в веретеновидные, которые затем вновь накапливают жир. Для клеток данной ткани характерно крайне слабое развитие зернистой цитоплазматической сети и пластинчатого комплекса, что связано с незначительным синтезом белков. При распаде жиров высвобождается большое количество воды и выделяется энергия. Поэтому белая жировая ткань играет роль депо энергетических соединений и воды.

Бурая жировая ткань встречается у новорожденных животных, у грызунов и у животных, впадающих в спячку. Клетки этой ткани небольшие, с мелкокапельными жировыми включениями и большим количеством митохондрий. Эта ткань, как показали исследования, играет большую роль в терморегуляции организма.

Рыхлая волокнистая неоформленная соединительная ткань состоит из большого количества разнообразных клеточных элементов и межклеточного вещества (рис. 52). Эта ткань очень распространена в организме. Она сопровождает кровеносные сосуды, образует адвентициальные оболочки и строму многих компактных органов, кроме того, выполняет все функции, присущие соединительной ткани. В соответствии с тем, какая функция преобладает в данном участке рыхлой соединительной ткани, в ней наибольшего развития достигают то одни, то другие гистологические элементы. В местах, где соединительная ткань выполняет главным образом опорную функцию, в составе ее преобладает промежуточное вещество с сильно развитыми волокнистыми структурами. Защитная функция соединительной ткани связана с преобладанием в ней клеток.

Основные клеточные элементы — это фибробласты, гистиоциты и ретикулярные клетки. Клетками собственно соединительной ткани являются также жировые, тучные, плазматические и пигментные клетки. В рыхлой соединительной ткани часто встречаются и различные виды лейкоцитов.

Фибробласты — плоские, веретеновидные или отростчатые клетки. Цитоплазма их делится на два слоя: наружный — эктоплазму и внутренний — эндоплазму. Эндоплазма имеет мелкую зернистость, в ней расположены органеллы клетки. Эктоплазма прозрачна и без резких границ переходит в промежуточное вещество соединительной ткани. Фибробласты ответственны за развитие промежуточного вещества соединительной ткани с его волокнистыми структурами. Это и дало повод назвать клетки фибробластами, что в переводе означает волокнообразователи. Ядро у фибробластов крупное, слабокрасящееся, с хорошо выраженными ядрышками и диффуз-

но рассеянным хроматином. При дифференцировке фибробластов происходит уменьшение цитоплазмы и они превращаются в *фиброциты*.

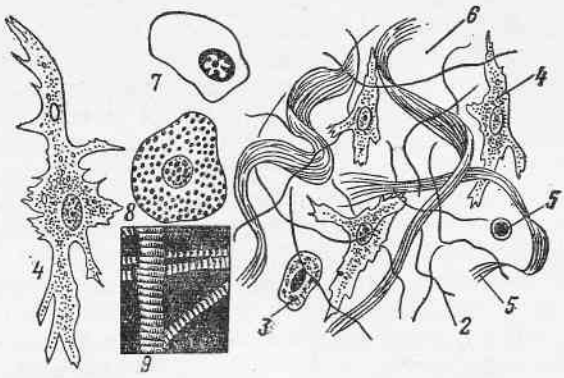


Рис. 52. Рыхлая соединительная ткань:

1 — пучок коллагеновых волокон; *2* — эластические волокна; *3* — гистиоцит; *4* — фибробласт; *5* — лимфоцит; *6* — аморфное вещество; *7* — плазматическая клетка; *8* — тучная клетка; *9* — коллагеновые волокна под электронным микроскопом.

Гистиоциты, или блуждающие клетки, всегда резко очерчены, цитоплазма их красится более интенсивно и часто содержит вакуоли, ядро плотное, с большим количеством хроматина, образующего довольно крупные глыбки. В цитоплазме гистиоцитов обнаруживают обычный набор органелл (пластинчатый комплекс, цитоплазматическая сеть, митохондрии). Отличительная особенность этих клеток — наличие большого количества лизосом, содержащих гидролитические ферменты. Это объясняется защитной функцией гистиоцитов: они поглощают и гидролизуют коллоидные и другие частички, проникшие в организм. При воспалительных процессах гистиоциты способны перемещаться к месту воспаления, где они становятся активными фагоцитами, пожирая отмершие ткани и клетки, обеспечивая тем самым обновление и перестройку ткани. Кроме того, они принимают участие в обмене веществ.

В различных участках рыхлой соединительной ткани находятся *ретикулярные, адвентициальные* и другие малодифференцированные клетки, которые являются камбием, и развиваясь, могут дать различные клеточные формы соединительной ткани.

Жировые клетки (липоциты) крупные, шаровидной формы, почти всю цитоплазму их занимают жировые капли, пластинчатый комплекс и цитоплазматическая сеть развиты слабо. Ядро сильно сдавлено и оттеснено к периферии. При большом скоплении жировые клетки образуют жировую ткань.

Пигментные клетки подвижные, изменчивой формы, но чаще веретенообразные или отростчатые. В цитоплазме их содержится большое количество зерен пигмента. Эти клетки обусловливают окраску покровов (ткани сосудистой и радужной оболочек глаза, мошонки и вымени некоторых животных), а также, поглощая тепловые лучи, могут влиять на теплообмен (особенно у пойкилотермных животных).

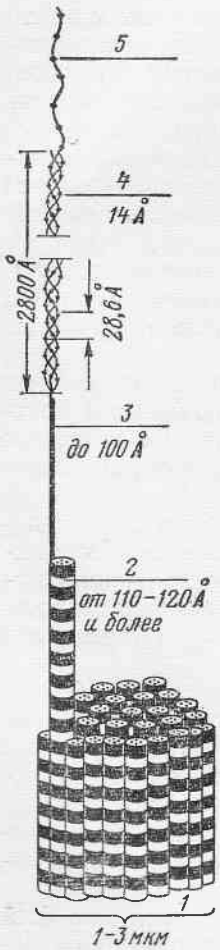
Вблизи кровеносных капилляров, в собственном слое слизистой оболочки кишечника, в интерстициальной ткани желез встречаются *тучные клетки* (лаброциты). Это крупные клетки неправильно овальной формы с небольшим ядром и очень большим количеством базофильных зерен, содержащих гепарин — биологически активное вещество, препятствующее свертыванию крови. В последнее время пришли к выводу, что тучные клетки регулируют состав промежуточного вещества вблизи своего местонахождения.

В местах, где отмечают скопление фагоцитарных элементов, по всей вероятности, образуются *плазматические клетки* (плазмоциты). Они до-

вольно мелкие, овальные или округлые, с резко базофильной цитоплазмой. Круглое ядро с крупными радиальными глыбками хроматина расположено эксцентрично. Отличительная особенность этих клеток — чрезвычайно сильное развитие гранулярной цитоплазматической сети и большое количество свободных рибосом, что и обусловливает базофилию клетки. Слабобазофильным является лишь участок цитоплазмы («дворик»), где находится центросома и пластинчатый комплекс. Такое субмикроскопическое строение плазмоцитов связано с их функцией — выработкой специфических белков — иммуноглобулинов (антител), благодаря чему клетки играют важнейшую роль в выработке иммунитета (невосприимчивости животных к заболеваниям).

Промежуточное (межклеточное) вещество рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани состоит из коллагеновых, эластических и ретикулярных волокон, а также основного аморфного вещества.

Коллагеновые волокна имеют сложную структуру (рис. 53), которая обеспечивает их нерастяжимость и большую прочность: 6 кг/мм². В зависимости от количества фибрилл эти волокна могут быть разной толщины, но они никогда не анастомозируют друг с другом. При разваривании и под действием слабых щелочей и кислот волокна набухают и дают клей (colla —клей, genesis — возникновение). Образование коллагеновых волокон проходит в несколько стадий: 1) синтез коллагенового волокна (тропоколлагена) в клетке (в фибробласте); 2) секреция тропоколлагена в межклеточную среду и первые этапы формирования коллагеновых волокон в непосредственной близости от клеточной поверхности; 3) дальнейший рост коллагеновых фибрилл с оседанием тропоколлагена на ранее образованных волоконцах; 4) усиление химических связей в тропоколлагене, приводящее к образованию нерастворимых коллагеновых волокон.



Эластические волокна обладают свойствами, противоположными коллагеновым. Они сильно преломляют свет, всегда в большей или меньшей степени ветвятся и анастомозируют друг с другом, образуя при этом широкопетлистую сеть. Под электронным микроскопом они не обнаруживают поперечной исчерченности. Это говорит о беспорядочной ориентации молекул, благодаря чему эти волокна чрезвычайно легко растягиваются, но обладают малой прочностью (0,06 кг/мм²). Состоят они из эластина, представляющего собой альбумоид, содержащий серу. Эластин не разваривается и не изменяется при действии слабых кислот и щелочей. В некоторых местах эластин образует не волокна, а пластинки с отверстиями (в стенках кровеносных сосудов) или представлен в виде отдельных зерен. Сочетание эластических

Рис. 53. Схема строения коллагенового волокна:

1 — коллагеновое волокно; *2* — фибрилла минимальной толщины, у которой еще видна поперечная исчерченность; *3* — протофибрилла; *4* — молекула коллагена; *5* — полипептидная цепочка молекулы коллагена.

и коллагеновых волокон, имеющих прямо противоположные свойства, в составе единой соединительной ткани приводит к тому, что она обладает одновременно и прочностью, и эластичностью, причем в одних местах тела преобладает одно, в других другое из этих качеств.

Ретикулярные (или аргирофильные) *волокна* реже встречаются в рыхлой соединительной ткани. Они входят в состав стромы лимфоузлов, селезенки, костного мозга и др. По химическому составу аргирофильные волокна близки, но не идентичны коллагену.

Основное аморфное вещество — однородная то более, то менее плотная масса, содержащая большое количество мукополисахаридов, продуцируемых фибробластами, особенно у молодых животных. Около сосудов, жировых прослоек и в ретикулярной ткани основного вещества мало, а на границе с тканями другого происхождения, например с эпителием, много. В этих участках аморфное вещество вместе с ретикулярными волокнами образует базальные мембраны. Состояние аморфного вещества может меняться от жидкого до желеобразного в зависимости от различных условий (под влиянием бактерий, гормональных расстройств, нарушений обмена веществ).

Плотная соединительная волокнистая ткань характеризуется сильным развитием волокнистых структур, придающих ей большую плотность и прочность. Различают неоформленную и оформленную (фиброзная и эластическая) плотные соединительные ткани.

В *плотной неоформленной соединительной ткани* коллагеновые и эластические волокна тесно прилегают друг к другу, но располагаются они беспорядочно, образуя подобие густого войлока. Аморфного вещества мало; из клеток обычно присутствуют фибробласты и фиброциты, сильно сплюснутые окружающими их волокнами. Эта ткань выполняет в основном механическую функцию. Из нее состоит сетчатый слой кожи, соединительная ткань оболочек, покрывающих суставы и некоторые внутренние органы (рис. 55).

Плотная оформленная соединительная ткань фиброзного типа отличается от неоформленной упорядоченностью расположения волокон (рис. 54). Главная масса промежуточного вещества образована пучками коллагеновых волокон (пучки I порядка), которые обычно располагаются по направлению силы, действующей на ткань, и разграничиваются фиброцитами. Группы пучков I порядка окутываются рыхлой соединительной тканью, пронизанной сосудами и нервами, и получаются пучки II порядка. Последние, в свою очередь, объединяясь, образуют пучки III порядка и т. д. В результате ткань и приобретает упорядоченность в расположении морфологических элементов. Эластических волокон и аморфного вещества здесь очень мало. Данная ткань встречается в сухожилиях, связках, фасциях, апоневрозах.

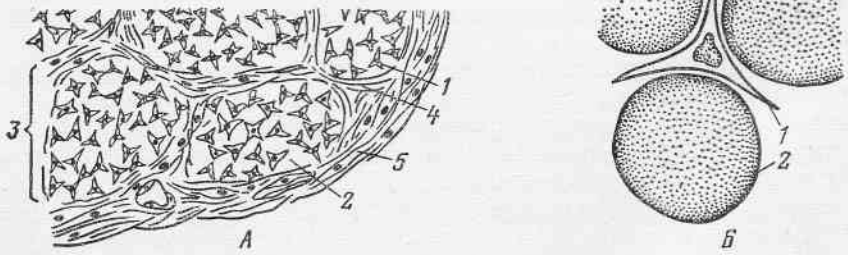


Рис. 54. Схема строения плотной оформленной волокнистой соединительной ткани:
А — поперечный срез ткани: *1* — фиброциты; *2* — пучок I порядка; *3* — пучок II порядка; *4* — прослойка рыхлой соединительной ткани, разделяющая пучки II порядка; *5* — прослойка рыхлой соединительной ткани, покрывающая сухожилие (перитенонний); *Б* — поперечный срез пучков I порядка.



Рис. 55. Плотная соединительная ткань кожи:

1 — коллагеновые пучки; *2* — ядро фиброцита; *3* — прослойка рыхлой соединительной ткани с кровеносными сосудами и нервами.

Плотная эластическая соединительная ткань отличается от фиброзной тем, что в ее промежуточном веществе преобладают очень толстые эластические волокна. Лежат они параллельно друг другу, но, как и в рыхлой соединительной ткани, анастомозируют друг с другом, благодаря чему образуется сильно развитая сеть эластических волокон. Так как эластические волокна имеют желтоватый оттенок, то и связки, построенные из эластической ткани, тоже желтой окраски (выйная, междуговые связки позвоночника). Главная клеточная форма этой ткани — фиброцит. Рыхлая соединительная ткань окутывает каждое волокно, образуя вокруг него нежный футляр. Пучкового строения эта ткань не имеет.

Хрящевая ткань

Хрящевая ткань играет опорную роль. Она работает не на растяжение, как плотная соединительная ткань, а благодаря внутреннему напряжению хорошо сопротивляется сдавливанию. Эта ткань составляет основу гортани и бронхов, служит для неподвижного соединения костей, образуя синхондрозы. Покрывая суставные поверхности костей, смягчает движение в суставах. Хрящевая ткань довольно плотная и вместе с тем достаточно эластичная. Промежуточное вещество ее богато плотным аморфным веществом. Развивается хрящ из мезенхимы. На месте будущего хряща мезенхимные клетки усиленно размножаются, отростки их укорачиваются и клетки тесно соприкасаются друг с другом. Затем появляется промежуточное вещество, благодаря чему в зачатке отчетливо просматриваются одноядерные участки, которые являются первичными хрящевыми клетками — *хондробластами*. Они размножаются и дают все новые массы промежуточного вещества.

Количество последнего начинает преобладать над массой клеток. Темп размножения хрящевых клеток к этому времени замедляется, и они вследствие большого количества промежуточного вещества оказываются далеко отодвинутыми друг от друга. Вскоре клетки утрачивают способность делиться митозом, но еще сохраняют способность делиться амитотически. Однако теперь дочерние клетки далеко не расходятся, так как окружающее их промежуточное вещество уплотнилось. Поэтому хрящевые клетки располагаются в массе основного вещества группами по 2—5 и более клеток. Все они происходят от одной начальной клетки. Такую группу клеток называют изогенной (isos — равный, одинаковый, genesis — возникновение). Клетки

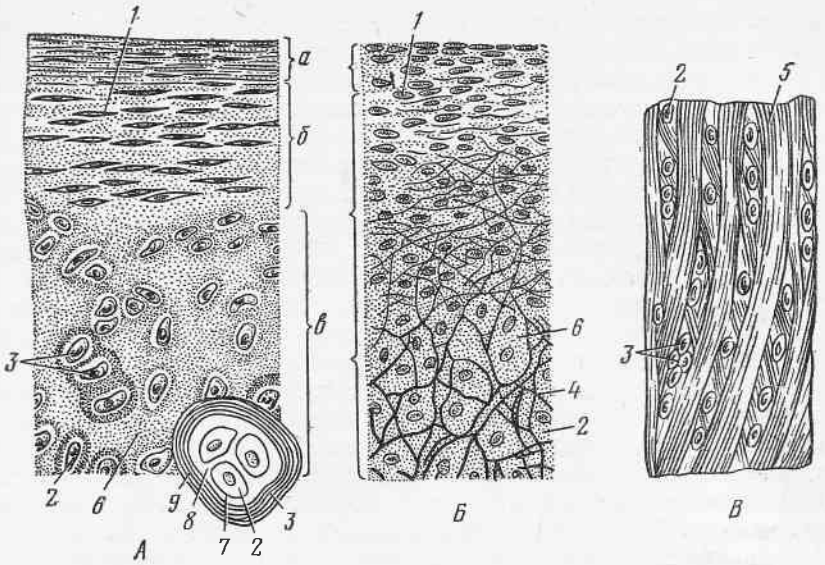


Рис. 56. Различные виды хряща:

А — гиалиновый хрящ трахеи; *Б* — эластический хрящ ушной раковины теленка; *В* — волокнистый хрящ межпозвоночного диска теленка; *а* — надхрящница; *б* — хрящ; *в* — более старый участок хряща; *1* — хондробласт; *2* — хондроцит; *3* — изогенная группа хондроцитов; *4* — эластические волокна; *5* — пучки коллагеновых волокон; *6* — основное вещество; *7* — капсула хондроцита; *8* — базофильная и *9* — оксифильная зона основного вещества вокруг изогенной группы.

изогенной группы не делятся митозом, дают мало промежуточного вещества несколько иного химического состава, которое образует вокруг отдельных клеток хрящевые капсулы, а вокруг изогенной группы — *поля*. Хрящевая капсула, как выявлено электронной микроскопией, образована тонкими фибриллами, концентрически расположенными вокруг клетки.

Таким образом, вначале развитие хряща сопровождается ростом всей массы хряща изнутри. Позже наиболее старый участок хряща, где не размножаются клетки и не образуется промежуточное вещество, перестает увеличиваться в размере, а хрящевые клетки даже дегенерируют. Однако рост хряща в целом не прекращается. Вокруг устаревшего хряща из окружающей мезенхимы обособляется слой клеток, которые становятся хондробластами. Они выделяют вокруг себя промежуточное вещество хряща и постепенно им замуровываются. Вскоре хондробласты теряют способность делиться митозом, меньше образуют промежуточного вещества и становятся *хондроцитами*. На образовавшийся таким путем слой хряща за счет окружающей мезенхимы наслаиваются все новые и новые слои его. Следовательно, хрящ растет не только изнутри, но и снаружи.

У млекопитающих различают: гиалиновый (стекловидный), эластический и волокнистый хрящ.

Гиалиновый хрящ (рис. 56—*А*) наиболее распространенный, молочно-белого цвета и несколько просвечивает, поэтому его часто называют стекловидным. Он покрывает суставные поверхности всех костей, из него образованы реберные хрящи, хрящи трахеи и некоторые хрящи гортани. Гиалиновый хрящ состоит, как и все ткани внутренней среды, из клеток и промежуточного вещества.

Клетки хряща представлены хондробластами (на разных стадиях дифференцировки) и хондроцитами. Самые молодые хондробласты находятся

в периферических частях хряща. Они веретеновидной формы, лежат параллельно поверхности хряща. В молодых клетках содержатся большое количество РНК, хорошо развитый пластинчатый комплекс, цитоплазматическая сеть, что, по-видимому, связано с их способностью образовывать белковые продукты, поступающие в промежуточное вещество хряща. В зрелых хондробластах имеются протофибриллы — тонкие нити. Предполагают, что это зачатки волокон, которые окончательно формируются в коллагеновые (хондриновые) волокна уже вне клетки. Хондробласты, лежащие в массе хряща, — более старые. Они округлой, треугольной или полуовальной формы. Каждый хондробласт окружен хрящевой капсулой, представляющей собой уплотненный слой промежуточного вещества. В цитоплазме хондробластов содержится много воды и нередко находятся включения жира и гликогена. По мере созревания клеток количество гликогена увеличивается, особенно много его в хондроцитах. Хондробласты делятся амитозом и располагаются либо поодиночке, либо изогенными группами.

Хондроциты являются заключительным звеном в превращении хондробластов. Эти клетки не способны к дальнейшей дифференцировке. Они не делятся и почти не образуют промежуточного вещества. Располагаются в особых полостях. Форма клеток самая разнообразная (круглые, вытянутые— овальные угловатые, дисковидные), и зависит она от состояния промежуточного вещества. Электронно-микроскопическими исследованиями показано, что поверхность клеток не гладкая, она имеет зубчатый контур вследствие образования микроворсинок. Хондроциты в большинстве случаев одноядерные, реже с двумя ядрами. Ядро бедно хроматином, а цитоплазма богата водой.

Промежуточное вещество гиалинового хряща состоит из аморфного вещества и волокон. Главная составная часть *аморфного вещества* — хондромукоид. Это соединение протеинов с хондроитинсерной кислотой. В более старых участках промежуточное вещество содержит и свободную хондроитинсерную кислоту, благодаря чему промежуточное вещество начинает краситься основными красителями, то есть становится базофильным, тогда как в молодых, ближайших к надхрящнице участках хряща и в хрящевых капсулах оно оксифильно. Второй компонент промежуточного вещества—*хондриновые волокна* близки к коллагеновым и при разваривании также дают клей. Волокна придают хрящу прочность. Толщина волокон (фибрилл) у разных животных и различных возрастных групп неодинакова. Наименьший их поперечник равен 60 Å, а наибольший 550. Так как коэффициенты преломления волокон и аморфного вещества близки, то обнаружить волокна можно лишь после специальной обработки хряща. В наружных слоях хряща волокна лежат параллельно поверхности, а в глубоких — более или менее перпендикулярно к ней. В старых участках хряща, а также там, где хрящ испытывает значительную механическую нагрузку, строение промежуточного вещества гиалинового хряща несколько усложняется. В наиболее старых участках хряща наступает полная атрофия клеток, а основное вещество становится непрозрачным и обызвествляется.

Эластический хрящ (*Б*) желтоватого цвета и совершенно непрозрачен. Он очень эластичен, при многократном сгибании вновь принимает первоначальное положение. Эластическими являются хрящи ушной раковины, надгортанника и некоторые хрящи гортани. По своему строению этот хрящ похож на гиалиновый, но в отличие от него в промежуточном веществе эластического хряща, кроме хондриновых, находится большое количество эластических волокон. Изогенных групп в данном хряще меньше.

Волокнистый хрящ (*В*) образует межпозвоночные диски, лонное сращение; он имеется также в месте прикрепления сухожилия и связок к костям.

Отличается от гиалинового хряща сильным развитием коллагеновых волокон, которые образуют пучки, лежащие почти параллельно друг другу, как в сухожилиях. Аморфного вещества в волокнистом хряще меньше, чем в гиалиновом. Округлые светлые клетки волокнистого хряща лежат между волокнами параллельными рядами. В местах, где волокнистый хрящ расположен между гиалиновым хрящом и оформленной плотной соединительной тканью, в его строении наблюдается постепенный переход от одного вида ткани к другому. Так, ближе к соединительной ткани коллагеновые волокна в хряще образуют грубые параллельные пучки, а хрящевые клетки лежат рядами между ними, подобно фиброцитам плотной соединительной ткани. Ближе к гиалиновому хрящу пучки разделяются на отдельные коллагеновые волокна, образующие нежную сеть, а клетки утрачивают правильность расположения.

Костная ткань

Функция костной ткани прежде всего связана с осуществлением механических задач, причем, с одной стороны, костная ткань благодаря своей плотности является надежной *опорой и защитой* для мягких органов и тканей и, с другой стороны, она в силу своей внутренней организации *обеспечивает смягчение* толчков и сотрясений, то есть амортизацию. Кроме того, костная ткань активно участвует в *минеральном обмене*. В сухом веществе костной ткани находится около 60% минеральных веществ, главные из них кальций, фосфор, магний и др. находятся в кости в состоянии подвижного равновесия. Они энергично вымываются из кости в период беременности, у несушки во время яйцекладки, у дойных коров в период лактации. Чтобы этот процесс не перешел границ нормы, зоотехник должен уделять особое внимание минеральному питанию. Минеральные вещества кости участвуют в создании нормальной концентрации минеральных веществ, особенно кальция и фосфора, в крови, чем создается *постоянство внутренней среды организма*.

Наконец, костная ткань неразрывно связана и по развитию, и в процессе функционирования с костным мозгом, в котором или совершается кроветворение (красный костный мозг), или резервируется жир (желтый костный мозг). Сущность этой связи пока не выяснена.

Химически костная ткань состоит из органического и неорганического вещества. Главные органические соединения — это оссеин и оссеомукоид. Оссеин по химическому составу близок к коллагену и также при разваривании дает клей. За счет оссеина построены волокна кости. Оссеомукоид склеивает волокна. Кроме того, имеются эластин, мукопротеид и гликоген. Неорганические вещества главным образом находятся в форме апатита $Ca_{10}(PO_4)_6\ CO_3$. Особенно много в кости кальция (21—25%) и фосфора (9—13%), меньше магния (1%), угольной кислоты (5%) и других элементов. Минеральное вещество кости на электронных микрофотографиях имеет вид игольчатых или пластинчатых частиц, длина которых достигает 1500 Å при толщине 15—75 Å. Размеры кристаллов с возрастом увеличиваются. Соотношение органических и неорганических соединений в костях с возрастом животного изменяется в сторону увеличения количества неорганических веществ. Поэтому кости старых животных становятся ломкими. Если в корме молодых животных мало витамина D или минеральных веществ, животные заболевают рахитом. При рахите нарушается отложение солей в промежуточном веществе кости, и они начинают гнуться под тяжестью своего собственного тела. Соотношение органического и неорганического комплекса определяется также положением кости в скелете. Так, в дистальнее расположенных

костях конечностей компактный слой кости менее минерализован, чем в проксимальных.

Классификация и строение. Известны грубоволокнистая и пластинчатая костная ткани, которые образуют скелет, а также дентин, составляющий основу зубов. Общим для разновидностей скелетной ткани является то, что они, подобно всем опорно-трофическим тканям, состоят из клеток и промежуточного вещества, причем в состав последнего в большом количестве входят минеральные вещества. Клеточные формы костной ткани — остеобласты, остеоциты и остеокласты.

Остеобласты — молодые костные клетки, развиваются из мезенхимы. Они крупные, с эксцентрично расположенным сочным ядром. Форма их в основном цилиндрическая. Остеобласты имеют короткие отростки, которыми они соприкасаются с соседними клетками.

В их цитоплазме сильно развиты цитоплазматическая сеть, пластинчатый комплекс и митохондрии. Это свидетельствует о высокой синтетической активности остеобластов. Считают, что они дают материал для промежуточного вещества кости. Электронная микроскопия подтвердила это предположение. В остеобластах содержится большое количество щелочной фосфатазы, принимающей участие в процессе минерализации.

Остеоциты встречаются в уже сложившейся кости и развиваются из остеобластов. У них сравнительно небольшое тело и многочисленные длинные отростки. Ядро небольшое, плотное; цитоплазматическая сеть, пластинчатый комплекс и митохондрии развиты слабо. Это связано с тем, что остеоциты не способны давать промежуточное вещество. Не наблюдается в них и митозов.

Остеокласты — крупные многоядерные клетки, скорее, представляющие собой симпласт (цитоплазма с многочисленными ядрами). Их размеры достигают 80 и более микрон. Форма клетки весьма разнообразная, что связано с ее активным движением. На теле клеток, со стороны резорбирующейся кости, имеются многочисленные отростки (выросты). Цитоплазма плохо окрашивается, слегка базофильна. В цитоплазме содержатся многочисленные вакуоли, являющиеся, по мнению ряда авторов, лизосомами, лизирующими межклеточное вещество в период перестройки кости.

Промежуточное вещество костной ткани, как и у других опорно-трофических тканей, состоит из аморфного вещества и волокон. Главную массу последних составляют оссеиновые волокна, близкие к коллагеновым. Встречается в кости и небольшое количество эластических волокон.

Грубоволокнистая костная ткань образует скелет у низших позвоночных — рыб и амфибий. У млекопитающих она существует лишь на ранних стадиях внутриутробной жизни, а у взрослого животного — в местах прикрепления сухожилий мышц и связок. В закончившей свое развитие грубоволокнистой кости различают клетки (остеоциты) и элементы промежуточного вещества (аморфное вещество), а также беспорядочно расположенные оссеиновые и небольшое количество эластических волокон. Оссеиновые волокна имеют значительную толщину, так как в их состав входит большое количество фибрилл.

Пластинчатая костная ткань характерна для более высокоорганизованных наземных животных. У млекопитающих из пластинчатой костной ткани состоят все кости скелета. От грубоволокнистой кости пластинчатая кость отличается тем, что клетки, аморфное вещество и особенно оссеиновые волокна расположены в ней упорядоченно, причем последние образуют пластинки. Пластинки вместе с клетками в пластинчатой кости формируют следующие системы: остеоны, вставочные пластинки, генеральные плас-

тинки; у свиней и жвачных хорошо развиты также системы циркулярно-параллельных пластинок.

Строение остеона (рис. 57—*А*). Более или менее в центре остеона имеется *канал остеона*. В нем помещается один или два кровеносных сосуда с окружающей их малодифференцированной тканью.

Стенка каналов состоит из остеоцитов и промежуточного вещества. Последнее формирует, как уже сказано, *костные пластинки* в виде цилиндров, которые как бы вложены один в другой. Число их в зависимости от размера остеона колеблется от нескольких единиц до нескольких десятков. Каждая пластинка состоит из склеенных небольшим количеством аморфного вещества параллельно расположенных и тесно прилегающих друг к другу оссеиновых волокон с отлагающимися на них кристаллами оксиапатита. Если в пределах одной пластинки волокна лежат строго параллельно, то с оссеиновыми волокнами смежных пластинок они образуют угол около 90°. Это напоминает принцип, положенный в основу строения фанеры. Часть оссеиновых волокон переходит из одной пластины в другую, чем обусловливается их плотность. Благодаря этому остеоны обеспечивают прочность костной ткани. Поэтому в местах, подверженных ударной нагрузке, в ткани больше остеонов. Между пластинками находится небольшой слой аморфного вещества, в котором лежат тела остеоцитов, тогда как их отростки пронизывают прилегающие к ним костные пластинки. Промежуточное вещество вокруг тела и отростков клеток несколько изменено и обозначается как капсула клеток. От окружающих структур остеоны отграничены более развитым слоем аморфного вещества, формирующего спайные линии. Остеоны ветвятся, анастомозируют друг с другом, образуя сложную сеть в компактном веществе костей. Они имеют разный размер и округлую форму поперечного сечения.

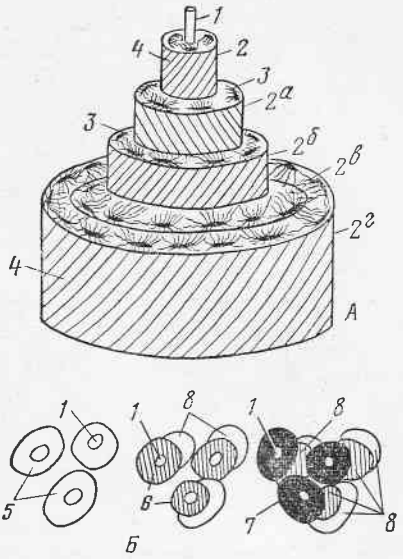
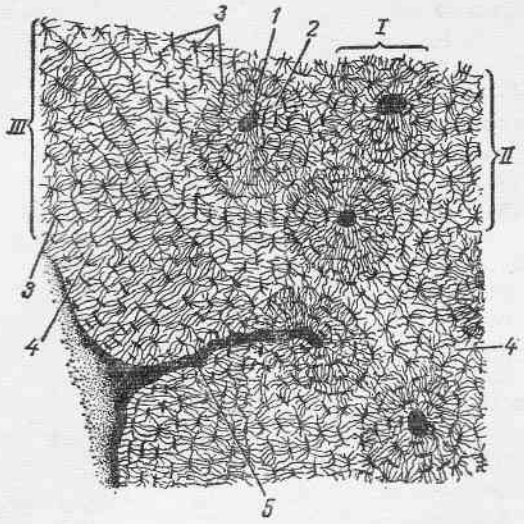


Рис. 57. Общий вид остеона (*А*) и схема последовательной смены трех генераций остеонов (*Б*):

1 — кровеносный сосуд в канале остеона; *2, 2а, 2б* — костные пластинки, имеющие вид цилиндров, срезаны на разных уровнях; *2в, 2г* — то же, но обе пластинки срезаны на одном уровне; *3* — костные клетки с отростками, замурованные в промежуточном веществе; *4* — направление оссеиновых волокон костных пластинок; *5, 6, 7* — остеоны первой, второй и третьей генерации; *8* — вставочные пластинки.

Вставочные пластинки расположены между остеонами и по происхождению являются остатками стенки ранее существовавших остеонов (рис. 57, 58). Поэтому они тоже состоят из пластинок и расположенных между ними тел остеоцитов, отростки которых пронизывают ряд костных пластинок. Однако вставочные пластинки отличаются от остеона тем, что их костные пластинки не образуют полного цилиндра, а являются лишь его фрагментами. Кроме того, вставочные пластинки сильнее минерализованы, более тверды и не содержат кровеносных сосудов. Они придают жесткость костной ткани, и поэтому их больше в середине диафиза, особенно длинных трубчатых костей крупных животных.

Генеральные пластинки опоясывают компактное вещество кости снаружи (наружные генеральные пластинки) и со стороны мозговой



Рим. 58. Участок пластинчатой костной ткани на поперечном разрезе:

I — остеон; *1* — кровеносный сосуд в канале остеона; *2* — костные пластинки остеона; *3* — остеоны с отростками; *II* — вставочные пластинки; *4* — костные пластинки вставочной и генеральной пластинки; *III* — внутренняя генеральная пластинка; *5* — питательный канал, пронизывающий ее.

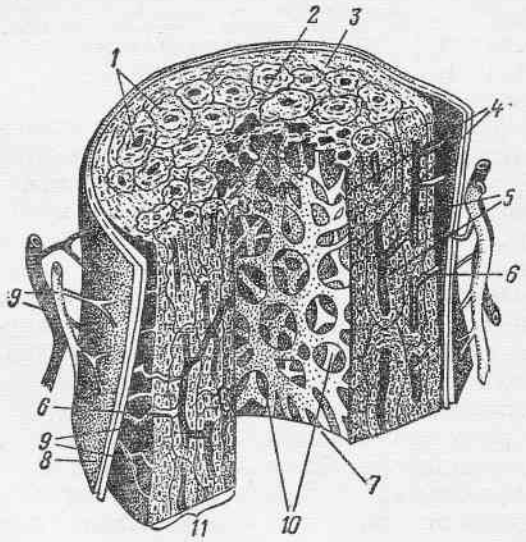


Рис. 59. Схематическое изображение компактного вещества, вырезанного из диафиза трубчатой кости:

1 — остеоны; *2* — вставочные пластинки; *3* — наружные и *4* — внутренние генеральные пластинки; *5* — каналы остеонов в продольном разрезе; *6* — питательный канал; *7* — костномозговая полость; *8* — надкостница; *9* — кровеносные сосуды; *10* — губчатое вещество; *11* — компактное вещество.

полости трубчатых костей (внутренние генеральные пластинки) (рис. 58, 59). Они также состоят из костных пластинок, чередующихся с рядами тел остеоцитов. Но эти пластинки охватывают если не целиком, то бóльшую часть поверхности всей кости снаружи или изнутри. Генеральные пластинки пронизаны питательными каналами (рис. 58—*5*), которые не имеют собственной стенки.

В них из надкостницы проходят сосуды, сообщающиеся с сосудами каналов остеонов.

Циркулярно - параллельные структуры напоминают генеральные пластинки, они отделены друг от друга циркулярными каналами и пронизаны системой более или менее коротких радиальных каналов. Это наиболее минерализованные и твердые образования. Чаще всего они располагаются в наружных слоях компактного вещества трубчатых костей. Иногда в массе этих структур имеются плохо выраженные остеоны.

Развивается костная ткань из мезенхимы. Мезенхимные клетки, претерпевая ряд превращений, становятся остеобластами.

Они вырабатывают материал, формирующий промежуточное вещество, в частности оссеиновые волокна кости. В организме млекопитающих вначале образуется грубоволокнистая костная ткань, на более поздних стадиях онтогенеза она заменяется пластинчатой, причем формируются остеоны, а после частичного разрушения их при перестройке кости образуются вставочные пластинки.

При *развитии остеона* остеобласты выделяют промежуточное вещество, главным образом

в сторону кровеносного сосуда. Вследствие этого вокруг сосуда формируется цилиндрической формы костная пластинка из тесно расположенных друг около друга оссеиновых волокон. Новый слой остеобластов образует вторую костную пластинку, и его главной составной части — оссеомукоида в костных пластинках мало. К наружной поверхности костной пластинки прилегает образованный теми же остеобластами слой промежуточного вещества, который богаче оссеомукоидом, но беднее волокнами и называется спайной линией. В ней замуровываются остеобласты, постепенно утрачивающие способность давать промежуточное вещество и превращающиеся в остеоциты. В костях различных животных и в разных костях одного животного размер, количество остеонов и число костных пластинок в них колеблются. А. А. Малигонов и Беднягин установили, что у коров симментальской породы кости на единицу площади среза имеют большее число, хотя и более мелких, остеонов, чем кости кубанского скота. Авторы связывают это отличие с большей скороспелостью симментальского скота. Рядом исследований установлено, что чем больше в кости остеонов, тем она лучше противостоит нагрузке. Наши исследования показали, что у копытных число остеонов в проксимальных звеньях конечностей минимально, тогда как в дистальных (нижних) звеньях количество их возрастает. Форма поперечного сечения остеонов различных костей несколько отлична, но в общем она более или менее округлая.

Образование и строение вставочных пластинок. Раз образовавшиеся первичные остеоны не остаются неизменными в течение всей жизни животного. Микроструктура кости изменяется в зависимости от условий функционирования, например от нагрузки. При этом старые остеоны разрушаются, и из мезенхимы строятся новые остеоны, размер, форма и расположение которых оказываются иными. Разрушение старых остеонов совершается благодаря деятельности другой, крайне характерной для кости клеточной формы— остеокласта. Они разрушают остеоны, но лишь частично, в результате появляется полость (лакуна). Вслед за этим из недифференцированной ткани образуются остеобласты, располагающиеся по стенкам этой полости. Благодаря их деятельности возникает первая (считая с периферии) костная пластинка, а за счет деятельности новых генераций остеобластов образуются последующие пластинки остеона, располагающиеся все ближе и ближе к его центру. Вновь возникший таким образом остеон оказывается примыкающим к остаткам прежнего остеона. Эти остатки и являются вставочными системами. Из пути их возникновения ясно, что они построены так же, как и стенка остеона.

Сформированная костная ткань является самой прочной, она уступает лишь эмали зубов.

Развитие трубчатой кости. Выше описан процесс развития костной ткани, которая всегда развивается из мезенхимы. Из костной и других тканей строится орган, который называется костью. В процессе развития кости как органа имеются свои закономерности. Особенно хорошо они изучены для трубчатых костей скелета. Большинство костей скелета млекопитающих при своем развитии проходит три стадии: соединительнотканную, хрящевую и костную. Только покровные кости черепа и ключица развиваются на месте соединительной ткани, минуя хрящевую стадию. Развитие хряща на месте соединительнотканного зачатка совершается за счет мезенхимной ткани. Развитие кости на месте хряща также происходит за счет мезенхимы. Однако хрящевая ткань оказывает существенное влияние на остеогенез. При развитии кости на месте хряща вначале образуется грубоволокнистая кость, позже замещающаяся пластинчатой. На стадии хрящевого зачатка форма бу-

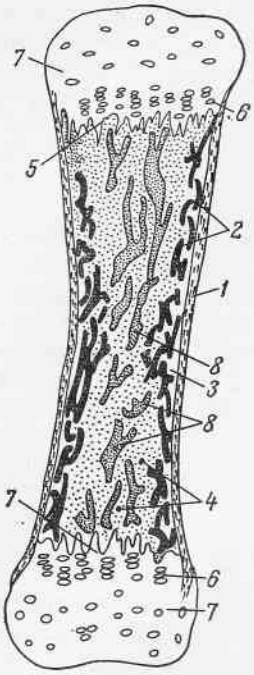


Рис. 60. Кость, развивающаяся на месте хряща:

1 — надкостница; *2* — перихондральная манжетка; *3* — поры в ней, занятые врастающей мезенхимой; *4* — мезенхима, заполняющая полость, которая образуется после разрушения хряща; *5* — зона обызвествления и разрушения хряща; *6* — зона «монетных столбиков»; *7* — неизмененный хрящ; *8* — энхондральная кость.

дущей кости обрисовывается уже достаточно отчетливо. Хрящевой зачаток со всех сторон покрыт надхрящницей, в которой имеются камбиальные клеточные элементы и проходят кровеносные сосуды и нервы. За счет недифференцированных клеточных элементов надхрящницы осуществляется рост хряща.

Процесс окостенения начинается в средней части диафиза. В этом месте со стороны надхрящницы обособляется слой клеток, превращающихся в остеобласты, которые строят грубоволокнистую кость. В результате вокруг средней части диафиза образуется *костная манжетка* из грубоволокнистой кости. Так как манжетка развивается путем наслоения с периферии, то кость получила название *перихондральной* (рис. 60). После образования костной манжетки в хряще бурно развиваются процессы перестройки и в его клетках концентрируется большое количество гликогена. Основное вещество хряща разрушается и служит, вероятно, источником фосфата, который позже, при обызвествлении, вместе с кальцием образует апатит костной ткани. Через поры манжетки в хрящ врастают кровеносные сосуды и мезенхима. Сюда же поступают полисахариды, освобождающиеся из хрящевых клеток. Есть основание предполагать, что это один из факторов, вызывающих превращение мезенхимы в остеогенную ткань. При этом часть клеток мезенхимы превращается в два типичных для костной ткани вида клеток: остеобласты (костеобразователи) и остеокласты (костеразрушители).

Остеокласты разрушают обызвествленный хрящ, и на его месте образуется первичная костная полость. Она заполняется мезенхимой, остеобластами, обломками хряща и кровеносными сосудами. *Остеобласты* оседают вокруг обломков хряща и начинают строить кость. В соответствии с формой обломков хряща образующаяся кость имеет характер губки. Губчатое вещество кости вначале заполняет всю среднюю часть (диафиз) зачатка кости.

В отличие от манжетки, которая наслаивалась снаружи, эта кость развивается изнутри—*энхондральная кость*. Внутри каждой перекладины энхондральной кости остаются участки хряща. Перихондральная костная манжетка в середине диафиза будущей кости утолщается и разрастается по направлению к обоим концам (эпифизам) будущей кости. По мере того как она покрывает хрящевой зачаток, все бóльшая и бóльшая часть хряща замещается губчатой костью. В результате количество энхондральной губчатой кости увеличивается. Ближе к эпифизам, в том месте, где манжетка тонка, еще происходит усиленный рост хряща в длину, а в толщину он уже не растет. Таких зон усиленного роста хряща две: вверху и внизу. Каждая из этих зон граничит с одной стороны с хрящом эпифиза, а с другой стороны — с энхондральной костью диафиза.

В силу того что в этих зонах хрящ растет только в направлении длинной оси зачатка, хрящевые клетки расходятся друг от друга только в продоль-

ном направлении, располагаясь правильными рядами в виде «монетных столбиков». Зона монетных столбиков со стороны диафиза постепенно разрушается, причем хрящевые клетки набухают и вакуолизируются, а промежуточное вещество его обызвествляется. Этот измененный хрящ со стороны диафиза разрушается остеокластами, и на месте разрушенных участков создается энхондральная кость. Гистохимическим и электронно-микроскопическим методами удалось показать, что некоторые вещества разрушающегося хряща используются при построении энхондральной кости. Таким образом, предсуществование и разрушение хряща есть условие развития кости. Со стороны проксимального и дистального эпифизов слой монетных столбиков непрерывно нарастает, поэтому весь зачаток кости растет в длину. В дальнейшем со стороны надкостницы на костную манжетку сверху накладывается новый слой перихондральной кости, которая в отличие от энхондральной костной манжетки является не пористой, а сплошной. Это компактное вещество.

В губчатом веществе диафиза на определенной стадии начинаются костеразрушительные процессы, в результате чего в центре диафиза кости появляется обширная полость. Губчатого энхондрального вещества в диафизе остается очень небольшое количество, только по его стенкам. Костная полость заполняется мезенхимой, образующей костный мозг. Позже процессы окостенения начинаются в эпифизах, где вначале образуется энхондральная, а затем перихондральная кости. Между окостеневшими эпифизом и диафизом долго после рождения животного остаются прослойки хряща, которые называют *эпифизарным хрящом*. За его счет кость продолжает расти в длину; в толщину она увеличивается за счет камбиальных элементов надкостницы. Когда эпифизарные хрящи окончательно заместятся костью, прекращается рост костей в длину и линейный рост животного. Перихондральная и энхондральная кости вначале построены из грубоволокнистой костной ткани, в дальнейшем она замещается пластинчатой.

Таким образом, в сформировавшейся кости различают надкостницу и компактное вещество, которое на местах сочленения с другими костями покрыто суставным хрящом, губчатое вещество и костную полость, заполненную костным мозгом. *Надкостница* покрывает всю кость, кроме суставных поверхностей. Через сосуды надкостницы кость получает питательные вещества и кислород. Нервы, расположенные в надкостнице, связывают кость с центральной нервной системой, а через нее — со всем организмом. Наконец, наличие малодифференцированных клеточных элементов в надкостнице обеспечивает возможность восстановления кости при повреждениях. *Компактное вещество* построено из пластинчатой кости. Наиболее сильно оно развито в средней части диафиза, уменьшаясь к эпифизам. Перекладины *губчатого вещества* также построены из пластинчатой кости. Губчатое вещество наиболее сильно развито в эпифизах и очень незначительно в диафизе. Объемистая *костная полость* в центре диафиза у взрослых животных заполнена желтым костным мозгом, являющимся результатом жирового перерождения красного костного мозга. В петлях губчатого вещества, главным образом эпифизов, расположен красный костный мозг, который выполняет роль органа кроветворения. В нем развиваются эритроциты, зернистые формы лейкоцитов и кровяные пластинки.

МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ

Общая характеристика. К этой группе относятся ткани, способные вызвать двигательный эффект либо в отдельных органах (сердце, кишечник и т.д.), либо всего животного в пространстве. Основное физиологическое

свойство мышечной ткани — способность к сокращению. Морфологически мышечная ткань характеризуется наличием в ее клетках или волокнах сократимых нитей — *миофибрилл*, а также участием в строении этой ткани, кроме типичных мышечных компонентов, прослоек рыхлой соединительной ткани с проходящими в ней сосудами и нервами. Сокращение мышечных компонентов совершается в организме под воздействием импульсов, идущих из центральной нервной системы через двигательные нервы, и сопровождается сложными биохимическими процессами. В условиях эксперимента сокращение можно вызвать действием различных факторов: химических, электрических, механических и т. д. По происхождению, физиологическим свойствам и строению мышечные ткани делят на гладкую, поперечнополосатую и близкую к ней по строению сердечную. Однако, кроме них, сократимостью обладают миоэпителиальные клетки, реснички мерцательного эпителия, хвост спермия и пр.

ГЛАДКАЯ МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Из гладкой мышечной ткани построен мышечный слой стенок всех полостных внутренних органов, она находится также в стенках кровеносных сосудов и в коже. Сокращается эта ткань сравнительно медленно, долго не утомляется. Сокращения ритмичные, через равные промежутки времени. Развивается эта ткань из мезенхимы, клетки которой вытягиваются в одном направлении, приобретая веретенообразную форму, сближаются друг с другом и образуют плотный пласт. В цитоплазме клеток появляются нити — протофибриллы. При естественном физиологическом износе и при повреждении ткань восстанавливается за счет амитотического деления мышечных клеток, а также за счет малодифференцированных элементов, которые в ней всегда имеются.

Сформировавшаяся гладкая мышечная ткань состоит из удлиненных клеток, плотно прилегающих друг к другу (рис. 61). Благодаря тонким прослойкам ретикулярной и соединительной ткани клетки объединяются в пучки, между которыми находятся более грубые прослойки соединительной ткани с сосудами и нервами. Гладкие мышечные клетки чаще всего имеют форму сильно вытянутых веретенец, нередко заканчивающихся ветвящимися концами. Длина клеток в зависимости от органа колеблется от 20 до 500 мкм. Соответственно форме клетки ядро ее также удлиненное и лежит почти в центре клетки. Вокруг него расположены обычные для всякой клетки органеллы: центросома, митохондрии, пластинчатый комплекс, цитоплазматическая сеть, включения гликогена. При изучении в световом микроскопе обнаруживаются оформленные миофибриллы, хотя электронно-микроскопические исследования показывают, что

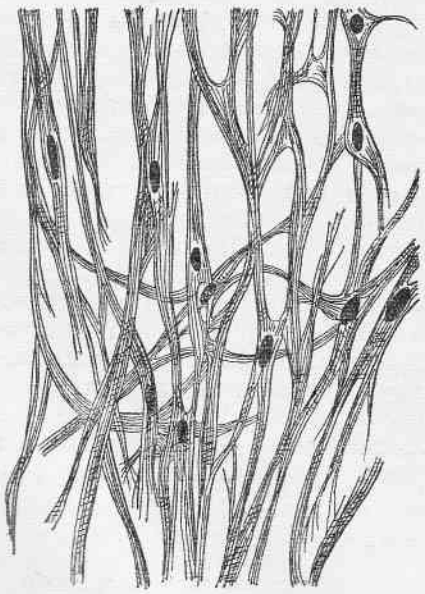


Рис. 61. Рыхлая сеть гладкомышечных клеток эндокарда.

в цитоплазме этих клеток присутствуют лишь сократимые элементы в виде тонких миофиламентов, ориентированных продольно, обычно не оформленных в пучки. С поверхности гладкая мышечная клетка окружена оболочкой — миолеммой, а также одета базальной мембраной, к наружной поверхности которой прикрепляются коллагеновые и аргирофильные волокна.

Иннервируется гладкая мышечная ткань вегетативной (автономной) нервной системой, и действие ее непосредственно не зависит от коры головного мозга, хотя и контролируется ею.

ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТАЯ МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Из этого вида ткани построены вся соматическая, или скелетная, мускулатура млекопитающих, а также мышцы языка, мышцы, приводящие в движение глазное яблоко, мышцы гортани и некоторые другие. Поперечнополосатые мышцы резко отличаются от гладких тем, что сокращаются они значительно быстрее (доли секунды); это сокращение происходит неритмично; поперечнополосатой ткани свойственна быстрая утомляемость.

Развивается поперечнополосатая мышечная ткань из миотомов, являющихся частью сомитов мезодермы. Миотомы содержат клетки удлиненной формы — *миобласты*, которые растут, сливаются между собой, образуют многоядерные симпластические образования, называемые *мышечными трубочками*. Ядра в них располагаются в центре, а в цитоплазме заметна слабая фибриллярность. В дальнейшем в центральной части мышечных трубочек интенсивно развиваются миофибриллы, а ядра оттесняются к сарколемме. Из окружающей мезенхимы формируется эндомизий, и таким образом окончательно формируется мышечное волокно.

Поперечнополосатая ткань состоит из поперечнополосатых мышечных волокон, объединенных при помощи рыхлой соединительной ткани в пучки. *Мышечные волокна* (рис. 62) являются неклеточными симпластическими образованиями удлиненной цилиндрической формы. Они имеют длину от нескольких миллиметров до 10—12 см и более. Толщина их колеблется от 10 до 200 мкм и зависит от вида, породы, возраста и физиологической активности животного, а также от типа анатомической структуры мышц. В одной мышце наряду с мелкими находятся и крупные волокна (П. А. Глаголев,

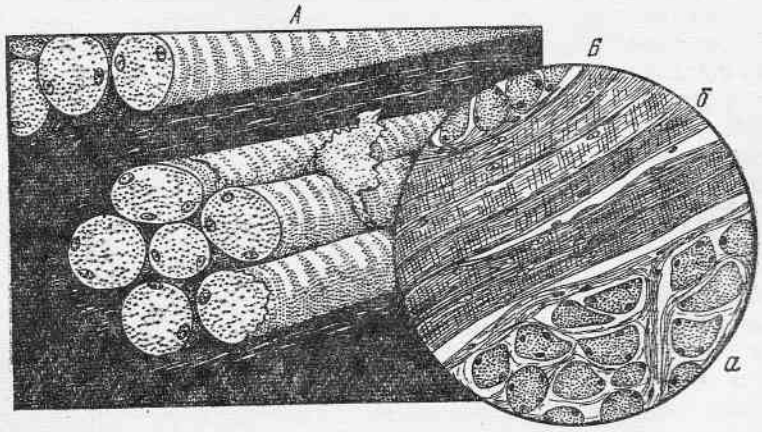


Рис. 62. Поперечнополосатая мышечная ткань:
А — схема строения; *Б* — мышцы языка в поперечном разрезе *(а)* и продольном разрезе *(б)*.

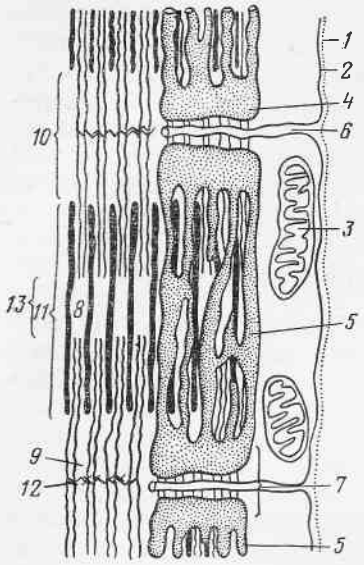


Рис. 63. Схема строения участка поперечнополосатого мышечного волокна:

1 — базальная мембрана; *2* — плазмалемма; *3* — митохондрии; *4* — латеральная цистерна и *5* — трубчатые каналы цитоплазматической сети; *6* — каналы Т-системы; *7* — триада; *8* — толстые протофибриллы; *9* — тонкие протофибриллы; *10* — И-диски; *11* — А-диски; *12* — Z-полоска; *13* — Н-полоска.

Н. Н. Морозова, В. С. Сысоев, М. М. Стребкова). Каждое мышечное волокно покрыто оболочкой — *сарколеммой* (sarcos — мясо, lémma — оболочка), состоящей из двух основных слоев. Непосредственно к волокну прилегает плазмалемма, аналогичная оболочкам клеток. Наружную часть сарколеммы составляет бесструктурная мембрана, напоминающая базальную мембрану эпителия. Снаружи сарколемму, точнее базальную мембрану, оплетают коллагеновые волокна, которые на некотором расстоянии от мускульного волокна переходят в коллагеновые волокна окружающей соединительной ткани. *Содержимое волокна аналогично* цитоплазме клеток и называется *саркоплазмой*.

В саркоплазме находятся ядра, органеллы, а также включения. Ядра в волокне у разных животных располагаются поразному: у млекопитающих они находятся по периферии волокна под сарколеммой, а у птиц — в центре волокна. В одном волокне может быть свыше сотни ядер. Они имеют форму сильно вытянутых овальных телец и бедны хроматином. В саркоплазме отмечают большое количество крупных митохондрий (саркосом). Особенно много саркосом между миофибриллами. Саркосомы благодаря содержащимся в них ферментам принимают активное участие в процессах, связанных с выработкой энергии. Кроме того, в мышечном волокне находится пластинчатый комплекс и аналогичный цитоплазматической сети других клеток саркоплазматический ретикулум — система канальцев, пузырьков, цистерн, располагающихся вдоль волокна, между миофибриллами (рис. 63—*4*, *5*).

Местами сарколемма вдается внутрь волокна, образуя поперечные трубочки — Т-системы или Т-каналы. По ним в волокно поступает вода, и они участвуют в распространении нервного импульса, а также вместе с саркоплазматическим ретикулумом принимают участие в процессе сокращения волокна (*6*). Комплекс Т-канала и прилегающих к нему с обеих сторон элементов саркоплазматического ретикулума называется *триадой*.

В саркоплазме поперечнополосатого мышечного волокна содержатся также трофические включения, такие, как жир, гликоген и миоглобин (белок).

Количество жира различно в разных волокнах. От миоглобина зависит цвет мышцы — отсюда красные и белые мышцы. В темно-красных мышцах его больше. Этот белок легко связывает кислород, при его участии происходит дыхательное фосфорилирование, доставляющее большое количество энергии. В более светлоокрашенных мышцах миоглобина меньше, в них преобладает анаэробный процесс обмена углеводов, благодаря чему освобождается меньшее количество энергии. В свете сказанного становится понятным, почему у животных, живущих в условиях кислородной недостаточности, примером которых могут быть водные млекопитающие и обитатели

высокогорий, миоглобина особенно много. У диких животных мышцы содержат больше миоглобина, чем у домашних. Мышцы у интенсивно работающего вола окрашены сильнее, чем у менее интенсивно работающего; у молодых животных слабее, чем у взрослых. У кур, потерявших способность летать, грудные мышцы, связанные с движением крыла, окрашены слабо, тогда как активно работающие мышцы тазовых конечностей имеют темно-красный цвет.

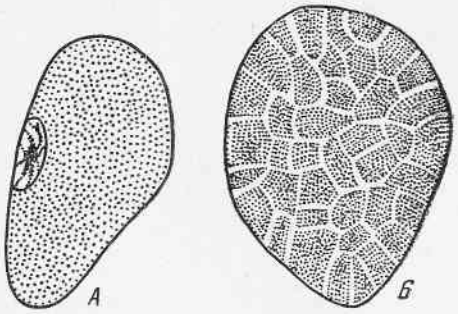


Рис. 64. Мышечные волокна в поперечном разрезе:
А — равномерное и *Б* — неравномерное распределение.

Сократимыми элементами мышечного волокна являются миофибриллы. Каждая миофибрилла представляет собой нить толщиной от 0,5 до 2 мкм, а длина соответствует длине волокна. Она состоит из участков, различно преломляющих свет и потому имеющих на препарате вид темных (*анизотропных*) дисков А и светлых (*изотропных*) дисков И. В одном волокне миофибриллы располагаются так, что их темные диски приходятся против темных, а светлые против светлых. Через середину каждого изотропного диска проходит полоска Z или полоска Т (телофрагма) (*12*), а через середину анизотропного — полоска М (мезофрагма). В расслабленной мышце в середине анизотропного диска обнаруживают светлую зону (полоска Н), в центре которой и расположена полоска М. Участок миофибриллы между двумя полосками Z называют саркомером. В него входят половина изотропного диска, целый анизотропный и половина другого изотропного диска. Ввиду того, что миофибрилл в волокне очень много и лежат они очень тесно, под микроскопом различить отдельные фибриллы не удается, и для глаза светлые диски всех миофибрилл сливаются в сплошную поперечную светлую полосу, а темные диски — в темную поперечную полосу на мышечном волокне. Отсюда последнее и получило название *поперечнополосатого*. Под электронным микроскопом обнаружено, что миофибриллы представляют собой пучок протофибрилл (миофиламентов) двух типов (*8*, *9*). Одни из них, более тонкие, берут начало от телофрагмы и состоят из белка актина, образуют они диски И, но немного заходят и в диски А. Другие, протофибриллы, образуя «зоны перекрывания», более толстые, состоят из миозина и расположены только в диске А. В зонах перекрывания между толстыми (миозиновыми) и тонкими (актиновыми) протофибриллами находятся короткие поперечно ориентированные отростки (мостики). При сокращении тонкие протофибриллы внедряются между толстыми, продвигаясь к мезофрагмам внутрь полоски Н, при этом толстые миозиновые тяжи приближаются к полоскам Z, упираясь в них в конце сокращения, так что диск И как бы исчезает.

При взаимном скольжении актиновых и миозиновых протофибрилл число поперечных мостиков увеличивается, и они активно перемещаются. Величина саркомера при этом уменьшается.

Количество миофибрилл и саркоплазмы в разных мышечных волокнах различно. В мышцах большинства животных миофибриллы располагаются плотным пучком в середине волокна (плотный тип строения волокна), а у других животных несколькими пучками, разделенными прослойками саркоплазмы (рыхлый тип строения волокна) (рис. 64).

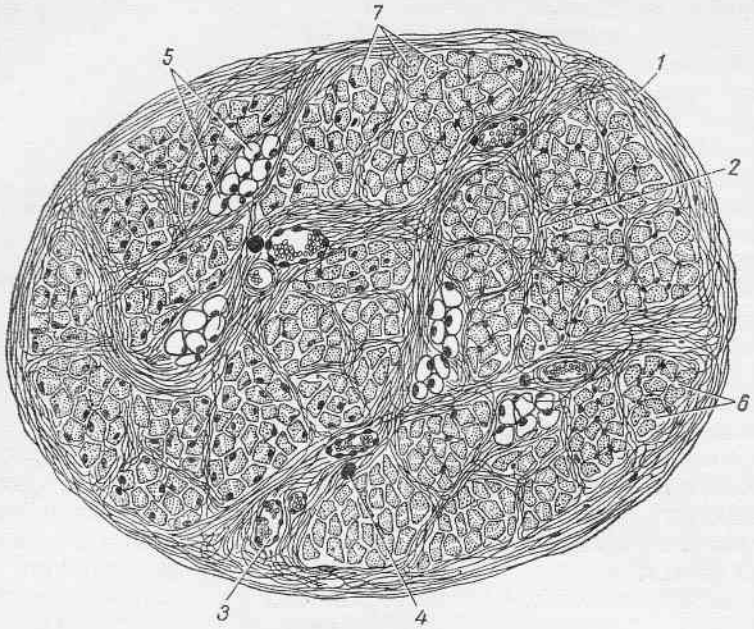


Рис. 65. Схема строения мышцы:

1 — наружный перимизий; *2* — внутренний перимизий; *3* — кровеносные сосуды; *4* — нерв; *5* — жировые клетки; *6* — эндомизий; *7* — мышечные волокна в поперечном разрезе (точками обозначены миофибриллы в мышечных волокнах).

Группы поперечнополосатых мышечных волокон при помощи соединительной ткани (*эндомизий*) связываются в *пучки I порядка* (первичный мышечный пучок). Несколько пучков I порядка более значительным количеством соединительной ткани (внутренний перимизий) объединяются в *пучки II порядка* (вторичный мышечный пучок). Пучки II порядка, соединяясь между собой при помощи новых слоев соединительной ткани, образуют *пучки III порядка* (третичный мышечный пучок) и т. д. Наконец, самые наружные слои соединительной ткани окутывают всю мышцу (наружный перимизий). Все прослойки соединительной ткани, проходящие между пучками различных порядков, а также между отдельными волокнами в пучке, связаны и составляют единый соединительнотканный каркас — *строму мышцы* (рис. 65). По прослойкам соединительной ткани проходит большое количество кровеносных и лимфатических сосудов, а также нервов. Иннервируется поперечнополосатая мышечная ткань черепномозговыми и спинномозговыми нервами. В составе последних находятся как двигательные волокна, передающие возбуждение от головного мозга в мышцу, так и чувствительные, передающие возбуждение от мышцы в головной мозг. Контролируется работа мышц непосредственно корой головного мозга.

СЕРДЕЧНАЯ МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Эта ткань образует один из слоев стенки сердца — миокард. Она делится на собственно сердечную мышечную ткань и проводящую систему.

Собственно сердечная мышечная ткань по своим физиологическим свойствам занимает промежуточное положение между гладкими мышцами внутренних органов и поперечнополосатыми (скелетными). Она сокращается

быстрее гладких, но медленнее поперечнополосатых мышц, работает ритмично и мало утомляется. В связи с этим в ее строении имеется ряд своеобразных черт (рис. 66). Состоит эта ткань из отдельных мышечных клеток (миоцитов), почти прямоугольной формы, расположенных столбиком друг за другом. В целом получается структура, напоминающая поперечнополосатое волокно, разделенное на отрезки поперечными перегородками — *вставочные диски*, являющиеся участками плазмалеммы двух соседних клеток, соприкасающихся друг с другом. Рядом лежащие волокна соединены анастомозами, что позволяет им сокращаться одновременно. Группы мышечных волокон окружены соединительнотканными прослойками, подобными эндомизию. В центре каждой клетки 1—2 ядра овальной формы. Миофибриллы располагаются по периферии клетки и имеют поперечную исчерченность. Между миофибриллами в саркоплазме большое количество митохондрий (саркосом), чрезвычайно богатых кристами, что говорит о высокой их энергетической активности. Снаружи клетка покрыта, кроме плазмалеммы, еще и базальной мембраной. Богатство цитоплазмой и хорошо развитый трофический аппарат обеспечивают сердечной мышце непрерывность деятельности.

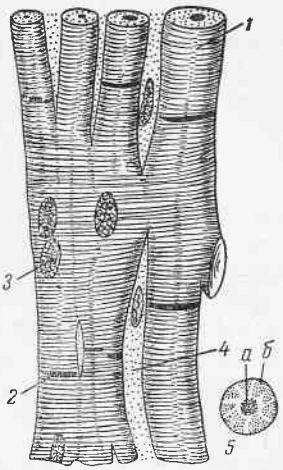


Рис. 66. Схема строения сердечной мышечной ткани:

1 — мышечное волокно; *2* — вставочные диски; *3* — ядро; *4* — прослойка рыхлой соединительной ткани; *5* — поперечный разрез мышечного волокна; *а* — ядро; *б* — пучки миофибрилл, расположенные по радиусам.

Проводящая система сердца состоит из бедных миофибриллами тяжей мышечной ткани, способных согласовывать работу разобщенных мышц желудочков и предсердий.

НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Нервная ткань занимает особое место в организме высокоразвитых животных. Через чувствительные нервные окончания организм получает сведения о внешнем мире. Возбуждение, вызванное такими агентами внешней среды, как звук, свет, температура, химические и прочие воздействия, передается по чувствительным нервным волокнам в определенные участки центральной нервной системы. Затем нервный импульс в силу определенной, очень сложной организации нервной ткани переходит на другие участки центральной нервной системы. Отсюда он по двигательным волокнам передается к мышцам или железе, которые и осуществляют целесообразную ответную реакцию на раздражение. Она выражается в том, что мышца сокращается, а железа выделяет секрет. Путь от органа чувств до центральной нервной системы и от нее до эффекторного органа (мышца, железа) называется *рефлекторной дугой*, а сам процесс — *рефлексом*. Рефлекс — это механизм, при помощи которого животное приспосабливается к меняющимся условиям внешней среды.

На протяжении длительного периода эволюционного развития животных ответная реакция благодаря совершенствованию нервной системы становилась разнообразнее, сложнее, и животные все более и более приспосабливались к различным, часто весьма изменчивым условиям внешней среды.

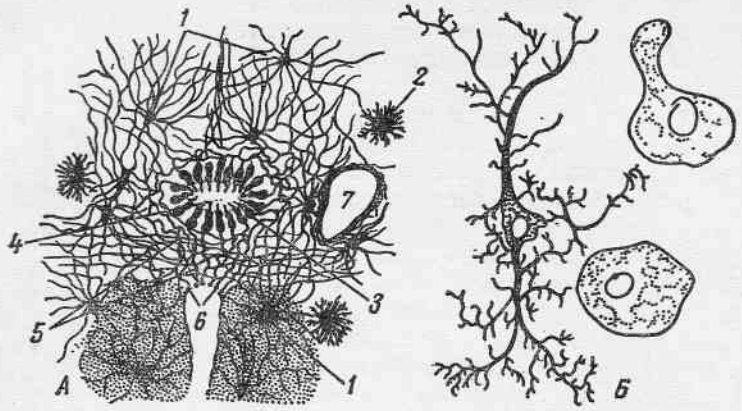


Рис. 67. Глиоциты спинного мозга (*А*) и глиальные макрофаги (*Б*):

1 — длинолучевые, или волокнистые, астроциты; *2* — коротколучевые, или протоплазматические, астроциты; *3* — клетки эпендимы; *4* — апикальные концы этих клеток, несущие мерцательные реснички, создающие ток цереброспинальной жидкости в желудочках мозга и спинномозговом канале; *5* — отростки клеток эпендимы, образующие остов нервной ткани; *6* — концевые пуговки отростков эпендимы, отграничивающие подобно мембране центральную нервную систему от окружающих тканей.

Особенно сложна и дифференцирована нервная система млекопитающих. У них каждый отдел нервной системы, даже самый небольшой ее участок, имеет свою, только ему свойственную структуру нервной ткани. Однако, несмотря на большое различие нервной ткани разных участков нервной системы, для всех разновидностей ее характерны некоторые общие черты строения. Эта общность заключается в том, что все разновидности нервной ткани построены из *нейронов* и клеток *нейроглии*. Нейроны — главная функциональная единица нервной ткани. Именно в них появляется и по ним распространяется нервный импульс. Однако свою деятельность нейрон может осуществлять при тесном контакте с нейроглией. Межклеточного вещества в нервной ткани очень мало и представлено оно межклеточной жидкостью. Глиальные волокна и пластинки относятся к структурным элементам клеток нейроглии, а не к промежуточному веществу ткани.

Нейроглия весьма многофункциональный компонент. Одной из важных функций нейроглии является механическая, так как она образует остов нервной ткани, на котором размещаются нейроны. Другая функция нейроглии — трофическая. Клетки нейроглии играют также защитную роль. Исследования (В. В. Португалов и др.) свидетельствуют, что нейроглия косвенно участвует в проведении нервного импульса по нейрону. Нейроглия, по-видимому, обладает также инкреторной функцией.

По происхождению нейроглию делят на глиоциты и глиальные макрофаги (рис. 67).

Г л и о ц и т ы образуются из того же нервного зачатка, что и нейроны, то есть из нейроэктодермы. Среди глиоцитов различают астроциты, эпиндимоциты и олигодендроглиоциты. Основная клеточная форма из них — астроциты.

В центральной нервной системе опорный аппарат представлен мелкими клетками с многочисленными радиально расходящимися отростками. В специальной литературе различают два вида астроцитов: плазматические и волокнистые. *Плазматические астроциты* находятся преимущественно в сером веществе головного и спинного мозга. Клетка характеризуется наличием крупного, бедного хроматином ядра. От тела клетки отходят многочис-

ленные короткие отростки. Цитоплазма богата митохондриями, что говорит об участии астроцитов в обменных процессах. *Волокнистые астроциты* располагаются в основном в белом веществе мозга. Эти клетки имеют до 40 длинных, слабо ветвящихся отростков.

Эпиндимоциты выстилают полости желудков и каналов в головном и спинном мозге. Обращенные в просвет полостей и каналов концы клеток несут мерцательные реснички, обеспечивающие ток спинномозговой жидкости. От противоположных концов этих клеток отходят отростки, пронизывающие все вещество мозга. Эти отростки также играют опорную роль. *Олигодендроглиоциты* окружают тела неврoцитов в центральной и периферической нервных системах, находятся в оболочках нервных волокон. В различных отделах нервной системы они имеют разную форму. От тел этих клеток отходит несколько коротких и слабо разветвленных отростков. Функциональное значение олигодендроглиоцитов очень разнообразно (трофическое, участие в регенерации и дегенерации волокон и т. д.).

Глиальные макрофаги развиваются из клеток мезенхимы, которые при развитии нервной системы проникают в нее вместе с кровеносными сосудами. Глиальные макрофаги состоят из клеток довольно разнообразной формы, но для большинства этих клеток характерно наличие сильно разветвленных отростков. Однако встречаются клетки и округлой формы. Глиальные макрофаги играют трофическую роль и выполняют защитную фагоцитарную функцию.

Нейроны — это высокоспециализированные клетки, образующие звенья рефлекторной дуги. В нейроне совершаются основные нервные процессы: раздражение, которое возникает в результате воздействия на нервные окончания факторов внешней и внутренней среды; превращение раздражения в возбуждение и передача нервного импульса. Нейроны разных участков нервной системы имеют разные функцию, строение и размер.

По функции различают нейроны чувствительные, двигательные и передаточные. *Чувствительные* (афферентные) *нейроны* воспринимают раздражение и передают возникший в результате раздражения нервный импульс в спинной или головной мозг. *Передаточные* (ассоциативные) *нейроны* переводят возбуждение с чувствительных нейронов на двигательные. *Двигательные* (эфферентные) *нейроны* передают импульс от головного или спинного мозга к мускулатуре, железам и др.

Нейрон состоит из сравнительно компактного и массивного тела и отходящих от него тонких более или менее длинных отростков (рис. 68). Тело нервной клетки главным образом управляет ростом и обменными процессами, а отростки осуществляют передачу нервного импульса и вместе с телом клетки ответственны за происхождение импульса. Тело нервной клетки состоит главным образом из цитоплазмы. Ядро бедно хроматином и всегда содержит одно или два хорошо выраженных ядрышка. Из органелл в нервных клетках хорошо развит пластинчатый комплекс, имеется большое количество митохондрий с продольными гребнями. Специфичными для нервной клетки являются базо-

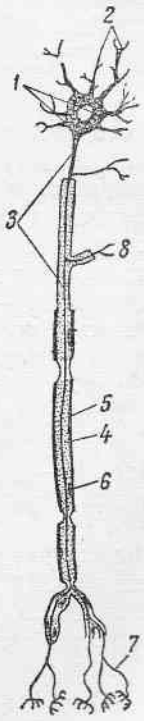


Рис. 68. Строение нейрона:

1 — тело клетки с ядром; *2* — дендриты; *3* — аксон; *4* — миелиновая оболочка; *5* — оболочка леммоцита; *6* — ядро леммоцита; *7* — концевые разветвления; *8* — боковая ветвь.

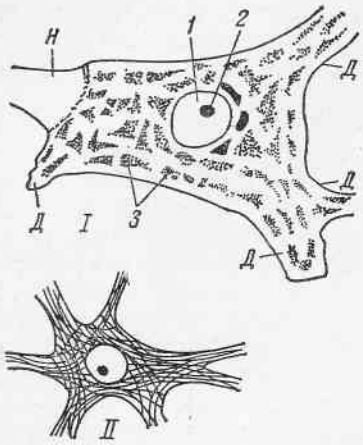


Рис. 69. Специальные органеллы нервной клетки:

I — базофильное вещество в моторной клетке спинного мозга; *1* — ядро; *2* — ядрышко; *3* — глыбки базального вещества; *Д* — начало дендритов; *Н* — начало нейрона, *II* — нейрофибриллы в нервной клетке спинного мозга.

фильное вещество ее и нейрофибриллы (рис. 69).

Базофильное, или *тигроидное*, *вещество* состоит из белковых веществ, содержащих железо и фосфор. Оно богато рибонуклеиновой кислотой и гликогеном. В виде глыбок неправильной формы это вещество разбросано по всему телу клетки и придает ей пятнистый вид (I). В живой неокрашенной клетке этого вещества не видно. Электронная микроскопия показала, что базофильное вещество идентично зернистой цитоплазматической сети и состоит из сложной сети мембран, которые формируют трубочки или цистерны, лежащие параллельно друг другу и связанные в единое целое. На стенках мембран располагаются гранулы — рибосомы (диаметр 100—300 Å), богатые РНК. С базофильным веществом связаны важнейшие физиологические процессы, совершающиеся в клетке. Известно, например, что при утомлении нервной системы количество тигроидного вещества резко уменьшается, а во время отдыха оно восстанавливается.

Нейрофибриллы на фиксированных препаратах имеют вид тонких нитей, расположенных в теле клетки довольно беспорядочно (II). Электронный микроскоп показал, что фибриллярные элементы нервной клетки, аксона и дендритов состоят из трубочек диаметром 200—300 Å. Обнаруживают также более тонкие нити — нейрофиламенты, толщина 100 Å. При изготовлении препаратов они могут объединяться в пучки, видимые в световом микроскопе в виде нейрофибрилл. Функция их, вероятно, связана с трофическими процессами.

Отростки нервной клетки проводят возбуждение со скоростью около 100 м/с. В зависимости от количества отростков различают нейроны: *униполярные* — с одним отростком, *биполярные* — с двумя отростками, *ложноуниполярные* — развиваются из биполярных, но во взрослом состоянии имеют один отросток, слившийся из двух ранее самостоятельных отростков, и *мультиполярные* — с несколькими отростками (рис. 70). У млекопитающих чувствительные нейроны являются ложноуниполярными (за исключением клеток Догеля II типа), и их тела лежат либо в спинномозговых ганглиях, либо в чувствительных черепномозговых нервах. Передаточные и двигательные нейроны являются мультиполярными. Отростки одной нервной клетки не равнозначны. На основе функции различают два вида отростков: нейрит и дендриты.

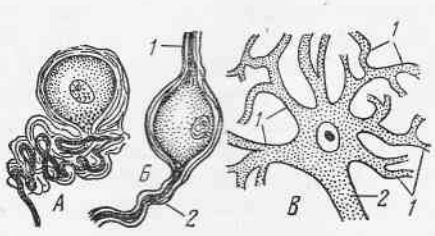


Рис. 70. Типы нервных клеток:

А — униполярная клетка; *Б* — биполярная клетка; *В* — мультиполярная клетка; *1* — дендриты; *2* — нейриты.

Нейритом или *аксоном* называется отросток, по которому возбуждение передается от тела клетки, то есть центробежно. Он является обязательной

составной частью нервной клетки. От тела каждой клетки отходит только один нейрит, который по длине может варьировать от нескольких миллиметров до 1,5 м, а по толщине от 5 до 500 мкм (у кальмара), но у млекопитающих чаще диаметр колеблется около 0,025 нм (нанометр, миллимикрон). Разветвляется нейрит обычно сильно лишь на самом конце. На остальном протяжении от него отходят немногочисленные боковые веточки (коллатерали). Благодаря этому диаметр аксона уменьшается незначительно, что обеспечивает большую скорость нервного импульса. В аксоне находятся протонейрофибриллы, но в них никогда не встречается базальное вещество. *Дендриты* — отростки, которые в отличие от аксона воспринимают раздражение и передают возбуждение к телу клетки, то есть центростремительно. У очень многих нервных клеток эти отростки древовидно ветвятся, что и дало повод назвать их дендритами (dendron — дерево). В дендритах имеются не только протонейрофибриллы, но и базофильное вещество. От тела мультиполярных клеток отходит несколько дендритов, от тела биполярной — один, а униполярная клетка лишена дендритов. В этом случае раздражение воспринимается телом клетки.

Нервное волокно — отросток нервной клетки, окруженный оболочками (рис. 71,72). Цитоплазматический отросток нервной клетки, занимающий центр волокна, называется осевым цилиндром. Он может быть представлен либо дендритом, либо нейритом. Оболочка нервного волокна построена за счет леммоцита. От толщины осевого цилиндра и строения оболочек волокна зависит скорость передачи нервного импульса, которая колеблется от нескольких м/с до 90, 100 и может достигать 5000 м/с. В зависимости от строения оболочек различают нервные волокна безмиелиновые и миелиновые. И в тех и в других волокнах оболочка, окружающая цитоплазматический отросток нервной клетки, состоит из леммоцитов, но морфологически отличающихся друг от друга. *Безмиелиновые волокна* представляют собой несколько осевых цилиндров, принадлежащих разным нервным клеткам, погруженных в массу леммоцитов. Эти клетки лежат друг над другом вдоль волокна. Осевые цилиндры могут переходить из одного волокна в другое,

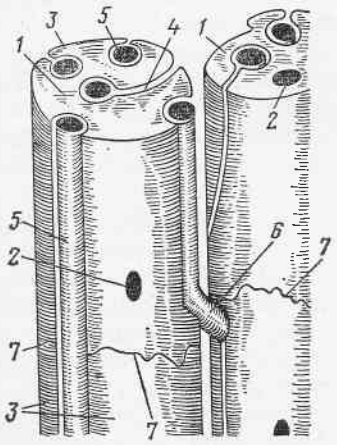


Рис. 71. Строение безмиелинового нервного волокна:

1 — цитоплазма; *2* — ядро; *3* — оболочка леммоцита; *4* — мезаксон; *5* — аксон; *6* — аксон, переходящий из леммоцита одного волокна в леммоцит другого; *7* — граница между двумя леммоцитами одного волокна.

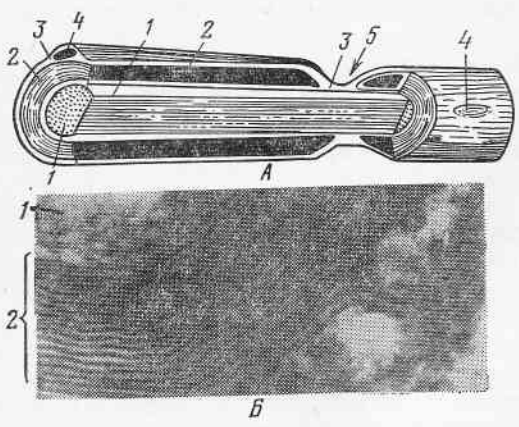


Рис. 72. Строение миелинового нервного волокна:

А — схема; *1* — осевой цилиндр; *2* — миелиновая оболочка; *3* — неврилемма, или оболочка леммоцита; *4* — ядро леммоцита; *5* — перехват Ранвье; *Б* — электронная микрограмма части миелинового волокна.

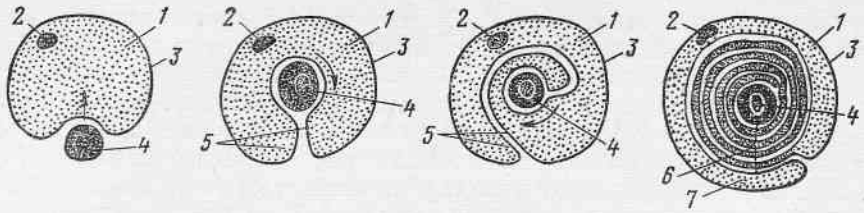


Рис. 73. Схема развития миелинового волокна:
1 — леммоцит; *2* — его ядро; *3* — его плазмалемма; *4* — осевой цилиндр; *5* — мезаксон; стрелкой указано направление вращения осевого цилиндра; *6* — будущая миелиновая оболочка нервного волокна; *7* — неврилемма, его же.

а иногда глубоко внедряться в леммоциты, увлекая за собой их плазмалемму. Благодаря этому образуются мезаксоны (рис. 71—*4*). По безмиелиновым волокнам нервный импульс проходит медленнее и может передаваться лежащим рядом с ними отросткам других нейритов, а благодаря переходу осевых цилиндров из одного волокна в другое передача возбуждения имеет не строго направленный, а разлитой, диффузный характер. Безмиелиновые волокна находятся главным образом во внутренних органах, которые осуществляют свою функцию сравнительно медленно и диффузно.

Миелиновые волокна отличаются от безмиелиновых большой толщиной и усложненным строением оболочки (рис. 72). В процессе развития отросток нервной клетки, называемый в волокне осевым цилиндром, погружается в леммоцит (шванновскую клетку). В результате вначале он облекается одним слоем плазмалеммы леммоцита, состоящей, как и оболочки других клеток, из бимолекулярного слоя липидов, располагающихся между мономолекулярными слоями белков. Дальнейшее внедрение осевого цилиндра приводит к образованию мезаксона, аналогичного таковому безмиелинового волокна. Однако в случае развития миелинового волокна вследствие удлинения мезаксона и наслоения его вокруг осевого цилиндра (рис. 71) развивается многослойная оболочка, называемая *миелиновой* (рис. 73). Благодаря присутствию большого количества липидов она хорошо импрегнируется осмием, после чего ее легко можно увидеть в световой микроскоп. Миелиновая оболочка служит изолятором, благодаря которому нервное возбуждение не может переходить на соседнее волокно. По мере развития миелиновой оболочки цитоплазма леммоцитов оттесняется ею и образует очень тонкий поверхностный слой, называемый *неврилеммой*. В ней лежат ядра леммоцитов. Таким образом, и миелиновая оболочка и неврилемма являются производными леммоцитов.

Миелиновая оболочка нервных волокон, проходящих в белом веществе спинного и головного мозга, а также (по данным Н.В. Михайлова) в периферических нервах белых мышц у птиц, имеет вид сплошного цилиндра. В нервных волокнах, составляющих большинство периферических нервов, она прерывается, то есть состоит из отдельных муфт, между которыми имеются промежутки — *перехваты Ранвье*. В последнем леммоциты соединяются друг с другом. Осевой цилиндр здесь покрыт лишь неврилеммой. Это облегчает поступление питательных веществ в отросток нервной клетки. Биофизики полагают, что перехваты Ранвье способствуют более ускоренному проведению нервного импульса по отростку, являясь местом регенерации электрического сигнала. Миелиновая оболочка, заключенная между перехватами Ранвье (сегмент), пересекается воронкообразными щелями — миелиновыми насечками, идущими в косом направлении от наружной поверхности оболочки к внутренней. Число насечек в сегменте различное.

В миелиновых волокнах возбуждение проводится быстрее и не переходит на соседние волокна.

Нерв. Нервные волокна в головном и спинном мозге составляют главную массу белого вещества. Выходя из мозга, эти волокна идут не изолированно, а объединяются друг с другом при помощи соединительной ткани. Такой комплекс нервных волокон называют нервом (рис. 74). В состав нерва входит от нескольких тысяч до нескольких миллионов волокон. Они образуют один или несколько пучков — стволиков. В пучки волокна объединяются при помощи соединительной ткани, называемой *эндоневрием*. Снаружи каждый пучок окружен *периневрием*. Последний иногда состоит из нескольких слоев плоских эпителиоподобных нейроглиального происхождения клеток и из соединительной ткани, а в других случаях построен только из соединительной ткани. Периневрий играет защитную роль. Несколько таких пучков объединяются друг с другом при помощи более плотной соединительной ткани, называемой *эпиневрием*. Последний покрывает весь нерв снаружи и служит для укрепления нерва в определенном положении. По соединительной ткани в нерв вступают кровеносные и лимфатические сосуды.

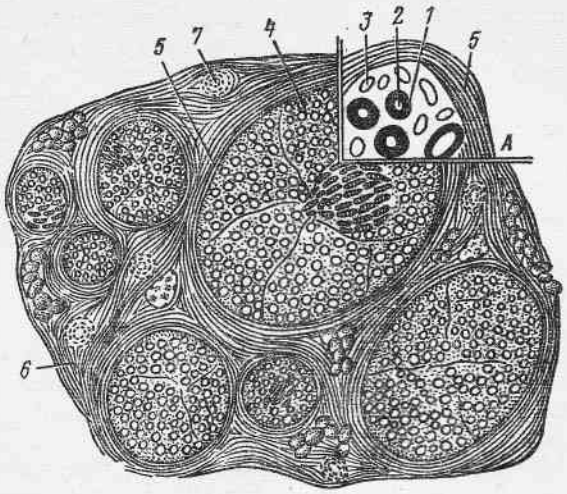


Рис. 74. Поперечный разрез нерва лошади:

А — участок его под большим увеличением; *1* — миелиновая оболочка нервного волокна; *2* — осевые цилиндры его; *3* — безмиелиновое нервное волокно; *4* — соединительная ткань между нервными волокнами (эндоневрий); *5* — соединительная ткань вокруг пучка нервных волокон (периневрий); *6* — соединительная ткань, связывающая несколько нервных пучков (эпиневрий); *7* — сосуды.

Нервные волокна, составляющие нерв, различны по функции и по строению. Если в нерве имеются отростки только двигательных клеток, — это нерв *двигательный*: если имеются отростки чувствительных клеток — чувствительный, а если и те и другие — *смешанный*. Нерв образует и миелиновые и безмиелиновые волокна. Количество их в разных нервах различно. Так, по данным Н.В. Михайлова, в нервах конечностей больше миелиновых волокон, а в межреберных безмиелиновых.

Синапсы — место соединения отростков двух нервных клеток между собой (рис. 75). Нейроны либо прикасаются друг с другом своими отростками, либо отросток одного нейрона соприкасается с телом клетки другого нейрона. Соприкасающиеся концы нервных отростков могут иметь форму вздутий, петелек или оплетать, подобно лианам, другой нейрон и его отростки. Электронно-микроскопические исследования показали, что в синапсе следует различать: два полюса, синаптическую щель между ними и замыкающее утолщение.

Первый полюс представлен концом аксона первой клетки, причем плазмалемма его образует пресинаптическую мембрану. Около нее в аксоне скапливается много митохондрий, иногда присутствуют кольцеобразно расположенные пучки нитей (нейрофиламенты) и всегда находится большое количест-

во синаптических пузырьков. Последние, по-видимому, содержат химические вещества — *медиаторы*, выделяющиеся в *синаптическую щель*, и оказывают действие на второй полюс синапса.

Второй полюс образуется либо телом, либо дендритом, либо шиповидным выростом его, либо даже аксоном второго нейрона. Полагают, что в последнем случае происходит торможение, а не возбуждение второго нейрона. Плазмалемма второй нервной клетки формирует второй полюс синапса—постсинаптическую мембрану, отличающуюся большей толщиной. Предполагают, что в ней совершается разрушение медиатора, который возник во время одиночного импульса. В местах соприкосновения пре- и постсинаптических мембран на них имеются утолщения, которые, по-видимому, укрепляют синаптическую связь. Описаны синапсы без синаптической щели. В этом случае нервный импульс, вероятно, передается без участия медиаторов.

Через синапсы возбуждение может проходить только в одном направлении. Благодаря синапсам нейроны, соединяясь друг с другом, образуют рефлекторную дугу.

Нервные окончания являются окончаниями нервных волокон, которые благодаря особой структуре могут либо воспринимать раздражение, либо вызывать сокращение мускула или выделение секрета в железе. Окончания или, вернее, начала чувствительных отростков клеток в органах и тканях, воспринимающих раздражения, называют *чувствительными нервными окончаниями* или *рецепторами*. Окончания двигательных отростков нейронов, разветвляющиеся в мышцах или железах, называют *двигательными нервными окончаниями* или *эффекторами*. Рецепторы делятся на *экстерорецепторы*, воспринимающие раздражение из внешней среды, *проприорецепторы*, несущие возбуждение от органов движения, и *интерорецепторы*, воспринимающие раздражение от внутренних органов. Рецепторы обладают повышенной чувствительностью к определенным видам раздражений. Соответственно этому имеются механорецепторы, хеморецепторы и т. д. По строению рецепторы бывают простыми, или свободными, и инкапсулированными.

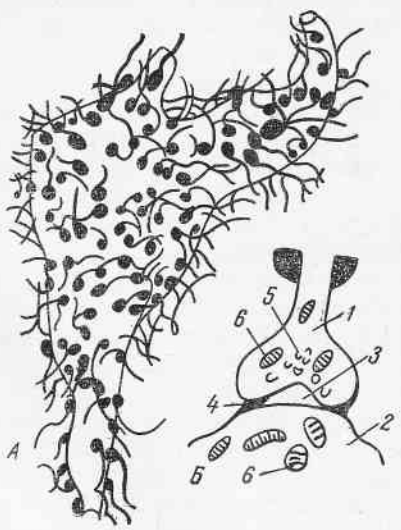


Рис. 75. Нервные окончания на поверхности клетки спинного мозга (*А*) и схема строения синапса (*Б*):

1 — первый полюс синапса (утолщенный конец аксона); *2* — второй полюс синапса (или дендрит второй клетки, или ее тело); *3* — синаптическая щель; *4* — утолщение соприкасающихся мембран, придающее прочность синаптическому соединению; *5* — синаптические пузырьки; *6* — митохондрии.

Свободные нервные окончания (рис. 76). Проникнув в ткань, нервное волокно чувствительного нерва освобождается от своих оболочек, и осевой цилиндр, многократно разветвляясь, свободно оканчивается в ткани отдельными веточками, или эти веточки, переплетаясь, образуют сети и клубочки. В эпителии «пятачка» свиньи чувствительные веточки заканчиваются дискоидальными расширениями, на которых, как на блюдечках, лежат особые чувствительные клетки (меркелевские).

Инкапсулированные нервные окончания очень разнообразны, но в принципе построены одинаково. В таких окончаниях чувствительное волокно освобождается от оболочек, и голый осевой цилиндр распадается на ряд

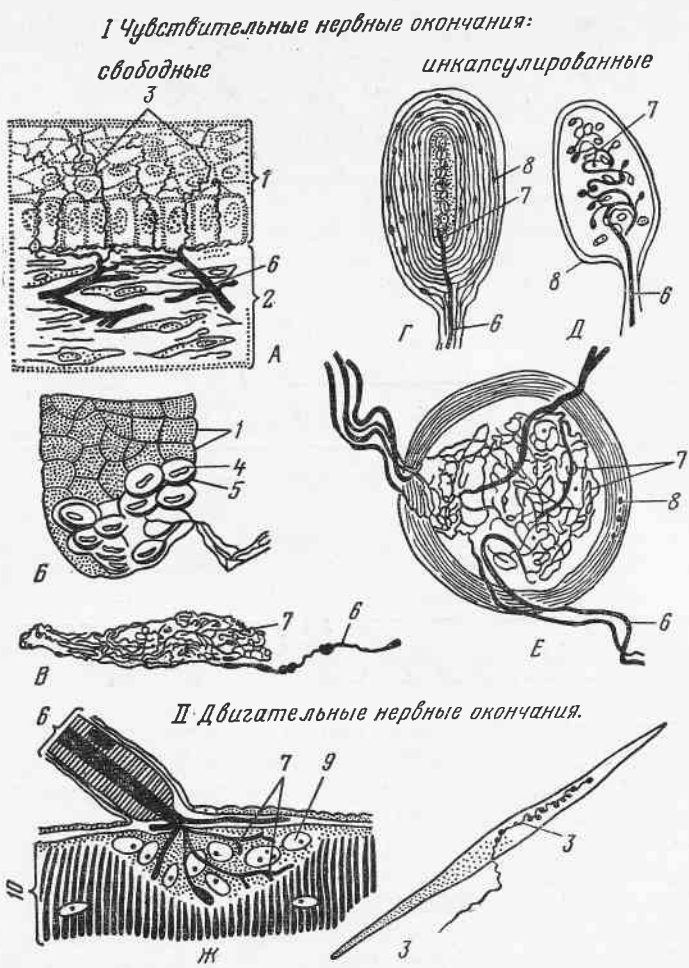


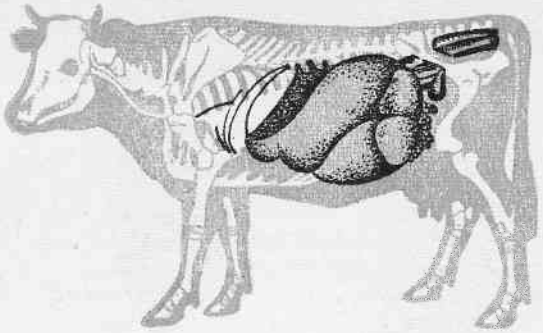
Рис. 76. Типы нервных окончаний:

I — **чувствительные нервные окончания — неинкапсулированные;** *А* — **в эпителии роговицы;** *Б* — **в эпителии «пятачка» свиньи;** *В* — **в перикарде лошади; инкапсулированные;** *Г* — Фатер-Починиево тельце; *Д* — **тельце Майснера;** *Е* — **тельце из соска овцы;** *II* — **двигательные нервные окончания;** *Ж* — в поперечнополосатом волокне; *3* — в гладкой мышечной клетке; *1* — эпителий; *2* — соединительная ткань; *3* — нервные окончания; *4* — меркелевская клетка; *5* — дискоидальное концевое расширение нервного окончания; *6* — нервное волокно; *7* — разветвление осевого цилиндра; *8* — капсула; *9* — ядро леммоцита; *10* — мышечное волокно.

веточек. Они погружаются во *внутреннюю колбу*, которая состоит из видоизмененных леммоцитов. Внутренняя колба окружена *наружной колбой*, состоящей из соединительной ткани.

В поперечнополосатой мышечной ткани чувствительные волокна оплетают сверху мышечные волокна, не проникая внутрь их, и образуют подобие веретена. Сверху веретено покрыто соединительнотканной капсулой.

Двигательные нервные окончания, или эффекторы, в гладкой мышечной ткани и железах обычно построены по типу свободных нервных окончаний. Хорошо изучены моторные окончания в поперечнополосатых мышцах. В месте проникновения двигательного волокна сарколемма мышечного волокна прогибается и одевает голый осевой цилиндр, распадающийся в этом месте на несколько веточек с утолщениями на концах.



Часть четвертая

АНАТОМИЯ

ПОНЯТИЕ ОБ ОРГАНАХ, СИСТЕМАХ ОРГАНОВ И ОБ ОРГАНИЗМЕ

Основными свойствами животного организма являются раздражимость, обмен веществ, размножение и движение. В многоклеточных, сложных организмах каждый из жизненных процессов выполняется *системой* специализированных органов. Так, раздражимость, обеспечивающая взаимоотношение организма с внешней средой, функциональная связь отдельных его органов и их регуляция осуществляются нервной системой с органами чувств и системой органов внутренней секреции. Большое значение в этом процессе имеет и кожный покров. Обмен веществ в сложных организмах обеспечивается системами органов пищеварения, дыхания, мочеотделения, крово- и лимфообращения под контролем нервной системы. Размножением ведает система органов размножения, регулируемая нервной системой. Различного вида движения производятся системой органов движения, также регулируемой нервной системой.

Органом называется часть тела животного, которая состоит из исторически развившегося в определенных условиях взаимоотношения различных тканей, объединенных в соответствующую форму и выполняющих специфическую для данного сочетания тканей функцию в связи с деятельностью организма (печень, зуб, мозг, мышца и др.). Под *системой органов* понимается совокупность различных органов, связанных между собой функционально и в большинстве случаев морфологически и выполняющих в организме один из основных жизненных процессов в связи с другими системами организма.

Совокупность же всех взаимодействующих исторически развившихся систем органов, проявляющих свою функцию в связи с определенным состоянием внешней среды, образует *сложный организм*.

Типы строения органов. Расположение, форма, происхождение, развитие органов одной и той же системы часто значительно различаются между собой (например, зубы, печень, кишечник относятся к системе орга-

нов пищеварения). Однако по строению органы различных систем можно свести к двум основным типам — *компактных* и *трубкообразных органов*.

Для типа компактных органов характерно наличие четырех тканей. Три из них — соединительная, кровь и нервная — общие для всех органов, четвертая — специфичная, связанная с функциональной особенностью органа. Соединительная ткань образует остов органа — оболочку и целый ряд прослоек, отходящих от этой оболочки внутрь органа (см. рис. 65). Во всяком органе имеется то ясно, то слабо выраженное углубление — ворота органа. Через них внутрь органа входят сосуды и нервы, которые располагаются в соединительных прослойках. Специфическая ткань органа находится между соединительнотканными прослойками и в разных органах различна. В мышцах — это мышечная ткань, в железах — железистая, в мозге — нервная, в связках — соединительная и т. д. Сосуды, проходящие по соединительнотканным прослойкам, приносят к каждой частице органа необходимые для жизнедеятельности питательные вещества и уносят отработанные продукты. Нервы связывают орган с центральной нервной системой, которая регулирует и согласует его деятельность с другими органами той же системы, с организмом в целом и с внешней средой.

Строение трубкообразных органов изложено на странице 281.

Органы, возникшие в процессе индивидуального развития, функционирующие и у взрослых животных являющиеся постоянными, называются *дефинитивными* (лат. definitivus — окончательный). Органы же, функционирующие в определенный период онтогенеза (главным образом в утробном периоде) и затем подвергающиеся обратному развитию, — временные, или *провизорные* (плодные оболочки). Их функции у взрослых особей выполняют дефинитивные органы.

Различают органы аналогичные и гомологичные, гомотипичные и гомодинамные. *Аналогичные* органы выполняют сходную функцию, но различны по своему происхождению (крыло птицы — преобразованная грудная конечность и крыло бабочки — складка кожного покрова). *Гомологичные* органы имеют общее происхождение (развиваются из одних и тех же зачатков) и строение. Их функции могут быть одинаковы или различны (грудная конечность млекопитающих и крыло птицы). *Гомотипичные* — это симметрично расположенные органы (при двусторонней симметрии и сходные по строению и функции) — правая и левая грудные конечности, правая и левая почки и т. д. *Гомодинамные* — повторяющиеся органы вдоль главной оси животного — грудные и тазовые конечности, позвонки. Встречаются также *рудиментарные* (лат. rudimentum — зачаток) органы, которые в процессе своего развития потеряли значение в организме. Они не развиваются, а остаются в зачаточном состоянии.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРОЕНИЯ ТЕЛА ЖИВОТНЫХ

У животных, которые развивались в условиях подвижной жизни, проявляются закономерности билатеральной, или боковой, симметрии и сегментального расчленения. Из всех закономерностей строения тела эти два закона особенно важны. Они помогают глубже познать строение организма.

Билатеральная симметрия проявляется в следующем. Животное вытянуто в длину и срединной сагиттальной плоскостью разделяется на две симметричные половины — правую и левую. Сходные по строению органы, но расположенные по обе стороны от срединной сагиттальной плоскости, считаются парными и называются антимерами (правая и левая грудная конечность, правая и левая почки и др.). Непарные органы, как правило, лежат в

срединной сагиттальной плоскости и разбиваются ею на две симметричные части. В черепе это будет затылочная и клиновидная кости, в стволовом скелете — все позвонки, язык, спинной и головной мозг и др. В ранний утробный период желудок и кишечник лежат в срединной сагиттальной плоскости, но с возрастом они усложняются, растут неравномерно, а кишечник образует многочисленные петли, которые сдвигаются в стороны. Закономерность затушевывается. Животные, построенные таким образом, имеют на переднем конце голову с органами чувств, а на заднем — хвост. Между ними находятся у рыб туловище, у млекопитающих шея и туловище. В полостях туловища скрыты внутренние органы.

Сегментальное расчленение. Тело дождевого червя состоит из сегментов. В каждом сегменте имеется одинаковое количество органов. У более организованных животных, в том числе и у позвоночных, в связи с усложнением всех систем сегментное строение их тела нарушается, или не везде отчетливо проявляется. У домашних млекопитающих это хорошо представлено в скелете. Можно увидеть сегменты и в других системах, в частности в нервной, кровеносной. Исходя из указанной закономерности, изучение стволового скелета обычно начинают с рассмотрения полного грудного сегмента, а затем при сравнении его с сегментами из других отделов стволового скелета выявляется редукция их элементов. Знание этих закономерностей намного облегчает изучение не только скелета, но и сосудистой, нервной и других систем. В одном и том же сегменте имеются органы разных систем и часто в одинаковых количествах; они часто носят и одинаковые названия.

ПЛОСКОСТИ ТЕЛА И ТЕРМИНЫ ДЛЯ ОБОЗНАЧЕНИЯ РАСПОЛОЖЕНИЯ ОРГАНОВ

Рассматривая тело позвоночных животных, можно ясно видеть, что оно имеет две симметричные половины — правую и левую. Если анатомически расчленить тело на все его составные части, то полной симметрии не окажется. Однако костный остов тела позвоночных животных и связанная с ним мышечная система, а также периферическая часть сосудистой и нервной систем в основном симметричные. Это обстоятельство значительно облегчает изучение строения тела животного и дает возможность применить термины, обеспечивающие более точное и единообразное описание строения и положения различных органов и их деталей у разных животных (рис. 77). Воображаемая плоскость, проведенная вертикально вдоль середины тела животного прямолинейно от рта до кончика хвоста и рассекающая его на две симметричные половины, называется *срединной* (медианной) *сагиттальной плоскостью* (*а—а*). Направление той или иной детали описываемого органа в сторону медианной плоскости называют *медиальным* (*9*), а направление в боковую, наружную, сторону — *латеральным* (*10*).

Рассматривая скелет животного и связанные непосредственно с ним периферические части сосудистой и нервной систем, частично и мышечную, можно видеть, что тело животного состоит из нескольких почти одинаковых рядом лежащих частей — *сегментов* (segméntum) — отрезок). Воображаемые плоскости, проведенные вертикально поперек тела животного, делящие его на ряд близких по строению отрезков, называются *сегментальными* (*б—б*). Направление от сегментальной плоскости в сторону головы, или, точнее, черепа (cránium), называется краниальным (*3*), а направление в сторону хвоста (cáuda) — *каудальным* (*5*). Подобные направления на черепе имеют новые термины; направление в сторону крайней передней точки черепа называется *оральным* (os — рот, корень слова or), то есть в сторону рта, или *на-*

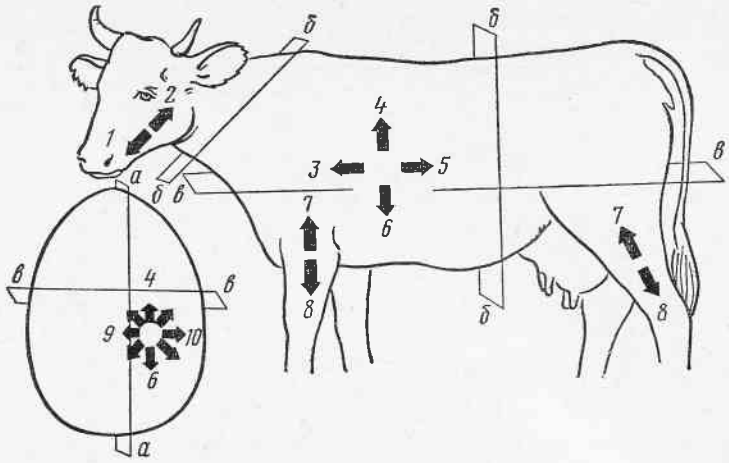


Рис. 77. Плоскости тела и направления расположения органов.

Плоскости: *а—а* — срединная сагиттальная; *б—б* — сегментальные; *в—в* — фронтальные. Направления: *1* — оральное (назальное); *2* — аборальное; *3* — краниальное; *4* — дорсальное; *5* — каудальное; *6* — вентральное; *7* — проксимальное; *8* — дистальное; *9* — медиальное; *10* — латеральное.

зальным (násus — нос), то есть в сторону носа (*1*). Противоположное направление называется *аборальным* (ab — от +os — рот), то есть в противоположную от рта сторону (*2*). Воображаемая плоскость, проведенная вдоль тела животного горизонтально (при горизонтально вытянутой голове), то есть перпендикулярно к первым двум плоскостям и параллельно лбу, называется *фронтальной* (лат. frons — лоб, корень слова front), то есть параллельной лбу (*в—в*). Направление от фронтальной плоскости в сторону спины (dórsum) называется *дорсальным* (*4*), а в сторону живота (venter) — *вентральным* (*6*). В зависимости от положения органов возможна различная комбинация из этих терминов.

Расположение различных деталей органов разных животных определяют рядом других терминов. Так, более близкое положение той или иной детали органа к осевому скелету обозначают термином *проксимальной* (*7*) (лат. proximus — ближайший), противоположное положение называют *дистальным* (*8*) (distalis — отдаленный). Для обозначения задней поверхности конечностей приняты термины: *волярная* (пальмарная), то есть ладонная, поверхность — на грудной конечности, соответствующей руке человека (vola, palma — ладонь), и *плантарная*, то есть подошвенная, поверхность (planta — стопá, подошва) — на тазовой конечности.

ОТДЕЛЫ И ОБЛАСТИ ТЕЛА ЖИВОТНОГО И КОСТНАЯ ОСНОВА ИХ

Тело позвоночных животных делят на осевую часть и конечности. ***Осевая часть*** низших позвоночных—рыб—состоит из головы, туловища и хвоста. У млекопитающих, кроме головы и хвоста, различают шею и туловище. Шея, туловище и хвост образуют ствол тела. Каждый из перечисленных отделов тела, в свою очередь, делится на области (или звенья, стати). Основой их в большинстве случаев являются различные костные или хрящевые образования скелета.

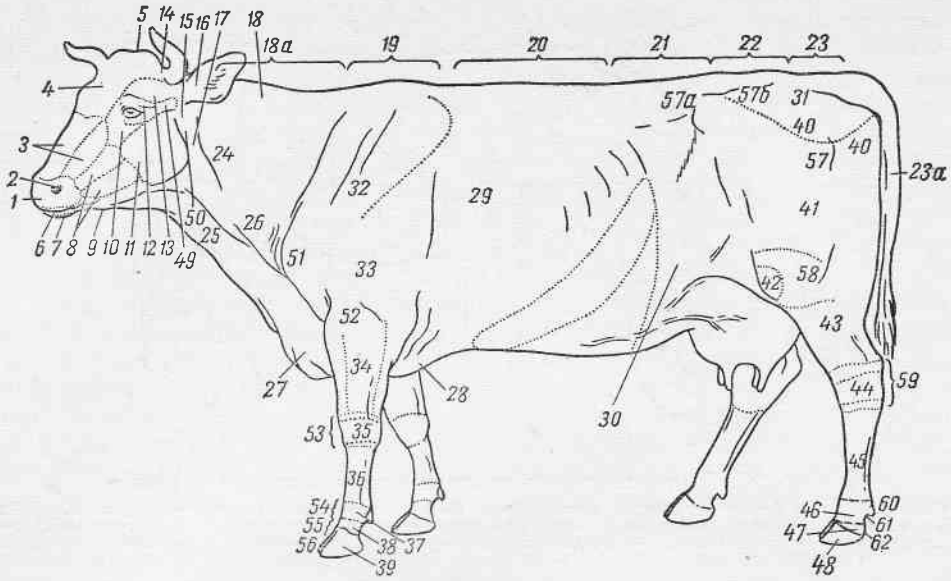


Рис. 78. Деление тела млекопитающих на области и звенья.

Области головы: *1* — верхней губы; *2* — ноздрей; *3* — носовая; *4* — лобная; *5* — затылочная; *6* — нижней губы; *7* — подбородочная; *8* — щечная; *9* — подчелюстная; *10* — подглазничная; *11* — жевательной мышцы; *12* — век; *13* — височная; *14* — теменная; *15* — околоушная; *16* — ушной раковины; *17* — гортанная; области шеи *(18а)* и туловища; *18* — выйная; *19* — холка; *20* — спина; *21* — поясница; *22* — крестец; *23* — корень хвоста; *23а* — хвост; *24* — плечеголовной мышцы; *25* — нижняя шейная; *26* — трахеальная; *27* — предгрудинная; *28* — грудинная; *29* — реберная (боковая грудная); *30* — живот; *31* — ягодичная; *22, 23, 31* — круп; звенья грудной конечности: *32* — область плечевого пояса (область лопатки); *33* — плечо; *34* — предплечье; *35* — запястье; *36* — пясть; *37* — проксимальная фаланга пальца (луто); *38* — средняя фаланга пальца; *39* — дистальная фаланга пальца (снаружи копыто); *35, 36, 37, 38, 39* — кисть; *37, 38, 39* — палец грудной конечности; звенья тазовой конечности: *40* — тазовый пояс; *41* — бедро; *42* — область коленной чашки; *43* — голень; *44* — заплюсна; *45* — плюсна; *46* — проксимальная фаланга пальцев; *47* — средняя фаланга пальцев; *48* — дистальная фаланга пальца (снаружи копыто); *44, 45, 46, 47, 48* — стопа; *46, 47, 48* — палец тазовой конечности; суставы: *49* — челюстной; *50* — затылочно-шейный; *51* — плечевой; *52* — локтевой; *53* — запястный; *54* — проксимальной фаланги пальцев (путовый); *55* — средней фаланги (венечный); *56* — дистальной фаланги (копытный); *57* — тазобедренный; *57а* — маклок; *57б* — подвздошный гребень; *58* — коленный; *59* — заплюсневый (скакательный); *60* — проксимальной фаланги (путовый); *61* — средней фаланги (венечный); *62* — дистальной фаланги (копытный).

Голова (лат. — cáput, греч. — kephalé). Костный остов ее — *череп* (cránium) делится на мозговой (место, где располагается головной мозг) и лицевой отделы (остов ротовой и носовой полостей). В *мозговом отделе* различают области: затылочную (рис. 78—*5*), теменную (*14*), лобную (*4*), височную (*13*), околоушную (*15*) и области ушной раковины (*16*). На *лицевом отделе* головы выделяют носовую область, или нос (*3*), с областью ноздрей (*2*), области верхней (*1*) и нижней (*6*) губ, подглазничную (*10*), щечную (*8*) и область жевательной мышцы (*11*), подбородочную (*7*) и подчелюстную (*9*). Остовом всех перечисленных областей являются большей частью одноименные кости того или другого отдела черепа, частично хрящевые образования и некоторые мягкие органы (рис. 79).

Шея — cérvix s. cóllum (рис. 78—*18,а*) — делится на верхнюю шейную область (*18*), области плечеголовной мышцы (*24*) и нижнюю шейную область (*25*), на которой различают гортанную (*17*) и трахеальную области (*26*). Костную основу шеи составляют шейные позвонки (рис. 79—*3*).

Туловище состоит из отделов: грудного, брюшного и тазового. *Грудной отдел* содержит спину и грудь, его часто называют *спинно-грудным* (рис. 78—*19, 20, 27, 28, 29*). Он расположен между шеей (*18а*) и поясницей (*21*).

Костный остов его составляют: сверху — *грудные*, или спинные, *позвонки*— vértebrae thoracales (рис. 79—*4*), с боков — *ребра* (*5*) и снизу — *грудная кость*, (*6*, *7*, *8*). Все вместе они составляют *грудную клетку*. Верхняя часть спинно-грудного отдела — *спина* (рис. 78—*20*). Передняя ее часть, у копытных более высокая и изогнутая, выделяется под названием *холки* (*19*). Костным остовом ее являются первые грудные позвонки с их более длинными остистыми отростками (рис. 79—*4*). Остальные грудные позвонки у копытных составляют остов задней части спины, которая бывает ниже холки и более прямолинейной. С боков в спинно-грудном отделе различают: боковые грудные, или *реберные*, области (рис. 78—*29*), снизу и спереди — *предгрудинную* (соколок *27*) и сзади — *грудинную* (*28*) области. Костным остовом реберных областей являются *ребра* (рис. 79—*5*), а грудинной области — грудная кость (*6*, *7*, *8*). *Боковые грудные* (реберные) области в передней части прикрыты областями плечевого пояса (лопатки) (рис. 78—*32*) и плеча (*33*).

Брюшной отдел включает в себя поясницу и живот (брюхо), его также называют *пояснично-брюшным*. Он имеет костный остов только в верхней части, то есть в пояснице — lùmbus, состоящий из поясничных позвонков (рис. 79—*9*).

Тазовый отдел состоит из крестца (рис. 78—*22*) и тазового пояса. Костной основой крестца служат крестцовые позвонки, сросшиеся в одну *крестцовую кость* (рис. 79—*10*). Тазовый пояс возник в связи с развитием конеч-

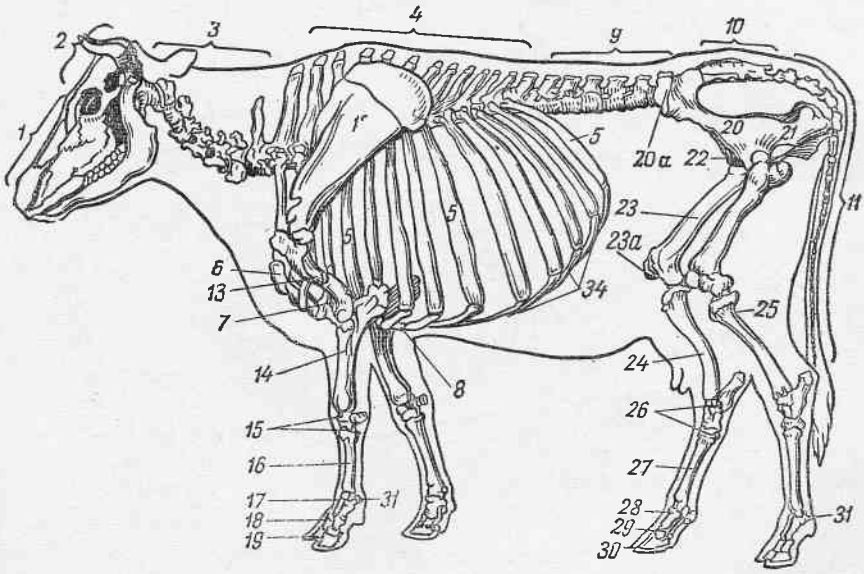


Рис. 79. Деление скелета коровы на отделы и звенья.

Череп: *1* — лицевой отдел черепа; *2* — мозговой отдел черепа; кости туловища: *3* — шейные позвонки; *4* — грудные (спинные) позвонки; *5* — ребра; *6* — рукоятка грудной кости; *7* — тело грудной кости; *8* — мечевидный хрящ; *4, 5, 6, 7, 8* — грудная клетка; *6, 7, 8* — грудная кость (грудина); *9* — поясничные позвонки; *10* — крестцовая кость; *11* — хвостовые позвонки; *3, 4, 9, 10, 11* — позвоночный столб; кости грудной конечности: *12* — лопатка; *13* — плечевая кость; *14* — кости предплечья; *15* — кости запястья; *16* — кости пясти; *17* — кости проксимальной фаланги пальцев (путовые); *18* — кости средней фаланги пальцев (венечные); *19* — кости дистальной фаланги пальцев (копытные); *15—19* — кости кисти; *17, 18, 19* — кости пальцев; кости тазовой конечности: *20* — подвздошная; *20а* — маклок; *21* — седалищная; *22* — лонная; *20—22* — кости тазового пояса; *23* — бедренная кость; *23а* — коленная чашка; *24* — большеберцовая; *25* — малоберцовая; *24—25* — кости голени; *26* — кости заплюсны; *27* — кости плюсны; *28* — кости проксимальной фаланги пальцев (путовые кости); *29* — кости средней фаланги пальцев (венечные кости); *30* — кости дистальной фаланги пальцев (копытные); *26—30* — кости стопы; *28—30* — кости пальцев; *31* — сезамовидные кости проксимальной фаланги; *34* — реберная дуга.

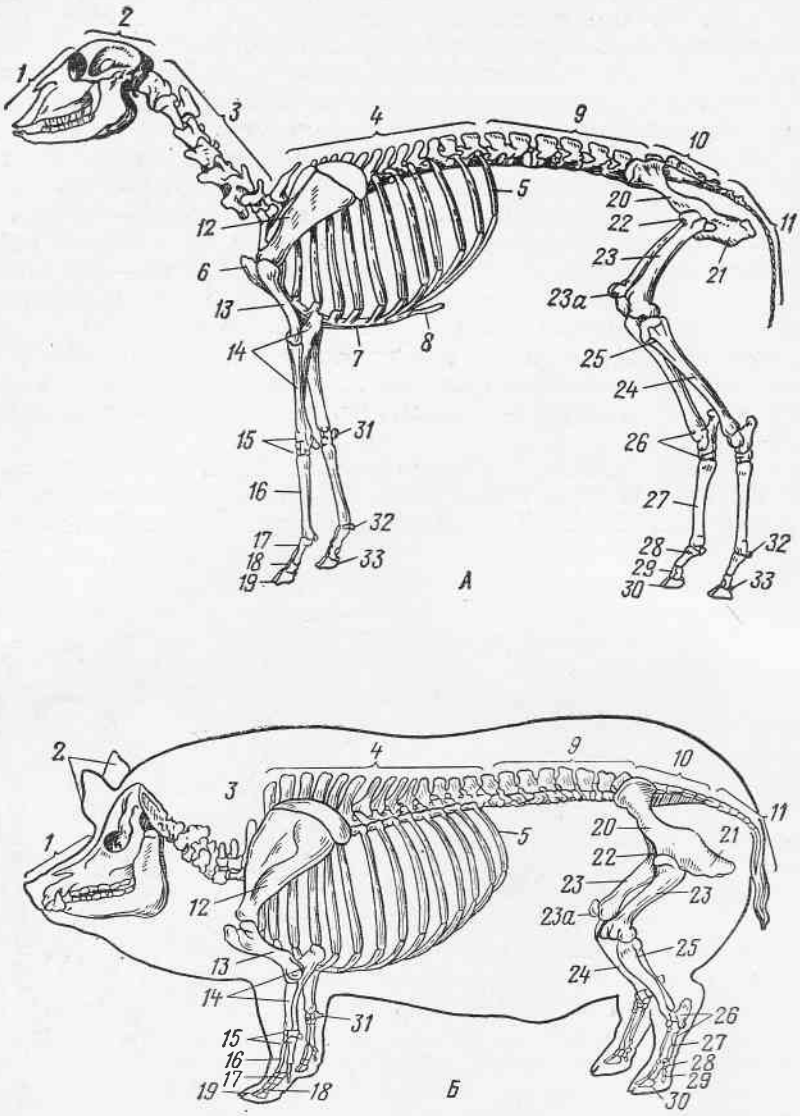


Рис. 80. Скелет овцы (*А*) и свиньи (*Б*).

Череп: *1* — лицевой отдел черепа; *2* — мозговой отдел черепа; кости туловища: *3* — шейные позвонки; *4* — грудные (спинные) позвонки; *5* — ребра; *6* — рукоятка грудной кости; *7* — тело грудной кости; *8* — мечевидный хрящ; *4, 5, 6, 7, 8* — грудная клетка; *6, 7, 8* — грудная кость (грудина); *9* — поясничные позвонки; *10* — крестцовая кость; *11* — хвостовые позвонки; *3, 4, 9, 10, 11* — позвоночный столб; кости грудной конечности: *12* — лопатка; *13* — плечевая кость; *14* — кости предплечья; *15* — кости запястья; *16* — кости пясти; *17* — кости проксимальной фаланги пальцев (путовые); *18* — кости средней фаланги пальцев (венечные); *19* — кости дистальной фаланги пальцев (копытные); *15—19* — кости кисти; *17—19* — кости пальцев; кости тазовой конечности: *20* — подвздошная; *21* — седалищная; *22* — лонная; *20—22* — кости тазового пояса; *23* — бедренная кость; *23а* — коленная чашка; *24* — большеберцовая; *25* — малоберцовая; *24—25* — кости голени; *26* — кости заплюсны; *27* — кости плюсны; *28* — кости проксимальной фаланги пальцев (путовые кости); *29* — кости средней фаланги пальцев (венечные кости); *30* — кости дистальной фаланги пальцев (копытные); *26—30* — кости стопы; *28—30* — кости пальцев; *31* — запястная добавочная кость; *32* — сезамовидные кости проксимальной фаланги; *33* — сезамовидная кость дистальной фаланги.

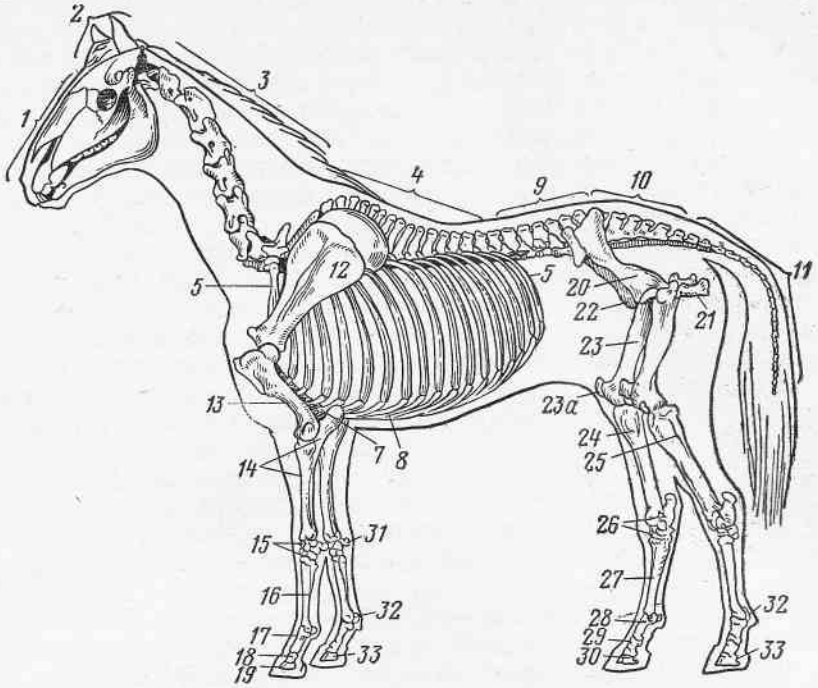


Рис. 81. Скелет лошади.

Череп: 1 — лицевой отдел черепа; *2* — мозговой отдел черепа; кости туловища: *3* — шейные позвонки; *4* — грудные (спинные) позвонки; *5* — ребра; *7* — тело грудной кости; *8* — мечевидный хрящ; *4, 5, 7, 8* — грудная клетка; *7—8* — грудная кость (грудина); *9* — поясничные позвонки; *10* — крестцовая кость; *11* — хвостовые позвонки; *3, 4, 9, 10, 11* — позвоночный столб; кости грудной конечности: *12* — лопатка; *13* — плечевая кость; *14* — кости предплечья; *15* — кости запястья; *16* — кости пясти; *17* — кости проксимальной фаланги пальцев (путовые); *18* — кости средней фаланги пальцев (венечные); *19* — кости дистальной фаланги пальцев (копытные); *15—19* — кости кисти; *17—19* — кости пальцев, кости тазовой конечности: *20* — подвздошная; *21* — седалищная; *22* — лонная; *20, 21, 22* — кости тазового пояса; *23* — бедренная кость с коленной чашкой (*а*); *24* — большеберцовая; *25*—малоберцовая; *24, 25*—кости голени; *26*—кости заплюсны; *27* — кости плюсны; *28* — кости проксимальной фаланги пальцев (путовые кости); *29* — кости средней фаланги пальцев (венечные кости); *30* — кости дистальной фаланги пальцев (копытные); *26—30* — кости стопы; *28—30* — кости пальцев; *31* — запястная добавочная кость; *32* — сезамовидные кости проксимальной фаланги; *33* — сезамовидная кость дистальной фаланги.

ностей и в процессе эволюции врос в туловище, служит стенками тазовой полости, состоит из одноименных костей.

Хвост — càuda у разных животных имеет различную длину. Костным остовом его являются *хвостовые позвонки* (рис. 79, 80, 81—*11*). На хвосте различают корень, тело и кончик.

Конечности. У наземных животных различают передние, или грудные, и задние, или тазовые, конечности (рис. 78). Они состоят из плечевого (*32*) и тазового *поясов* (*40*), которыми соединяются со стволовой частью туловища, и *свободных конечностей*. Свободные конечности делятся на *основной поддерживающий столб*, удерживающий стволовую часть тела животного над землей, и *кисть* (на грудной конечности) (*35—39*), или *стопу* (*44—48*) (на тазовой конечности); последними низшие позвоночные и некоторые млекопитающие непосредственно опираются о почву. Основной поддерживающий столб состоит из двух звеньев. Верхнее звено его на грудной конечности — *плечо* (*33*), а на тазовой — *бедро* (*41*), нижнее — *предплечье* на грудной конечности (*34*) и *голень* на тазовой (*43*).

1. ***Грудная конечность*** называется так потому, что соединяется плечевым поясом с грудной клеткой.

Костный остов **области плечевого пояса** (*32*) у низших позвоночных состоит из трех костей: лопатки, ключицы и коракоидной. У копытных животных, конечности которых приспособлены только для поступательного движения, костный остов плечевого пояса представлен одной лопаткой (рис. 79—*12*). У домашних млекопитающих неполно развитая ключица встречается только у животных, обладающих разнообразными движениями грудной конечности, например у кошек. Коракоидная кость у большинства млекопитающих редуцирована до небольшого остатка, сросшегося с нижним концом лопатки,— коракоидного отростка. Поэтому область плечевого пояса у сельскохозяйственных животных называют просто *областью лопатки*.

Плечо — brachium (рис. *78—33*) — расположено ниже плечевого пояса и имеет форму неправильного треугольника, обращенного основанием вниз, а вершиной к задневерхнему углу лопатки. Костный остов плеча — плечевая кость — os brachii (рис. 79—*13*). У копытных плечо не вполне свободное, так как расположено на наружной боковой поверхности грудной области и покрыто вместе с последней одним общим пластом кожи.

Предплечье — antebrachium — у всех животных расположено свободно, вне кожного туловищного мешка (рис. 78—*34*). Основа его — две кости предплечья: лучевая — radius и локтевая — ulna (рис. 79—*14*).

Кисть — manus — делится на ряд звеньев: запястье, пясть и пальцы. Запястье — carpus (рис. 78—*35*) — представляет собой короткое утолщенное звено в середине свободной грудной конечности. В своей основе имеет два ряда мелких костей запястья — ossa carpi (рис. 79—*15*). Пясть — metacarpus (рис. 78—*36*) — наиболее длинное звено из всех нижележащих звеньев конечности. Костный остов у разных животных состоит из различного количества пястных костей — ossa metacarpi (рис. 79—*16*). Пальцы — digiti (рис. 78) — называются порядковыми числительными, при этом счет их начинается с внутренней стороны. У разных видов животных их бывает различное количество (от одного до пяти). Каждый палец, кроме первого, состоит из трех члеников, называемых *проксимальной*, *средней* и *дистальной фалангами*: phalanx proximalis (*37*), media (*38*) и distalis (*39*). В основе каждой фаланги лежат кости того же названия (рис. 79), то есть os phalangis proximalis (*17*), mediae (*18*) и distalis (*19*).

2. ***Тазовая конечность.*** Кости **тазового пояса** (рис. 79, 80, 81—*20—22*) совместно с крестцовой костью (*10*) и первыми хвостовыми позвонками (*11*) образуют костный остов полости, имеющей у приматов вид таза, поэтому и называемый тазовым. Состоит из трех парных костей: подвздошной (*20*), седалищной (*21*) и лонной (*22*), срастающихся на каждой стороне в одну *безымянную кость* — os coxae. Подвздошная и седалищная кости являются остовом *ягодичной области* (рис. 78—*31*), или области тазового пояса, которая своей медиальной стороной граничит с крестцом (*22*) и началом хвоста (*23*). Ягодичные области обеих сторон вместе с крестцом и началом хвоста у копытных выделяются в особую область — *круп* — croup (*22, 23, 31*).

Бедро — femur (*41*) — расположено под тазом. Основу его составляет *бедренная кость* — os femoris (рис. 79—*23*). У копытных бедро, как и плечо, в своей значительной части не отделяется от туловища в действительно свободное звено и покрыто вместе с туловищем общим пластом кожи.

Голень — crus (рис. 78—*43*) — в основе имеет две кости: *большеберцовую* tibia — и *малоберцовую* — fibula (рис. 79—*24, 25*).

Стопа — pes, pedis, как и кисть, делится на три звена — заплюсну, плюсну и пальцы. Заплюсна — tarsus (рис. 78—*44*) — представляет

собой несколько утолщенное короткое звено, расположенное приблизительно на середине свободной тазовой конечности. Ее костный остов — три ряда костей заплюсны ossa tarsi (рис. 79—*26*). П л ю с н а — metatarsus (рис. 78—*45*) — во многом сходна с пястью. Костную основу ее составляют кости плюсны — ossa metatarsi (рис. 79—*27*). Количество костей плюсны у разных видов животных различно (от одной до пяти). П а л ь ц ы тазовой конечности и их костная основа у копытных в основном сходны с тем, что описано на грудной конечности (рис. 78—*46*, *47*, *48* и рис. 79—*28*, *29*, *30*).

СИСТЕМА ОРГАНОВ ПРОИЗВОЛЬНОГО ДВИЖЕНИЯ

Система органов произвольного движения формирует внешний облик тела животного и состоит из скелета и мышц. Этой системой обеспечиваются передвижение животного, захват и пережевывание пищи, акты вдоха и выдоха, движение глазного яблока, век, ушей и хвоста. Она имеет огромное практическое значение в зоотехнии, так как органы этой системы составляют основу учения об экстерьере сельскохозяйственных животных. Кроме того, мышцы являются основной частью наиболее ценного продукта питания человека — мяса. Деятельность системы органов произвольного движения неразрывно связана с сосудистой системой, доставляющей ей необходимые питательные вещества и отводящей из нее продукты жизнедеятельности; она возбуждается и регулируется нервной системой. Раздел анатомии, изучающий кости, называется *остеологией* (osteon — кость, logos — учение), соединение костей — *синдесмологией* (syndesmos — связка), мышцы — *миологией* (mys, myos — мышца).

1. СКЕЛЕТ

Скелет (греч. skeletós — иссохший, мумия) состоит преимущественно из костей, а также из хрящей и связок. Является твердой основой тела животного. Он формирует защитные стенки для ряда важнейших органов, например головного и спинного мозга, некоторых органов чувств, сердца и легких, органов кроветворения — костного мозга и пр. (рис. 79, 80, 81). Кости, их бугры и отростки образуют места прикрепления мышц. Хорошо прощупываемые под кожей, они являются ориентирами для определения положения внутренних органов и для зоотехнических измерений.

Общая характеристика костей. **Форма и строение костей.** В зависимости от функции и положения в скелете кости имеют различную форму. Выполняющие преимущественно защитную функцию или образующие широкие площадки для закрепления на них мощных мышц, кости имеют *пластинчатую* форму. Это кости черепа и кости поясов конечностей. Стенки этих костей состоят из двух плотных пластинок *компактного вещества* (substantia compacta), которые иногда тесно сливаются между собой или расходятся и образуют небольшие полости, заполненные тонкими перекладинами *губчатого вещества* (substantia spongiosa). Иногда такие полости оказываются очень значительными и заполняются воздухом. Их называют синусами, пазухами или пещерами (рис. 104—*6*, *17*, *21*). *Синусы* (sinus) в одних случаях облегчают кости, в других, не увеличивая массу костей при увеличении их размера, создают большую площадь для прикрепления мышц.

Кости, обеспечивающие опорную функцию и передвижение животного, — *длинные*, преимущественно *трубчатой*, близкой к цилиндрической формы. Такая форма свойственна большинству костей конечностей. Концы таких

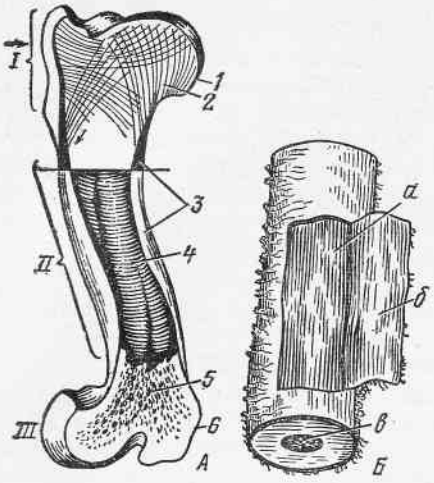


Рис. 82.

А — распил плечевой кости (верхний конец схематизирован): *1* — тонкий слой плотного костного вещества проксимального эпифиза (*I*); *2* — губчатое костное вещество проксимального эпифиза; *3* — толстый слой плотного костного вещества диафиза (*II*); *4* — полость трубчатой кости, заполненная костным мозгом; *5* — губчатое костное вещество дистального эпифиза (*III*); *6* — тонкий слой компактного костного вещества дистального эпифиза; *Б* — отрезок трубчатой кости с надкостницей: *а* — кость; *б* — вырезанная и отвернутая часть надкостницы; *в* — костная полость.

костей называют *эпифи́зами* (рис. 82 — *1*, *5*), основную же массу кости, или тело, — *диафи́зом* (*3*). Внутри трубчатых имеется полость, заполненная костным мозгом (*4*).

В организме животных встречаются и такие кости, у которых длина, толщина и ширина оказываются почти одинаковыми и незначительными, поэтому их называют *ко́ротки́ми*. Для коротких костей характерно наличие тонких стенок, состоящих из компактного вещества, и большого количества губчатого вещества внутри кости. Вследствие такой структуры и большого количества по-разному скошенных суставных поверхностей короткие кости, как и эпифизы длинных костей, оказываются хорошо приспособленными к выполнению буферной функции — смягчению различных толчков при движении животного. К костям этого типа относятся тела позвонков, кости запястья и заплюсны.

В связи с разнообразными функциями костей, и даже одной и той же кости, формы их очень разные. Поэтому нельзя все кости отнести к отмеченным выше типам (например, височные кости, ребра, позвонки в целом, а не одни их тела и др.). В нормально развитых костях животного имеется определенное соотношение органических и неорганических веществ, которое с возрастом изменяется. Так, количество компактного вещества бедренной кости лошади до 13 лет увеличивается, а затем уменьшается (М. И. Лебедев). При недостатке органических веществ кости становятся хрупкими, ломкими, при недостатке неорганических веществ они, наоборот, оказываются слишком гибкими, и под тяжестью тела растущего животного кости конечностей изгибаются. Нормальное соотношение составных элементов кости зависит от условий кормления и содержания животного и от условий его эксплуатации. Недокармливание не только отражается на величине и пропорциях скелета, но и на химическом составе костной ткани.

Строение надкостницы (periósteum). Снаружи кость покрыта оболочкой, называемой *надкостницей* (*Б—б*) или периостом (греч. peri — вокруг+ +ostéon—кость). Надкостница состоит из двух слоев: наружного — плотного соединительнотканного, или фиброзного, с большим количеством кровеносных сосудов, которые вместе с волокнами фиброзного слоя надкостницы входят внутрь кости, и внутреннего, прилегающего непосредственно к кости эластического слоя с малым количеством сосудов. Надкостница имеет огромное значение в жизнедеятельности кости. Во-первых, на ее внутреннем слое имеются клетки-костеобразователи — остеобласты, за счет которых в основном и растет компактное вещество кости в толщину; во-вторых, через надкостницу в кость проходят нервы и сосуды, регулирующие и обеспечива-

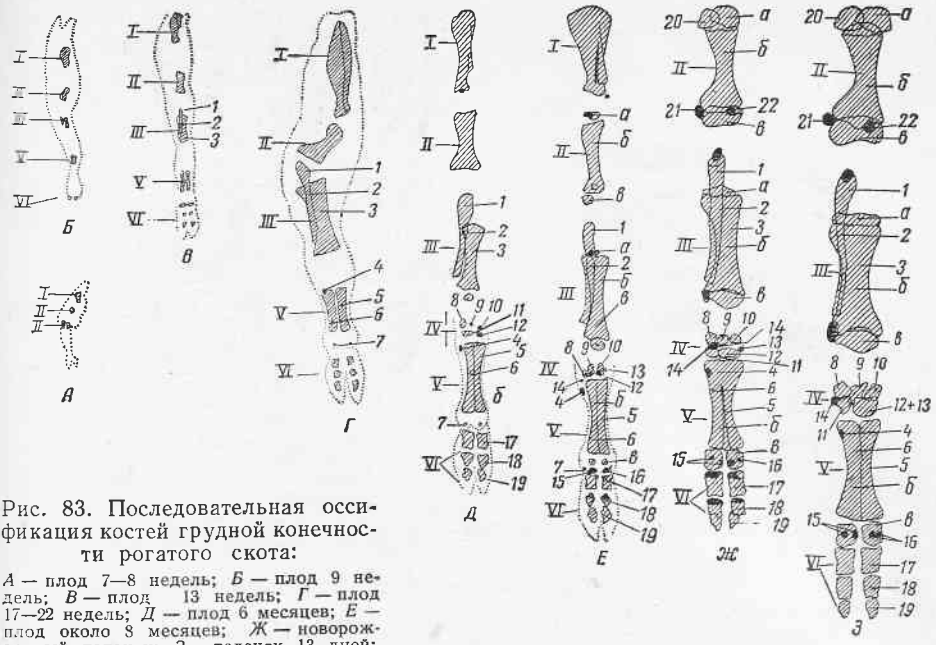


Рис. 83. Последовательная оссификация костей грудной конечности рогатого скота:

А — плод 7—8 недель; *Б* — плод 9 недель; *В* — плод 13 недель; *Г* — плод 17—22 недель; *Д* — плод 6 месяцев; *Е* — плод около 8 месяцев; *Ж* — новорожденный теленок; *З* — теленок 13 дней: *I* — лопатка; *II* — плечевая кость; *III* — кости предплечья; *IV* — кости запястья; *V* — кости пясти; *VI* — кости третьего пальца (справа) и четвертого пальца (слева); *1* — локтевой бугор; *2* — локтевая кость; *3* — лучевая кость; *4* — пястная пятая кость; *5* — пястная третья кость; *6* — пястная четвертая кость; *7* — сезамовидные кости проксимальной фаланги четвертого и проксимальной фаланги третьего пальцев; *8* — запястная локтевая; *9* — запястная промежуточная; *10* — запястная лучевая; *11* — запястная четвертая; *12* — запястная третья; *13* — запястная вторая; *14* — запястная добавочная; *15* — сезамовидные кости проксимальной фаланги четвертого пальца; *16* — сезамовидные кости проксимальной фаланги третьего пальца; *17* — путовая кость; *18* — венечная кость; *19* — копытная кость; *20* — большой бугор; *21* — латеральный надмыщелок; *22* — медиальный надмыщелок; *а* — проксимальный эпифиз; *б* — диафиз; *в* — дистальный эпифиз (И. Колда).

ющие обмен веществ в кости и ее жизнедеятельность. Этими сосудами надкостница неразрывно связывается с компактным веществом кости. Кость без надкостницы, как дерево без коры, существовать не может. Надкостница же с аккуратно вылущенной из нее костью вновь образовать кость за счет неповрежденных клеток своего внутреннего слоя.

На наружной поверхности костей имеются питательные отверстия, через которые проходят кровеносные сосуды к костному мозгу.

Развитие, окостенение и рост костей. Большинство костей в своем развитии проходит три стадии — соединительнотканную, хрящевую и костную— и имеют два вида, или типа, окостенения — энхондральный и перихондральный. Окостенение трубчатых костей обычно происходит из трех различных очагов — из центра диафи́за и их обоих эпифи́зов (рис. 83). Многие отростки костей имеют свои очаги окостенения — апофи́зы. Позвонок окостеневает из многих очагов. В большинстве случаев различают три основных очага окостенения: для тела, головки и ямки позвонка. Между телом и эпифизарными концами позвонка, как и в трубчатых костях, долго сохраняется хрящевая прослойка, за счет которой растет тело позвонка в длину. Окостенение ребер у разных животных происходит неодинаково. Позвоночный конец реберной кости имеет 2—3 очага окостенения — в теле, головке и иногда в бугорке ребра. Стернальный конец реберной кости окостеневает или за счет очага окостенения тела ее, или за счет самостоятельного очага окостенения (Г. Г. Воккен). Полное окостенение костей скелета наступает у рогатого скота к $4^1/_2$, у свиней к $2^1/_2$, у лошадей к 5 годам.

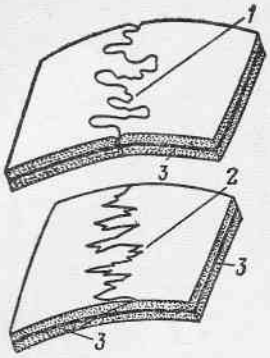


Рис. 84. Схема швов на местах соединения плоских костей:

1 — зубчатый шов; *2* — чешуйчатый шов; *3* — губчатое вещество (диплое) между компактными листочками плоской кости.

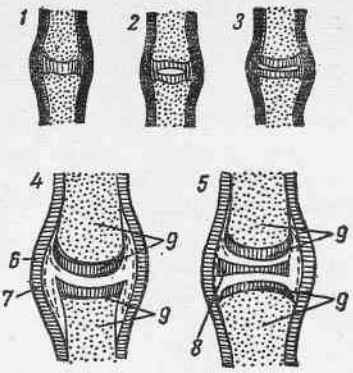


Рис. 85. Развитие сустава:

1 — суставные концы костей соединены промежуточной тканью; *2* — возникновение суставной полости; *3* — дальнейшее развитие суставной полости; *4* — сформированный простой сустав; *5* — сложный сустав; *6* — капсула сустава; *7* — синовиальный слой ее; *8* — мениск; *9* — концы костей, покрытые гиалиновым хрящом.

Знание времени и порядка появления очагов окостенения имеет большое практическое значение. Если сроки появления очагов окостенения нарушаются, то это свидетельствует о неправильном развитии скелета животных. Применяя метод рентгеноскопии или рентгенографии, можно контролировать влияние кормления, тренинга и условий содержания на развитие скелета растущего животного. Последовательность закладки энхондральных очагов окостенения связана с породными особенностями животных. По времени появления очагов окостенения и по темпам дифференциации костного скелета млекопитающих можно разделить на четыре группы (Г. Г. Воккен). Копытные относятся к группе животных, у которых появление и формирование очагов окостенения заканчивается ко времени рождения. Наблюдаются также половые различия в окостенении скелета: окостенение у самок начинается раньше, чем у самцов того же возраста. Различное питание беременной самки также накладывает отпечаток на развитие скелета плода (Ф. Н. Кучерова, Р. С. Бутаева, П. А. Глаголев, З. М. Давыдова, В. И. Ипполитова).

Все эти данные о зависимости роста скелета от условий внешней среды создают предпосылки для направленного выращивания молодняка.

Соединение костей в скелете в основном бывает двух типов: непрерывное с образованием сращений и прерывистое — с формированием суставов.

Непрерывные соединения (*синартрозы*) образуются посредством соединительной, хрящевой и костной ткани. Указанные ткани располагаются сплошным слоем между соединяющимися костями, образуя неподвижные или малоподвижные соединения. На черепе имеются швы. Это такие непрерывные соединения, которые имеют между костями промежуточную ткань в виде небольшой прослойки. Швы бывают гладкие, зубчатые и чешуйчатые (рис. 84—*1*, *2*). Гладкий шов без зубцов, соединяющиеся кости прилегают друг к другу гладкими краями. В зубчатом шве зубцы одной кости располагаются между зубцами другой. Чешуйчатый шов образуется наложением края одной кости на край другой, причем эти поверхности шероховатые. Соединение костей посредством соединительной ткани — *синдесмозы* — имеются между лучевой и локтевой костями копытных животных и костями черепа.

Сращение костей посредством хрящевой ткани называется *синхондрозом*. При наличии очень малой хрящевой прослойки подвижность между костями почти отсутствует. Большое количество хрящевой спайки обусловливает слабую подвижность костей, что отмечают при соединениях между собой тел позвонков. Соединение посредством хрящевой ткани безымянных костей тазового пояса по линии шовных ветвей с формированием полости внутри волокнистого хрящевого слоя является как бы переходом от непрерывного соединения к прерывистому и называется симфизом — *лонным сращением*. Оно лучше развито у самок. Синдесмозы и синхондрозы с возрастом и в патологических случаях также могут окостеневать. Такое явление называется *синостозом*.

Подвижные соединения костей, или *суставы* (*диартрозы*), развиваются также из сращения (рис. 85). В таких случаях в центре соединительной (мезенхимной) прослойки между костями образуется щель — *суставная полость* (*2*), которая постепенно увеличивается к периферии. Концы соприкасающихся костей покрываются суставным гиалиновым хрящом, который на вогнутом конце кости утолщен по периферии, а на выпуклом — в центре. Надкостница, переходящая с одной кости на другую, в месте перехода образует *капсулу сустава* (*6*). При образовании суставов в некоторых случаях возникает не одна, а две щели (*5*). Остающаяся между ними мезенхимная прослойка превращается в промежуточный хрящ. Соединения такого типа имеются, например, в коленном и челюстном суставах. Хрящевые прослойки в коленном суставе называются *менисками* (*8*), в челюстном суставе — *диском*. В различных суставах, в зависимости от типа их строения и движения, помимо капсулы сустава, может быть ряд других связок. Соединение костей мышцами называется *синсаркозом*. Так соединяются кости плечевого пояса и плеча с черепом, шейным и грудным отделами скелета.

Скелет позвоночных животных делят на осевой и скелет конечностей.

ОСЕВОЙ СКЕЛЕТ

Краткие сведения о развитии осевого скелета

Деление осевого скелета в процессе филогенеза на отделы. Осевой скелет первичных позвоночных имел, по-видимому, как и у современных рыб, три части: малоподвижный скелет головы, или череп, скелет туловища и очень подвижный скелет хвоста (рис. 109 — *А*, *Б*). С выходом позвоночных на сушу создались иные условия их существования, в связи с чем к осевому скелету добавился скелет в виде пятипалых конечностей. Осевой скелет уже можно разделить на скелет головы, скелет шеи, туловища и хвоста. Появление пятипалых конечностей повело к делению скелета туловища сначала на отделы: грудной и крестцовый, а затем к выделению из грудного отдела поясничного отдела (рис. 110—*В*—*27*).

Череп рыб неподвижно скрепляется не только с туловищем, но у некоторых из них и с плавниками через плечевой пояс. Этим создаются благоприятные условия для преодоления сопротивления воды при передвижении. Значение полной неподвижности или малой подвижности головы и шеи водных животных при движении их подтверждается тем, что у возвратившихся к водной жизни китообразных и сиреновых шея не только сильно укоротилась за счет изменения длины тел позвонков, но и произошло полное слияние всех шейных позвонков в одну кость.

Подвижность же шеи и головы у наземных позвоночных с расположенными на голове органами чувств (зрения, слуха, обоняния, вкуса), а у некоторых животных и органами защиты (зубы, рога) являются важным приспособлением животного к иным условиям его существования, позволяет ему лучше ориентироваться в пространстве, удобнее захватывать пищу, защищаться. Скелет шеи, туловища и хвоста состоит и из позвонков, которые составляют позвоночник. Эти отделы скелета входят в состав стволового, или позвоночного, отдела тела. Позвонки — vertebrae — имеют разную форму (рис. 86—*Е*, *Ж*) и соединены между собой связками (рис. 95, 96). Количество позвонков у разных животных различно. Наибольшее число позвонков у змей (до 435, а у некото-

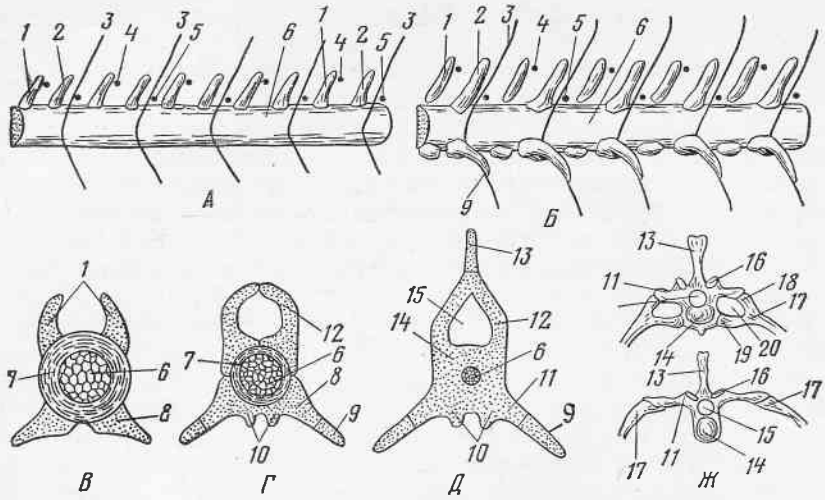


Рис. 86. Схема последовательного развития позвонков:

А — схема позвоночника миноги; *Б* — схема эмбрионального позвоночника селяхий; *В, Г, Д* — последовательные стадии образования позвонка; *Е, Ж* — передний и задний грудные позвонки аллигатора; *1* — передняя и *2* — задняя дорсальные дуги; *3* — миосепты; *4* — дорсальный и *5* — вентральный нервные корешки; *6* — хорда; *7* — оболочка хорды; *8* — вентральные дуги; *9* — ребро; *10* — сосудистые отростки; *11* — поперечный отросток позвонка; *12* — нервная (позвоночная) дуга; *13* — остистый отросток; *14* — тело позвонка; *15* — отверстие позвонка; *16* — суставной отросток позвонка; *17* — позвоночный конец ребра; *18* — бугорок ребра; *19* — головка ребра; *20* — позвоночнореберное отверстие.

рых ископаемых даже 506). У млекопитающих позвонков значительно меньше. У крупного рогатого скота их насчитывают 47—52, у мелкого рогатого скота — 34—52, у свиньи — 52—58, у лошади — 52—56. Отделы позвоночника состоят из различного числа позвонков. Так, у амфибий шейный и крестцовый отделы имеют по одному позвонку. У рептилий шейных позвонков бывает различное количество, а крестцовых только два. Почти у всех млекопитающих по семи шейных позвонков.

Стадии развития осевого скелета в фило-и онтогенезе. Осевой скелет в фило-и онтогенезе проходит три последовательные стадии: соединительнотканную, хрящевую и костную. Наиболее древним, примитивным скелетом является *спинная струна*, или *спинная хорда*, — chorda dorsalis. С образованием сомитов хорда заменяется более плотным соединительнотканным скелетом, формирующимся за счет склеротомов. *Соединительнотканный скелет* обрастает хорду, нервную трубку и проникает между миотомами в виде соединительнотканных прослоек — *миосепт* (рис. 86—*3*). В дальнейшем соединительнотканный осевой скелет заменяется *хрящевым*. Развивающиеся вокруг хорды отдельные хрящевые элементы, постепенно усложняясь, почти полностью вытесняют хорду (*6*) и образуют на ее месте более крепкий остов — *тела хрящевых позвонков* (*14*). Подобные же хрящевые элементы, обрастая нервную трубку, формируют позвоночную дужку, а затем остистый, поперечные, суставные сосцевидные и добавочные отростки (*Д, Е, Ж*; *11, 12, 13, 16*). С поперечными отростками вступают в связь развивающиеся хрящевые ребра, а в различные отростки врастают мышцы. Позднее хрящевой скелет заменяется *костным*, состоящим из позвонков. Хорда у млекопитающих остается только в центре межпозвоночных хрящей, и ее остатки называются *пульпозным ядром*. Развивающиеся костные позвонки представляют более прочную основу для туловища и лучшую защитную стенку для спинного мозга.

Ребра — costae — у первоначальных форм позвоночных, как и у современных рыб, были на всех позвонках — от головы до хвоста, затем на первых шейных позвонках они редуцировались, а последующие шейные ребра, подвижно сочленяясь с соответствующими позвонками, стали короче, чем в грудном отделе. В дальнейшем и остальные шейные ребра рудиментировались и срослись с шейными позвонками.

Ребра шейного отдела с первой стадии их развития срастаются в двух точках — с телом и поперечным отростком позвонка. Вследствие этого между позвонком и ребром остается *позвоночнореберное отверстие* (*Е—20*), а поперечный отросток позвонка, срастающийся с частью редуцированного ребра, называется *поперечнореберным отростком*. Первая подвижная пара ребер, соединенная с грудиной является началом грудного отдела скелета туловища. *Ребра грудного отдела* туловища остаются подвижными на

ТАБЛИЦА 3

Масса свежего скелета относительной живой массы (в %)
(по В. Я. Бровару)

Возраст	Кошка	Кролик	Овца	Крупный рогатый скот	Лошадь
Новорожденный	16	15	18	25	30
Взрослый	10	8	7	10	13

ТАБЛИЦА 4

Коэффициенты увеличения веса основных частей скелета в постфетальный период (по В. Я. Бровару)

Части скелета	Кошка	Кролик	Овца	Крупный рогатый скот	Лошадь
Осевой	15	28	12	9	8
Конечностей	27	55	10	3	5

всю жизнь животного и состоят из двух частей — верхней (вертебральной) и нижней (стернальной). У млекопитающих верхняя часть ребра — **реберная кость** (os costale) с возрастом окостеневает, нижняя часть — **реберный хрящ** (cartilago costalis) навсегда остается хрящевой. *Ребра поясничного отдела* срастаются позвоночным концом с позвонком только в одной точке, вследствие чего позвоночнореберного отверстия на поясничных позвонках не образуется, а поперечный отросток поясничных позвонков, срастаясь с ребром, также называется *поперечнореберным*. В *крестцовом отделе* возникшие таким же путем поперечнореберные отростки первого крестцового позвонка срастаются с поперечными отростками второго крестцового позвонка и образуют *крылья крестцовой кости*. Последующие, слабее выраженные поперечные отростки крестцовых позвонков, сливаясь, образуют *боковые части крестцовой кости*.

С переходом к наземному существованию у позвоночных животных появилась **грудная кость**, или грудина,— os sternum. Возникновение грудины связано с появлением пятипалых конечностей. Исчезновение этих конечностей, например у змей, привело к исчезновению грудины, а увеличение роли грудной конечности, например крыльев у летающих птиц, сопровождается, наоборот, значительным развитием грудины. Развивается грудина за счет грудных ребер. Ребра грудного отдела закладываются самостоятельно и имеют изогнутую форму. Нижние концы их направляются вперед, вниз и к середине нижней стенки грудного отдела. При этом большая часть первых ребер каждой стороны тесно соединяется нижними концами и образует *продольный валик* на правой и левой сторонах грудного отдела. С дальнейшим ростом ребер эти валики сближаются между собой и образуют зачаток хрящевой грудины, которая позднее поперечными прослойками делится на отдельные куски, а затем частично окостеневает.

Исследованиями Н. П. Чирвинского, В. Я. Бровара, С. Н. Боголюбского и ряда других авторов установлены некоторые **закономерности в онтогенезе скелета** сельскохозяйственных животных.

У крупного рогатого скота в начале эмбрионального развития (с 2 до 4 месяцев) скорость роста скелета по сравнению с ростом общей массы тела животного меньшая; в дальнейшем, наоборот, скелет развивается усиленнее, так что между шестым и седьмым месяцами фетального периода скорость роста скелета приближается к скорости роста массы тела, а затем и обгоняет его. Таким образом, у новорожденного животного относительная масса скелета максимальная. Отдельные части скелета в фетальный период растут также неравномерно. Наибольшим ростом в начале фетального периода обладает осевой скелет, скелет конечностей несколько отстает в росте; в конце этого периода, наоборот, рост осевого скелета замедляется, рост конечностей ускоряется. Поэтому копытные животные обычно родятся с коротким туловищем, но с длинными конечностями, позволяющими детенышу вскоре после рождения следовать за матерью.

В постфетальный период относительная масса скелета постепенно уменьшается (табл. 3), а отдельные его части увеличиваются неравномерно. У копытных животных в первые годы жизни наибольшая масса у осевого скелета, а рост скелета конечностей идет несколько медленнее. По-иному развивается скелет других животных, например кроликов и кошек (табл. 4).

Строение осевого скелета

Грудной отдел туловища

В состав полно выраженного костного сегмента у млекопитающих входят: позвонок, два ребра и кусок грудины. Полные костные сегменты имеются в передней части грудного отдела скелета (рис. 87—*А*). В обе стороны от него костные сегменты постепенно редуцируются. В сегментах, не имеющих грудины, редуцируется сначала ребро (*2*, *3*), а затем составные элементы самого позвонка. У последних хвостовых позвонков остаются лишь одни тела (*К*).

У рогатого скота имеется 13 грудных позвонков, у свиней 14 (встречаются 15—17), у лошадей 18, иногда 17, а у быстроаллюрных и 19 позвонков.

Грудной позвонок — vértebra thoracalis (рис. 88). В нем различают *тело* (córpus) *позвонка* (*14*), которое у большинства млекопитающих имеет форму более или менее выраженной трехгранной призмы. Между телами позвонков у млекопитающих располагаются межпозвоночные хрящи. На краниальном конце тела позвонка есть слабо выраженная выпуклость — *головка позвонка* (caput) (*8*), на каудальном конце — вогнутость, или *ямка позвонка* (fossa) (*13*). На вентральной поверхности первых и последних позвонков грудного отдела имеется довольно острый *вентральный гребень* (*15*), к которому прикрепляются мышцы, сгибающие шею и поясницу. На верхнебоковых участках головки и ямки позвонка находятся парные небольшие углубления — *краниальные* (*7*) и *каудальные* (*12*), *реберные ямки*. Все позвонки составляют *позвоночный столб* (columna vertebralis). Каудальная

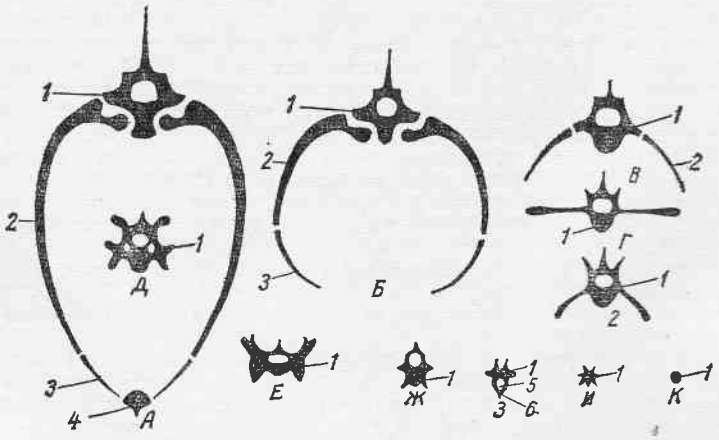


Рис. 87. Схема сегментов различных отделов осевого скелета:

А — полный сегмент краниальной части грудного отдела; *Б* — сегмент каудальной части грудного отдела; *В* — сегмент с редукцией реберного хряща; *Г* — поясничный сегмент, где ребра срастаются с позвонком; *Д*, *Е* — шейный и крестцовый сегменты, у которых ребро срастается с позвонком; *Ж* — хвостовой сегмент, полностью утративший ребро; *З* — хвостовой сегмент с редуцированной невральной (позвоночной) дужкой, но с сохранившейся сосудистой дужкой (*5*); *И* — хвостовой сегмент с рудиментарными невральной и сосудистой дужками; *К* — сегмент, состоящий из одного тела; *1* — позвонок; *2* — реберная кость; *3* — реберный хрящ; *4* — кусок грудины; *5* — сосудистая дужка; *6* — сосудистый отросток.

реберная ямка впереди лежащего позвонка образует с краниальной реберной ямкой последующего позвонка *глубокую реберную ямку*, в которую входит головка ребра. Каудальные реберные ямки у последнего грудного позвонка отсутствуют, так как сзади лежащее ребро срастается с поперечным отростком первого поясничного позвонка.

На дорсальной поверхности тела позвонка имеются сосудистые отверстия для входящих артерий. На боковых сторонах тела позвонка находятся более мелкие отверстия для выходящих из тела позвонка вен. Дорсальная поверхность тел позвонков шероховатая и является местом, где прикрепляется длинная *дорсальная продольная связка* (рис. 95—7), соединяющая тела позвонков в позвоночный столб. На дорсальной поверхности обеих сторон тела позвонка начинаются *корни дужек*, которые полукругом поднимаются вверх и, смыкаясь, образуют костный свод над телом позвонка — *позвоночную*, или *нервную дужку* (arcus vertebrae) (рис. 88—2). Между позвоночной дужкой и телом позвонка образуется *отверстие позвонка* (foramen vertebrále) (*11*), а все отверстия позвонков формируют *позвоночный канал*, в котором располагается спинной мозг.

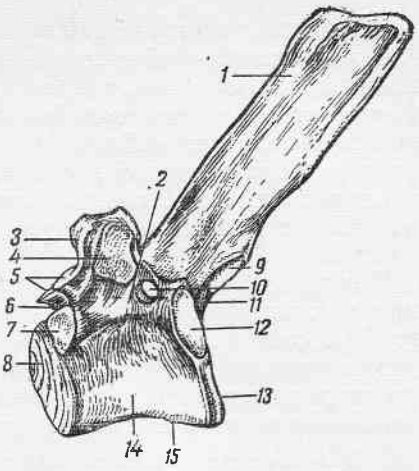


Рис. 88. Грудной позвонок из передней трети грудной клетки рогатого скота:

1 — остистый отросток; *2* — позвоночная (нервная) дужка; *3* — поперечный отросток; *4* — суставные реберные поверхности; *5* — краниальные суставные отростки; *6* — краниальная позвоночная вырезка; *7* — краниальные суставные реберные ямки; *8* — головка позвонка; *9* — каудальные суставные отростки; *10* — каудальная позвоночная вырезка (межпозвоночное отверстие у рогатого скота); *11* — отверстие позвонка; *12* — каудальная суставная реберная ямка; *13* — ямка позвонка; *14* — тело позвонка; *15* — вентральный гребень.

У основания краниальных и каудальных концов корней позвоночных дужек имеются парные *краниальные* (*6*) и *каудальные* (*10*) *позвоночные вырезки*, которые между двумя соседними позвонками образуют *межпозвоночные отверстия* (foramen intervertebrale). Через эти отверстия из позвоночного канала выходят спинномозговые нервы, а к спинному мозгу направляются артерии. С середины верхней поверхности позвоночной дужки поднимается вверх непарный *остистый отросток* (processus spinalis) (*1*). Наиболее хорошо развитые остистые отростки передней части грудного отдела у копытных животных являются остовом *холки*. Концы остистых отростков краниальной части грудного отдела наклонены каудально. Двенадцатый грудной позвонок рогатого скота и свиньи, шестнадцатый позвонок лошади расположены почти вертикально и называются диафрагмальными. У последних грудных позвонков остистые отростки концами обращены краниально. Противоположное направление остистых отростков грудных позвонков обеспечивает лучшие условия действия мышц, удерживающих позвоночный столб от излишнего прогибания (разгибания) под тяжестью внутренних органов. На краях позвоночной дужки имеются гладкие площадки, обращенные на краниальном конце дужки вверх, а на каудальном — вниз. Этими площадками соседние позвонки подвижно сочленяются между собой.

Такие образования называются *краниальными* (*5*) и *каудальными* (*9*) *суставными отростками*, хотя у большинства грудных позвонков они и нерезко выступают за пределы позвоночной дужки.

На последних грудных позвонках от краниальных суставных отростков обособляются *сосцевидные отростки*, свободные концы которых направлены краниально. По бокам от верхней части тела позвонка отходят парные поперечные отростки (processus transversus) (*3*). На них имеются гладкие площадки — *суставные реберные поверхности* (*4*), с которыми подвижно соединяются ребра своими бугорками. Все отростки, кроме суставных, выполняют роль рычагов, где начинаются или оканчиваются отдельные мышцы или их части, обеспечивающие движение позвоночного столба или грудной клетки.

У *рогатого скота* грудные позвонки отличаются тем, что тело их сравнительно длинное, седловато вогнутое с вентральной стороны. Вентральный гребень позвонка сглажен. На каудальном крае основания позвоночной дужки имеются самостоятельные межпозвоночные отверстия. Остистые отростки передних грудных позвонков сильно наклонены в каудальном направлении и пластинчаты (рис. 79—*4*).

У *свиньи* тела позвонков короткие, по форме похожи на тела позвонков рогатого скота. Характерная их особенность — наличие на поперечных отростках ямок или отверстий, идущих в дорсо-вентральном направлении (сверху вниз) (рис. 80—*4*).

У *лошади* тела грудных позвонков на поперечном разрезе треугольной формы вследствие хорошо выраженного вентрального гребня. Остистые отростки на дистальном конце расширены (рис. 81—*4*).

У *собаки* тела позвонков короткие, округлые. На них имеются хорошо выраженные сосцевидные и добавочные отростки; остистые отростки их более цилиндричны (рис. 110—*B*—*16*).

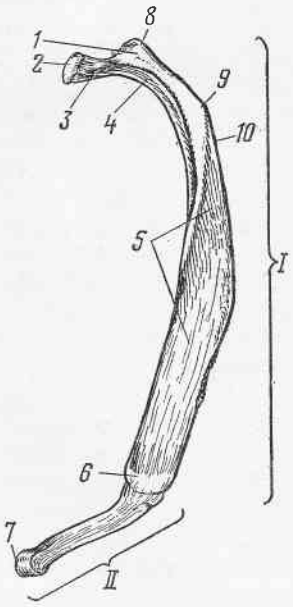


Рис. 89. Ребро рогатого скота:

I — реберная кость; *II* — реберный хрящ; *1* — вертебральный конец; *2* — головка ребра; *3* — шейка ребра; *4* — мышечный желоб; *5* — тело ребра; *6* — стернальный конец реберной кости; *7* — стернальный конец реберного хряща; *8* — бугорок ребра; *9* — угол ребра; *10* — нервно-сосудистый желоб (на медиальной поверхности).

Ребро — costa — состоит из двух частей (рис. 89): верхней — *реберной кости* (*I*) — os costale и нижней — *реберного хряща* (*II*) — cortiliago costalis.

У реберной кости различают концы — позвоночный, или вертебральный (*1*), обращенный к позвонку, и грудинный, или стернальный (*6*), направленный в сторону грудины. Бóльшая часть реберной кости составляет *тело ребра* (*5*). На позвоночном конце реберной кости имеется округлая *головка ребра* (*2*), которая входит в глубокую реберную ямку. Под головкой находится перехват — *шейка ребра* (*3*). Несколько в сторону от головки выступает *бугорок ребра* (*8*), сочленяющийся с суставной реберной поверхностью поперечного отростка позвонка, а ниже него имеется *угол ребра* (*9*). На латеральной (выпуклой) поверхности тела реберной кости, ближе к краниальному краю ее, находится *мышечный желоб* (*4*), где прикрепляются межреберные мышцы, действующие на ребра и образующие стенки грудной клетки. На каудальном крае медиальной (вогнутой) поверхности тела реберной кости располагается *нервно-сосудистый желоб* (*10*).

Стернальный конец реберной кости у рогатого скота и свиней соединяется с реберным хрящом суставом, у лошади — полусуставом. Стернальные концы первых реберных хрящей соединены с грудиной суставами и имеют форму

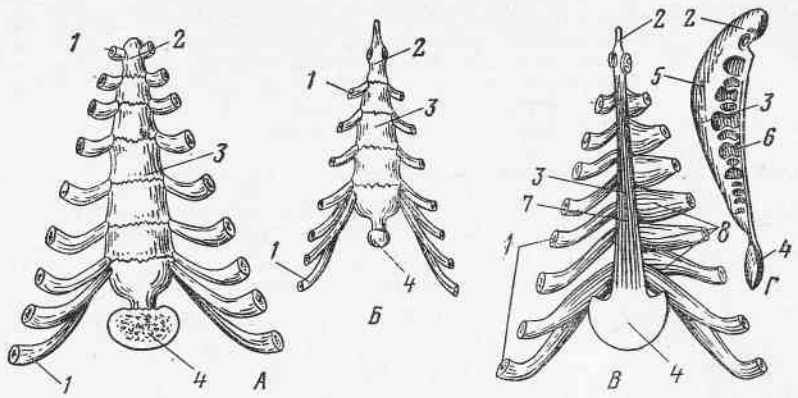


Рис. 90. Грудина:

А — крупного рогатого скота; *Б* — свиньи; *В* и *Г* — лошади; *1* — реберные хрящи; *2* — рукоятка; *3* — тело; *4* — мечевидные отростки; *5* — гребень (у лошади); *6* — реберные ямки; *7* — специальная внутренняя связка; *8* — поперечная грудная мышца.

валиков, расположенных во фронтальной плоскости. Первые восемь пар ребер у рогатого скота и лошади, семь пар у свиней и девять пар у собак соединяются с грудиной суставами и называются *стернальными*. Последующие ребра *астернальные*, до грудины не доходят, соединяются с впереди лежащими реберными хрящами. Каудальная граница грудной клетки, образованная последними ребрами и концом грудной кости, называется *реберной дугой*.

Длина ребер сначала увеличивается в каудальном направлении, а затем укорачивается. При этом реберные кости передних ребер более длинные и более прямые, а задних — более короткие и резче изогнутые. Реберные хрящи по сравнению с реберными костями относительно удлиняются у каждого последующего ребра. Подвижность ребер также постепенно нарастает в каудальном направлении, что связано с удлинением реберных хрящей, изменением взаимоотношения, величины и формы головки и бугорка ребра. Головка и бугорок у первых ребер сближены между собой, у последующих ребер постепенно расходятся; в каудальной части грудной клетки они опять сближаются почти до полного слияния. Величина их постепенно уменьшается. Все это обеспечивает более прочное соединение первых ребер с позвонками и бóльшую подвижность последующих ребер.

Грудина — sternum — имеет три части (рис. 90). Грудина *рогатого скота* плоская, как бы сдавлена сверху вниз (*А*). Передняя часть ее расширена, слегка приподнята вверх, имеет парную *реберную ямку* (*6*) для первой пары реберных хрящей и называется *рукояткой грудины* (*2*). Средняя часть — *тело грудины* (*3*) с возрастом окостеневает. С рукояткой грудины оно соединяется суставом. На боковых сторонах тела грудины находятся шесть реберных ямок, в которые входят концы реберных хрящей (*1*). В шестую ямку заходят седьмой и восьмой реберные хрящи. Каудальная часть грудины представляет собой широкую хрящевую пластинку, расположенную во фронтальной плоскости, и называется *мечевидным отростком* или *мечевидным хрящом* (*4*).

У *свиньи* (*Б*) рукоятка грудины (*2*) клинообразной формы, с коротким, нешироким мечевидным хрящом (*4*). Тело ее (*3*) несколько похоже на тело грудины рогатого скота.

У *лошади* (*В*, *Г*) тело грудины, сдавленное с боков, в виде остродонной лодки. На рукоятке (*2*) грудины имеется спереди особый хрящевой добавок — *соколок*, кото-

рый и придает ей с вентральной стороны острую форму. На боковых сторонах тела грудины находится по восемь реберных ямок (*6*) для реберных хрящей. По вентральной стороне тела грудины тянется от соколка хрящевой придаток, постепенно уменьшающийся в каудальном направлении и образующий гребень грудины (*5*). Мечевидный хрящ (*4*) пластинчатой формы, тело (*3*) грудины сдавлено с боков.

У *собаки* тело грудины цилиндрической формы.

Грудная клетка — thorax — образуется грудными позвонками, ребрами и грудиной, соединенными вместе (рис. 79, 80, 81 — *4, 5, 6, 7, 8*). Имеет форму усеченного конуса. Широкое открытое основание — *грудной выход* — обращено в каудальную сторону, а узкая усеченная вершина — *грудной вход* — расположена краниально. Грудная клетка составляет костные стенки грудной полости, в которой расположены легкие и сердце, и частично брюшной полости, где находятся печень, желудок, селезенка, часть кишечника. Она является для них прекрасной защитной стенкой. Граница между грудной и брюшной полостями — диафрагма. Благодаря подвижному соединению ребер с позвонками, грудиной и наличию диафрагмы грудная клетка обеспечивает акт вдоха и выдоха, то увеличивая, то уменьшая грудную полость в ширину, глубину и длину. Кроме того, она является опорой для присоединяющихся к ней грудных конечностей.

Наименее подвижная и узкая часть грудной клетки—передняя ее треть, где присоединяются грудные конечности и где находится преимущественно сердце. Подвижность передней трети грудной клетки ограничивается тем, что ребра ее с небольшими реберными хрящами короткие и соединяются с грудной костью. Голова и бугорок этих ребер располагаются друг к другу по наклонной, а на первых ребрах почти по вертикальной линии. Наибольшей подвижностью обладает задняя треть грудной клетки, где располагаются в основном легкие и куда вклинивается значительная масса органов брюшной полости. В этой части ребра не связаны с грудной костью. Они длинные, с длинными хрящами, головка и бугорок их лежат по более горизонтальной линии, а у последних ребер — во фронтальной плоскости и часто сливаются, чем обеспечивается наибольшая подвижность ребер.

Более широкой ее частью у лошади и свиньи является средняя треть, у рогатого скота — задняя треть. Грудная клетка имеет большое значение при экстерьерной оценке животного, особенно лошади. При этом обращают внимание на глубину, ширину и длину грудной клетки, справедливо полагая, что бóльший объем создает лучшие условия для деятельности сердца и легких. Грудные позвонки, являясь частью грудной клетки, образуют костный остов спины и передней ее части — холки (у копытных животных).

Брюшной отдел туловища

Костную основу брюшного отдела туловища, или поясницы, — lumbus составляют *поясничные позвонки* — vértebrae lumbáles (рис. 91).

Поясничных позвонков у рогатого скота и лошадей шесть. У некоторых высокоаллюрных лошадей их иногда бывает пять, а грудных девятнадцать. Бывает, что при девятнадцати грудных позвонках остается шесть поясничных. У свиней семь позвонков. Поясничный позвонок почти такого же строения, как и грудной. Характерным отличием костного остова поясницы является дальнейшая редукция сегментов, сказывающаяся на степени развития ребра. От него остается только позвоночный конец реберной кости, которая еще на соединительнотканной стадии срастается с поперечным отростком позвонка, вследствие чего данный отросток называется поперечно-

реберным отростком (*3*). В силу неподвижного соединения ребра с позвонком краниальные и каудальные реберные ямки и суставные реберные поверхности на поясничных позвонках отсутствуют.

У *крупного рогатого скота* (*А*) поясница длинная и широкая, что обеспечивает создание обширной брюшной полости, где находятся объемистые внутренности. Такой размер поясницы достигается за счет величины тел позвонков и поперечнореберных отростков, расположенных во фронтальной плоскости. Поперечнореберные отростки поясничных позвонков плоские и длинные, слегка изогнутые вперед, с неровными краями, промежутки между ними большие. Но поясница должна быть прочная и малоподвижная. Только тогда она может поддерживать тяжелые внутренности травоядных животных и точно передавать толчки, идущие со стороны тазовых конечностей, впереди лежащим отделам. Прочность этого отдела скелета усиливается за счет характерной особенности строения суставных отростков: краниальные имеют полудуговую форму, а каудальные — цилиндрическую. Такое строение суставных отростков обеспечивает крепкое соединение позвонков между собой, так как они не просто соприкасаются один с другим, а суставной отросток сзади лежащего позвонка вклинивается в суставной отросток впереди лежащего позвонка.

У *свиньи* (*В*) поперечнореберные отростки (*3*) короче, опущены вентрально и у основания имеют ямки или отверстия, идущие в дорсально-вентральном направлении (*12*).

Среди домашних животных у *лошади*, как у хорошего бегуна, поясница относительно самая короткая. Она прочная и малоподвижная. Об этом говорит ее строение. Суставные отростки (*Г—4, 9*) имеют плоскую форму. Поперечнореберные отростки (*3*) более прямые, расположены во фронтальной плоскости. Кроме того, шестой поясничный позвонок на краниальной и каудальной поверхностях поперечнореберных отростков имеет суставные площадки (*14*). Такие же площадки есть на каудальных поверхностях поперечнореберных отростков пятого поясничного позвонка. Каудальная площадка поперечнореберного отростка шестого поясничного позвонка соединена тугим суставом,

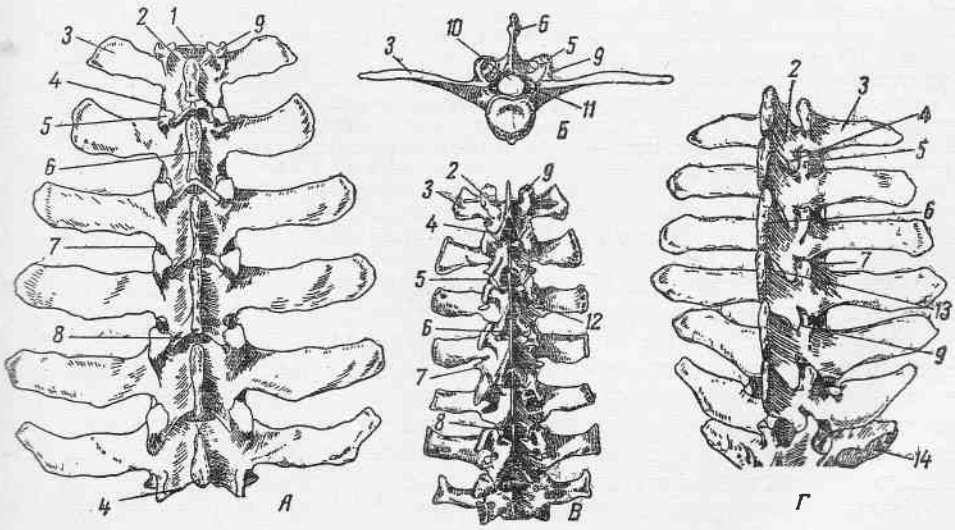


Рис. 91. Поясничные позвонки с дорсальной стороны:

А — рогатого скота; *Б* — то же, с краниальной стороны; *В* — свиньи; *Г* — лошади; *1* — тело позвонка; *2* — позвоночная, или нервная, дужка; *3* — поперечнореберный отросток; *4* — каудальные суставные отростки; *5* — сосцевидный отросток; *6* — остистый отросток; *7* — межпозвоночное отверстие; *8* — междуговое пространство; *9* — краниальные суставные отростки; *10* — отверстие позвонка; *11* — краниальные позвоночные вырезки; *12* — отверстие поперечнореберного отростка (у свиней); *13* — межкостное пространство; *14* — каудальная суставная площадка 6-го позвонка у лошади.

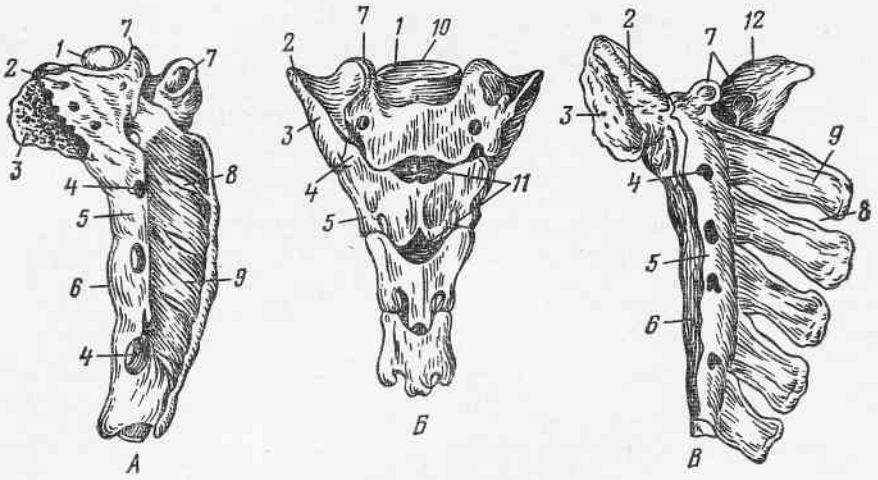


Рис. 92. Крестцовые кости:

А — крупного рогатого скота; *Б* — свиньи; *В* — лошади; *1* — головка первого крестцового позвонка; *2* — крылья крестцовой кости; *3* — ушковидная поверхность; *4* — дорсальные крестцовые отверстия; *5* — боковые части крестцовой кости; *6* — тело крестцовой кости; *7* — краниальные суставные отростки; *8* — межкостные пространства; *9* — остистые отростки; *10* — мыс крестцовой кости; *11* — между говые пространства; *12* — краниальные суставные поверхности (у лошади).

допускающим лишь ограниченные движения, с площадкой на крыльях крестцовой кости, а краниальной площадкой этот позвонок соединен с такой же поверхностью на поперечнореберном отростке пятого поясничного позвонка. С возрастом два последних поясничных позвонка в указанных местах часто между собой срастаются, так как фактически подвижными остаются только четыре первых позвонка. Таким же путем иногда соединяются и даже срастаются четвертый и пятый поясничные позвонки. Остистые отростки четырехугольные и более высокие, своими концами упираются друг в друга. Поэтому у лошади и шесть позвонков не ухудшают крепости поясницы, а улучшают условия для размаха тазовой конечности. Последний поясничный позвонок с крестцовой костью в норме не срастается.

У *собаки* поясница довольно длинная и подвижная (имеется семь поясничных позвонков). Остистые и поперечнореберные отростки не мешают движению в пояснице в сагиттальной и фронтальной плоскостях, так как остистые отростки к вершине суживаются, поперечнореберные отростки узкие и направлены кранио-вентрально, располагаясь на разном уровне. На краниальных суставных отростках сильно выражены сосцевидные, а близ каудальных — добавочные отростки для прикрепления более дифференцированных мышц.

Тазовый отдел туловища

Костную основу таза составляют крестцовая кость и кости тазового пояса (последние будут рассмотрены с костями тазовой конечности).

У *рогатого скота* в костной основе крестца пять крестцовых позвонков, сросшихся в одну *крестцовую кость* — os sacrum (рис. 92—*А*). Слившиеся тела крестцовых позвонков образуют *тело крестцовой кости* (*6*), сильно изогнутое в дорсальном направлении. В местах срастания крестцовых позвонков с вентральной стороны заметны *поперечные линии*. У первого крестцового позвонка на месте соединения его с последним поясничным позвонком выдается вентрально легкий гребень — *мыс*, или *предбугорье*, *крестцовой кости* (*10*). Тело крестцовой кости в форме клина с широким основанием у краниального края и узким у каудального. Такую же постепенно суживающуюся форму приобретает и позвоночный канал. Поперечнореберные отростки первого крестцового позвонка, срастаясь с поперечными отростками второго позвонка, образуют широкие у основания и довольно длин-

ные, выступающие латерально, *крылья крестцовой кости* (*2*). В последующих сегментах крестца наблюдается дальнейшая их редукция. Ребер в этом участке нет совсем, а небольшие поперечные отростки крестцовых позвонков, срастаясь, образуют *боковые части крестцовой кости* (*5*).

Сросшиеся вместе стенки позвоночных отверстий формируют продолжение позвоночного канала. Вследствие образования на крестцовой кости боковых частей спинномозговые нервы в крестцовом отделе выходят через дорсальные (*4*) и вентральные крестцовые отверстия, открывающиеся на верхней и нижней сторонах крестцовой кости. Через эти же отверстия к спинному мозгу и к телу крестцовой кости идут артерии. На переднем крае позвоночной дужки крестцовой кости находятся два *краниальных суставных отростка* (*7*), которыми крестцовая кость подвижно соединяется с каудальными суставными отростками последнего поясничного позвонка. При наружной поверхности крыльев крестцовой кости имеется шероховатая площадка, напоминающая по форме ушную раковину и поэтому называемая *ушковидной поверхностью* (*3*). Она соединяется тугим суставом с налегающими на нее сзади, сверху и немного сбоку крыльями подвздошной кости. При таком положении подвздошной кости крылья подвздошной кости и расположенные на ней мышцы не только обеспечивают прямолинейное толкание туловища, но допускают и боковые движения тазовой конечности.

Остистые отростки крестцовой кости (*9*) — пластинчатые, укорочены в каудальном направлении и полностью срослись, образовав утолщенную гряду на их свободных концах.

У *свиньи* (*Б*) крестцовая кость состоит из четырех позвонков без остистых отростков. Ушковидная поверхность крыльев крестцовой кости (*2*) обращена в латеральную сторону, так что крылья подвздошной кости прилегают к крыльям крестцовой кости сбоку и сзади, слегка зажимая их.

У *лошади* тело крестцовой кости (*В—6*) длинное, почти прямое, образовано пятью позвонками. Крылья (*2*) ее расположены почти во фронтальной плоскости, вследствие чего подвздошная кость налегает на них сзади и сверху, обеспечивая мышцам крупа прямолинейное толкание туловища вперед. На краниальном крае крыльев крестцовой кости находятся две шероховатые *суставные поверхности*, которые соединяются тугим суставом с суставными площадками поперечнореберных отростков последнего поясничного позвонка. Остистые отростки крестцовой кости пластинчатые (у основания срослись только их концы, обычно расширенные, а часто и раздвоенные особенно на втором и четвертом позвонках), свободные и образуют межостистые пространства (*8*). Боковые части крестцовой кости более развиты по сравнению с крупным рогатым скотом. Остальное строение крестцовой кости лошади то же, что и у рогатого скота. Крестцовая кость вместе с первыми хвостовыми позвонками, подвздошной с седалищной костями таза составляет костный остов *крупа копытных животных*.

У *собаки* крестцовая кость состоит только из трех сросшихся позвонков. Крылья крестцовой кости располагаются почти в сагиттальной плоскости.

Скелет шеи

Костную основу скелета шеи сельскохозяйственных животных составляют семь *шейных позвонков* — vertebrae cervicáles (рис. 79—*3*). От величины тел позвонков зависит длина шеи животного. Шейные позвонки, как части сегмента, сильно редуцированы. У них, кроме позвонка, есть только остатки позвоночных концов ребер, а у первого позвонка редукция коснулась даже и его тела. Последние пять шейных позвонков, как и грудные позвонки, имеют тело, головку, ямку, сильно развитый вентральный гребень (кроме шестого позвонка), позвоночную дужку, отверстие позвонка, краниальные и каудальные позвоночные вырезки, краниальные и каудальные суставные отростки, остистые отростки. Для шейных позвонков (кроме седьмого,

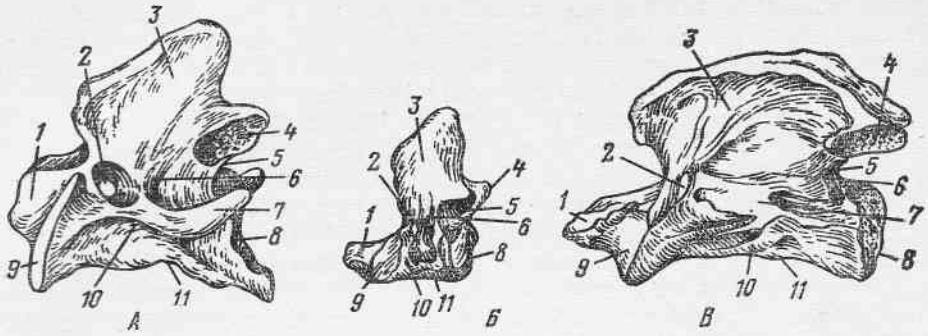


Рис. 93. Второй шейный позвонок:

А — крупного рогатого скота; *Б* — свиньи; *В* — лошади; *1* — зубовидный отросток; *2* — межпозвоночное отверстие; *3* — гребень; *4* — каудальные суставные отростки; *5* — позвоночные отверстия; *6* — позвоночная, или нервная, дужка; *7* — поперечнореберный отросток; *8* — ямка позвонка; *9* — краниальная суставная поверхность; *10* — тело; *11* — вентральный гребень.

а у некоторых животных и первого) характерно наличие *позвоночно-реберного отверстия*, через которое к голове направляются позвоночная артерия, позвоночный (симпатический) нерв и проходит позвоночная вена. Поперечные отростки, срастаясь с рудиментами позвоночных концов реберных костей, превращаются в сильно развитые и раздвоенные *поперечно-реберные отростки*. Седьмой шейный позвонок имеет *каудальные реберные ямки* для соединения с головкой первого ребра. На остальных шейных позвонках реберные ямки отсутствуют.

У *рогатого скота*, *собаки* и особенно у *свиньи* развиты хорошо *остистые отростки*. Они образуют значительные поверхности, к которым прикрепляются мощные мышцы, обеспечивающие у рогатого скота бодание, а у свиньи — рытье земли и выдергивание клыками молодых корней растений. У *лошади* остистые отростки шейных позвонков развиты слабо. Для пяти последних шейных позвонков крупного рогатого скота и лошади характерно наличие ярко выраженной головки, ямки и вентрального гребня позвонка (кроме шестого позвонка), а также сильное развитие суставных отростков и тела позвонка.

Второй шейный позвонок, или ось (áxis) (рис. 93), вместо головки имеет хорошо выраженный выступ — *зубовидный отросток* (*1*), который несет на себе суставную поверхность. Вокруг этого отростка вращается первый шейный позвонок вместе с черепом. Поэтому второй шейный позвонок и называется осью. Форма зубовидного отростка у разных животных в связи с различной подвижностью головы неодинакова. К особенностям второго шейного позвонка относится и наличие хорошо выраженного у всех животных остистого отростка, или *гребня* (*3*). На краниальном крае позвоночной дужки имеется *межпозвоночное отверстие* (*2*).

У *рогатого скота* (*А*) зубовидный отросток (*1*) широкий, полуцилиндрической формы, с ровными краями. Гребень позвонка (*3*) пластинчатый, почти четырехугольной формы, с приподнятым каудальным краем. На его свободной поверхности закрепляются шейная связка, дорсальная прямая мышца и каудальная косая мышца головы.

У *свиньи* (*Б*) зубовидный отросток (*1*) узкий, округлый. Гребень позвонка (*3*) очень высокий, узкий, наклонен назад, на нем закрепляются не только мощный вращатель (косая каудальная мышца головы), но и сильный разгибатель головы (прямая большая дорсальная мышца головы).

У *лошади* (*В*) зубовидный отросток (*1*) длиннее и у́же, чем у рогатого скота, с обостренным концом. Гребень позвонка (*3*) высокий, длинный, на каудальном конце раздваивается, образуя каудальные суставные отростки (*4*), которые у других животных располагаются обособленно.

У *собаки* зубовидный отросток длинный, цилиндрический. Гребень позвонка сильно развит, значительно наклонен краниально.

Первый шейный позвонок (рис. 94) — атлант — atlas — лежит на границе головы и шеи и вследствие этого сильно отличается от остальных шейных позвонков. Он имеет вид кольца и состоит из *дорсальной* (*4*) и *вентральной дуг* (*10*). Большая часть тела его в процессе исторического развития слилась с телом второго шейного позвонка, образовав зубовидный отросток последнего. Между дугами первого шейного позвонка находится широкое *отверстие позвонка* (*9*), в котором располагается часть спинного мозга, переходящего в продолговатый мозг. На дорсальной дуге различают *дорсальный бугорок* (*3*), на вентральной — *вентральный бугорок* (*11*). Оба бугорка наиболее сильно развиты у свиньи. К бугоркам прикрепляются мышцы, обеспечивающие разгибание и сгибание головы.

На внутренней стороне каудального края вентральной дуги первого шейного позвонка имеется *внутренняя суставная поверхность* (*8*), которой первый шейный позвонок подвижно сочленяется с зубовидным отростком второго шейного позвонка. На внутренней поверхности краниального края первого шейного позвонка находятся *краниальные суставные ямки* (*2*), куда входят мыщелки затылочной кости. Вместо поперечнореберных отростков у первого шейного позвонка всех животных находятся широкие пластинки — *крылья позвонка* (*1*).

У *рогатого скота* (*А*) и *свиньи* (*Б*) на крыльях позвонка имеются два парных отверстия. Одно из них (кранио-медиальное) (*5*) сообщается с *межпозвоночным отверстием* позвонка (*5*), через которое, как и в остальных позвонках, выходят спинномозговые нервы и входят артерии в спинной мозг. Второе отверстие *крыловое* (*6*) открывается под крылом позвонка. Через него хорошо защищенные нервы направляются на вентральную часть шеи, а сосуды — на дорсальную.

У *лошади* (*В*) часто встречается третье парное отверстие, расположенное в каудальной части крыла позвонка и называемое *позвоночнореберным отверстием* (*12*). Крылья позвонка (*1*) наклонены каудо-латерально. Вследствие этого между вентральной дугой и наклоняющимися крыльями у лошади образуется крыловая ямка.

У *рогатого скота* и *свиньи* крылья располагаются во фронтальной плоскости, слегка наклоняясь вентрально.

У *собаки* крылья лежат во фронтальной плоскости. На краниальном крае вместо крылового отверстия находится крыловая вырезка.

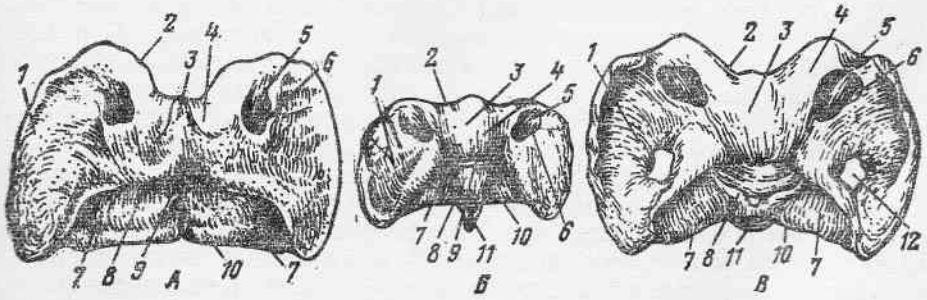


Рис. 94. Первый шейный позвонок:

А — крупного рогатого скота; *Б* — свиньи; *В* — лошади; *1* — крыло; *2* — краниальная суставная ямка; *3* — дорсальный бугорок; *4* — дорсальная дуга; *5* — межпозвоночное отверстие; *6* — крыловое отверстие; *7* — каудальная суставная поверхность; *8* — внутренняя суставная поверхность; *9*—отверстие позвонка; *10* — вентральная дуга; *11* — вентральный бугорок; *12* — позвоночнореберное отверстие.

Скелет хвоста

Костная основа хвоста — *хвостовые позвонки* — vértebrae caudales (рис. 79, 80, 81—*11*). Количество их у разных животных сильно колеблется. У мелкого рогатого скота отмечают наибольшие колебания: от трех у бесхвостых овец до 24 у длиннохвостых; у короткохвостых овец бывает от 12 до 17 позвонков. У свиньи их насчитывают 20—23, у крупного рогатого скота от 16 до 21, у лошадей от 15 до 21, но чаще 17—19. В скелете хвоста редукция сегментов сказывается уже на самом позвонке. Если в начале хвоста имеются почти все детали у позвонка, то в середине постепенно теряются отростки, позвоночные дужки, и у последних хвостовых позвонков остается только слаборазвитое тело (рис. 87—*К*). Тело позвонка с обоих концов выпукло, что обеспечивает разнообразные движения хвоста во всех направлениях. У *крупного рогатого скота* на вентральной стороне тел первых хвостовых позвонков имеются иногда хорошо выраженные сосудистые отростки, между которыми проходит артерия.

Соединение костей осевого скелета

Отдельные элементы одного и того же сегмента соединены между собой различно. Позвоночный *конец ребра* соединен с *телом позвонка* и с поперечным его отростком подвижно, образуя суставы, и имеет суставные сумки. Головка, бугорок и шейка ребра скреплены с позвонком, кроме того, специальными связками. Реберные головки двух противоположно лежащих ребер связаны между собой *соединительной связкой*, проходящей через межпозвоночные отверстия от одного ребра к другому. *Реберная кость с реберным хрящом* соединена посредством синхондроза. У жвачных на втором — десятом, а у свиньи на втором — пятом ребрах образуются суставы с суставными сумками. *Реберные хрящи* соединены с *грудиной* одноосными суставами, имеющими суставные сумки.

Разные сегменты скелета шеи, туловища и хвоста также соединяются различно между собой, а в некоторых частях даже срастаются.

Тела позвонков, кроме двух первых шейных, соединяются между собой межпозвоночными волокнистыми хрящами (рис. 95—*9*), или синхондрозами, которые состоят из двух частей. Периферическая их часть, имеющая косо идущие от одного позвонка к другому фиброзные волокна, образует *волокнистое кольцо*, являющееся связкой. Внутренняя, или центральная, часть этой связки представляет собой остаток вытесненной телами позвонков хорды, выполняет буферную функцию и называется *пульпозным ядром*. Кроме того, тела позвонков соединены общей для них дорсальной (*7*) и вентральной (*8*) продольными связками, расположенными над телами (внутри позвоночного канала) и под телами позвонков. При этом дорсальная продольная связка простирается почти по всему позвоночному столбу, закрепляясь на крестцовой кости. Вентральная же продольная связка имеется только в заднем участке грудного отдела и в поясничном отделе туловища и также доходит до крестцовой кости.

Суставные отростки позвонков соединяются между собой суставными сумками, *позвоночные дужки* позвонков — междуговыми связками, *поперечнореберные отростки* в области поясницы — межпоперечными связками, *остистые отростки* — межостистыми мышцами (у хищных животных), заменившимися у копытных животных в процессе их филогенеза межостистыми связками (*5*). У рогатого скота межостистые связки с большим количеством эластических волокон.

Остистые отростки всех позвонков связаны мощной длинной связкой. Краниальная часть этой связки, расположенная в шейном отделе, называется *общешейной* или *выйной связкой* (рис. 96). Она состоит из эластической ткани, вследствие чего легко растягивается и легко приходит в свое первоначальное состояние, сдерживая шею и голову животного в их обычном положении. Выйная связка, в свою очередь, состоит из двух отдельных частей — канатиковой и пластинчатой. У свиньи она не развита. *Канатиковая часть* (*1*) начинается у рогатого скота и лошадей мощным эластическим тяжем на чешуе затылочной кости, а вторым концом закрепляется на наиболее выступающих остистых отростках первых грудных позвонков. Она образует остов верхней границы шеи животного. *Пластинчатая часть* (*2*) у рогатого скота и лошади имеет вид широкой, плотной двухслойной пластинки и начинается отдельными пучками от гребня второго шейного позвонка и от остистых отростков третьего — седьмого шейных позвонков. Краниальные ее пучки вплетаются в канатиковую часть выйной связки, а каудальные пучки оканчиваются на боковых поверхностях второго и третьего грудных позвонков (у лошади) и первого грудного позвонка (у рогатого скота).

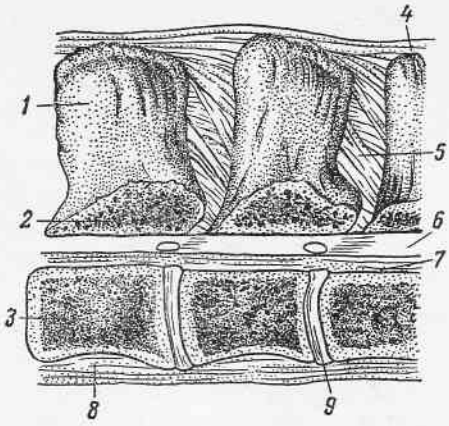


Рис. 95. Связка между соседними позвонками:

1 — остистый отросток; *2* — распил нервной дужки; *3* — распил тела позвонка; *4* — надостистая связка; *5* — межостистая связка; *6* — позвоночный канал; *7* — продольная дорсальная связка; *8* — продольная вентральная связка; *9* — межпозвоночный волокнистый хрящ.

Продолжение канатиковой части выйной связки по остистым отросткам грудных позвонков называется *надостистой связкой* (*4*), которая закрепляется на остистых отростках грудных и поясничных позвонков, срастается с межостистыми связками (*3*), доходит до крестцовых бугров подвздошной кости, где и оканчивается.

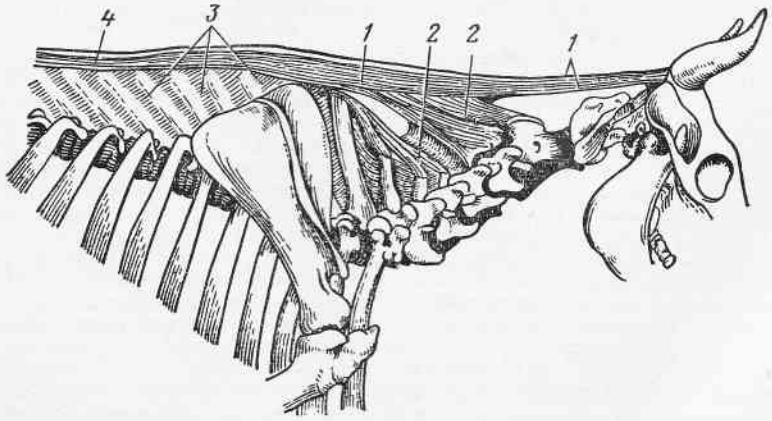


Рис. 96. Общешейная, или выйная, связка крупного рогатого скота:

1 — канатиковая часть; *2* — пластинчатая часть; *3* — межостистые связки; *4* — надостистая связка.

Первый и второй шейные позвонки соединены одноосным простым суставом (ось-атлантный сустав), допускающим только вращательное движение первого шейного позвонка вместе с черепом около зубовидного отростка второго шейного позвонка (одна ось). Как всякий сустав, он имеет суставную сумку.

Первый шейный позвонок с затылочной костью черепа соединены двуосным простым суставом (затылочно-атлантный сустав). Одна ось — сегментальная — допускает кивательные движения головы, то есть разгибание и сгибание ее; вторая ось — вертикальная — обеспечивает отклонение головы вправо и влево. В этом суставе наряду с суставной сумкой имеются еще сравнительно свободно располагающиеся боковые связки.

Ребра между собой соединяются межреберными мышцами и внутригрудной фасцией.

Отдельные сегменты грудины, соединяясь у молодых животных хрящами, с возрастом срастаются. У жвачных и свиньи рукоятка грудины соединена с телом грудины посредством подвижного сустава и имеет суставную сумку. У лошади на внутренней стороне грудины есть специальная внутренняя грудинная связка (рис. 90—7), а у рогатого скота имеется еще и наружная грудинная связка.

Скелет головы — череп

Краткие сведения о развитии черепа

Голова животных является вместилищем головного мозга, в котором находятся все жизненные центры организма; на голове расположены основные органы чувств — зрения, слуха, обоняния, вкуса, обеспечивающие связь организма с внешней средой; на голове начинаются системы органов пищеварения и дыхания, через которые в организм поступают извне питательные вещества и кислород, необходимые для его жизнедеятельности.

Костным остовом головы является череп. У предков позвоночных он появился в связи с дифференциацией переднего края нервной трубки в головной мозг и развитием органов чувств, вызвавших формирование *осевого черепа*, или *нейрокраниума*. Дифференциация начальной части кишечной трубки, в свою очередь, вызвала образование, а затем и различные видоизменения *висцерального черепа*, или *спланхнокраниума*. Вначале эти два отдела черепа развивались самостоятельно, и лишь в более позднее время они объединились. Основной опорой головы, как и туловища, у предков позвоночных была хорда. Над ней располагался начальный головной мозг archencephalon, заключенный лишь в соединительную капсулу — *перепончатый скелет* осевого черепа. Под хордой находился начальный отдел системы органов пищеварения и дыхания — головная кишка.

Осевой череп. Развитие головного мозга вызвало ряд преобразований осевого черепа, прошедшего в *фило- и онтогенезе* три стадии: соединительнотканную, хрящевую и костную. *Перепончатый* (соединительнотканный) осевой череп, располагающийся над хордой и впереди от нее, имеет ряд отверстий для выхода черепномозговых нервов и вен и для входа в черепную полость артерий. В дальнейшем он сменяется хрящевым, а хрящевой — костным черепом. *Хрящевой* череп имеет вид неравномерно развитой коробки с углублениями, обозначающими границы отдельных областей черепа: затылочной, слуховой, зрительной и обонятельной, образующихся в соответствии с дифференциацией мозга и развитием органов чувств. В *костном* черепе формируется большое количество костей. В дальнейшем многие из них сливаются вместе. У млекопитающих их оказывается значительно меньше. Так, непарная затылочная кость образовалась путем соединения четырех затылочных костей, имеющихся у рептилий, а в состав клиновидной кости входит еще большее количество костей. Во взрослом состоянии у млекопитающих различные кости черепа, в свою очередь, срастаются вместе, формируя крышу мозгового отдела черепа — кальварий (лат. calva — лысый).

В *онтогенезе* осевого черепа млекопитающих имеются некоторые особенности по сравнению с развитием остальной части осевого скелета. *Сомиты головы*, как и при развитии скелета туловища, дифференцируются на *склеротомы* (рис. 97—*8*), создающие основу соединительнотканного скелета черепа в первую стадию его развития, и на *миотомы* (*7*), впоследствии редуцирующиеся и дающие лишь мышцы глаза. Первые три

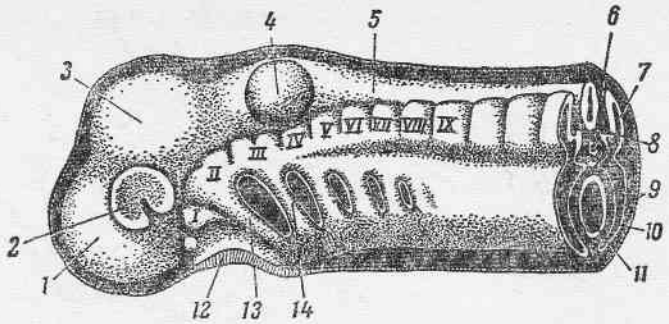


Рис. 97. Стереограмма сегментации мезодермы в области головы:

1 — передний мозг; *2* — глазной бокал; *3* — средний мозг; *4* — слуховой пузырь; *5* — нервная трубка; *6* — хорда; *7* — миотом; *8* — склеротом; *9* — боковая пластинка, или спланхнотом; *10* — полость тела; *11* — кишка; *12* — ротовая ямка; *13* — челюстная перегородка (зачаток дуги); *14* — подъязычная перегородка (зачаток дуги); *I—IX* — головные сомиты.

сомита головы, расположенные впереди от зачатка органа слуха, называют *предушными*, остальные (*4—6*) — *заушными*. Первый предушной сомит — *предчелюстной*, второй — *челюстной*, третий — *зачелюстной*.

На ранней стадии развития осевого черепа из склеротомов развивается *соединительнотканный*, или *перепончатый*, *осевой череп*. Он образует мягкие стенки вокруг мозговых пузырей нервной трубки и развивающихся из нее слухового и обонятельного пузырей. Соединительнотканный остов этих пузырей, сообщающихся с пузырями нервной трубки, носит соответственно названия *слуховой* и *обонятельной капсул*.

В *стадии осевого хрящевого черепа* сегментация его не выражена, за исключением некоторых намеков на нее в самом заднем его участке. Процесс охрящевания идет иным путем, чем в скелете туловища. Замещение перепончатого осевого черепа хрящевым начинается около переднего конца хорды, под основанием головного мозга, путем закладки по обеим сторонам хорды двух хрящей, называемых *околохордовыми* или *парахордалиями* (рис. 98—*Б—3*). Впереди от хорды в связи с усложнением переднего отдела головного мозга и органов чувств закладывается дополнительно два хряща, называемые *черепными балками* или *трабекулами* (*8*). Перепончатые слуховая (*4*) и обонятельная (*9*) капсулы также постепенно замещаются хрящевыми. Развивающийся около хорды отдел осевого черепа называют *хордальной частью*, а отдел черепа, лежащий впереди от хорды, — *прехордальной частью*. При дальнейшем охрящевании парахордалии и трабекулы срастаются в одну *основную хрящевую пластинку* (*Б—10*), которая образует хрящевое основание осевого черепа и на середине передневерхнего конца которой закладывается вертикальная хрящевая пластинка — *хрящевая носовая перегородка*. Развиваясь с боков в дорсальном направлении, основная хрящевая пластинка формирует *боковые хрящевые стенки* осевого черепа, у которого только крыша остается перепончатой. При этом хрящевые обонятельные капсулы прирастают к трабекулам, а слуховые капсулы — к парахордалиям, формируя вместе с ними хрящевой осевой череп. На границе сросшихся парахордалий и трабекул остается отверстие (*11*). Против него располагается развивающийся гипофиз.

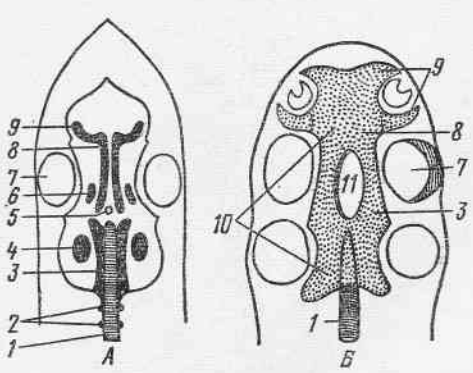


Рис. 98. Схема закладки хрящевого черепа:

А — раннее; *Б* — более поздняя стадия расположения хрящевых закладок; *1* — хорда; *2* — хрящевые закладки позвонков; *3* — парахордалии; *4* — слуховая капсула; *5* — гипофиз; *6* — глазничные хрящи; *7* — глаз; *8* — трабекулы; *9* — обонятельная капсула; *10* — основная хрящевая пластинка; *11* — отверстие на границе сросшихся парахордалий и трабекул.

Хрящевая стадия осевого черепа сменяется костной стадией. Замещение хрящевого осевого черепа костным начинается с закладки отдельных очагов окостенения. Очаги окостенения во многих случаях позволяют уста-

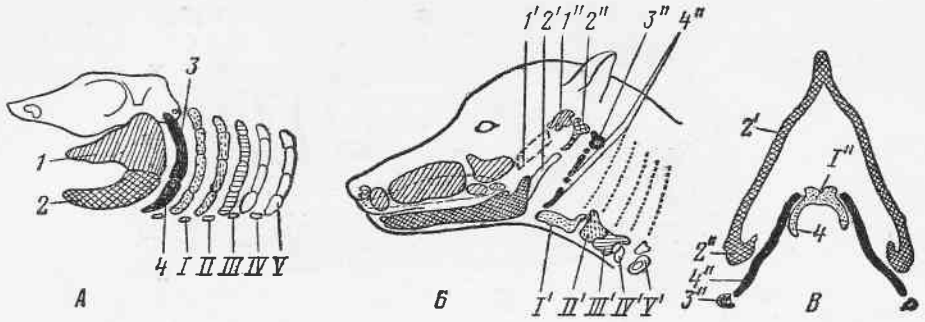


Рис. 99. Схема филогенетического изменения висцерального скелета головы и слуховых костей:

А — селяхии; *Б* — собаки; *В* — закладка слуховых костей у плода поросенка; *1* — нёбно-квадратный хрящ; *1'* — квадратная кость; *1''* — наковальня; *2—2'* — челюстной хрящ (сочленовная кость); *2''* — молоточек; *3* — подъязычно-челюстной хрящ (столбик); *3''* — стремечко; *4* — подъязычный хрящ; *4''* — элементы подъязычной кости; *I—V* — хрящевые жаберные дуги; *I'* — тело подъязычной кости; *II'—III'* — щитовидный хрящ; *IV'* — надгортанный хрящ; *V'* — черпаловидный и перстневидный хрящи.

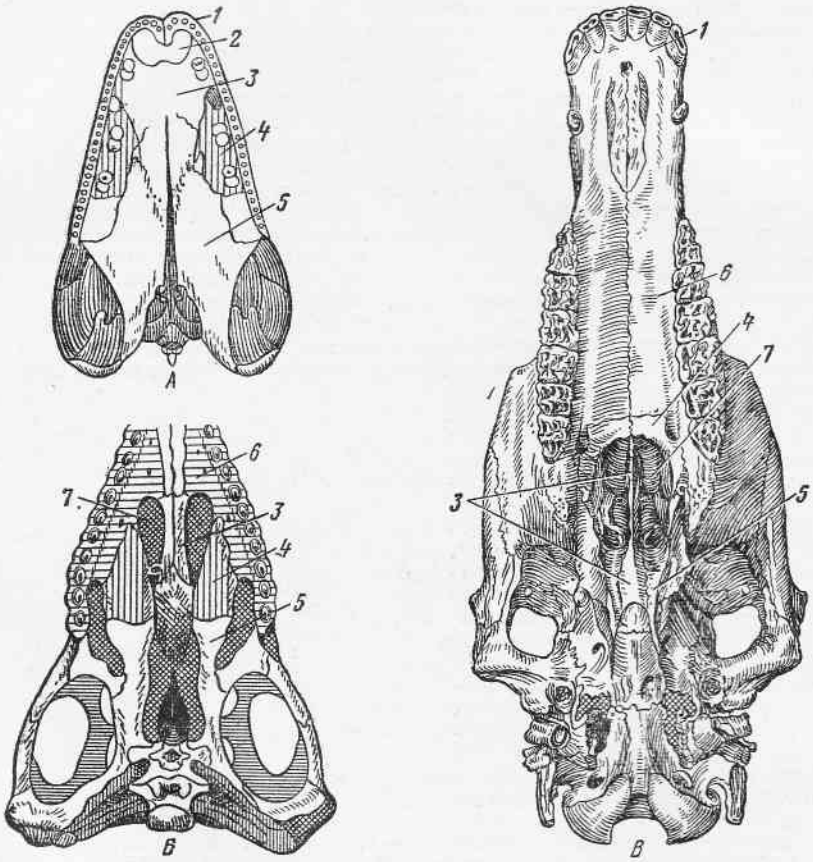


Рис. 100. Череп позвоночных со стороны твердого нёба:

А — древний тип черепа амфибий; *Б* — примитивный череп рептилий; *В* — череп лошади; *1* — резцовая кость; *2* — первичные хоаны; *3* — сошник; *4* — нёбные кости; *5* — крыловидные кости; *6* — нёбные отростки верхней челюсти; *7* — вторичные хоаны.

новить генетическое сходство отдельных костей черепа млекопитающих с их предшественниками у нижестоящих классов позвоночных.

Висцеральный череп в процессе фило-онтогенеза частично прошел те же три стадии развития. Исходным остовом висцерального черепа, располагавшегося под хордой, явились соединительнотканные *жаберные дуги*. Ископаемые щитковые имели свыше десяти жаберных дуг и сплошной наружный панцирь, состоящий из многих кожных костей, из которых позднее развивались многие покровные кости черепа. В дальнейшем число жаберных дуг уменьшилось до восьми, сократилось и количество покровных костей. Задние жаберные дуги расчленились на четыре подвижных элемента, передние же четыре дуги, утратив участие в дыхательной функции, превратились в *челюстной аппарат*. При этом первые две дуги образовали *губные хрящи*, третья — *челюстную дугу* с зубами, состоящую из двух элементов верхнего нёбно-квадратного хряща (рис. 99—*1*) и нижнего челюстного хряща (*2*). Четвертая дуга превратилась в *подъязычную дугу*, также состоящую из двух элементов: верхнего подъязычно-челюстного хряща (*3*) и нижнего подъязычного хряща (*4*). Изменилась и область твердого нёба (рис. 100). Позднее в области челюстной дуги развилось несколько замещающих ее покровных костей, на некоторых из них появились зубы. С переходом животных к существованию на суше количество костей, образующих висцеральный череп, значительно уменьшилось. Часть из них осталась в области лицевого отдела черепа, сохранив связь с системой органов пищеварения и дыхания, а другая часть оттеснилась развившимися покровными костями аборальнее, вошла в состав костей осевого черепа и приобрела иное значение (см. ниже).

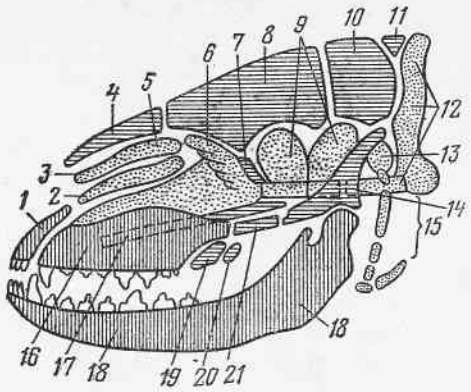


Рис. 101. Схема скелета головы млекопитающего (пунктиром обозначены примордиальные кости, заштрихованы покровные кости):

1 — резцовая кость; *2* — вентральная раковина; *3* — дорсальная раковина; *4* — носовая кость; *5* — носовая перегородка; *6* — решетчатая кость; *7* — слезная кость; *8* — лобная кость; *9* — клиновидная кость; *10* — теменная кость; *11* — межтеменная кость; *12* — затылочная кость; *13* — каменистая кость; *14* — чешуя височной кости; *15* — подъязычная кость; *16* — верхнечелюстная кость; *17* — сошник; *18* — нижняя челюсть; *19* — небная кость; *20* — крыловидная кость; *21* — скуловая кость.

В *онтогенезе* висцерального черепа млекопитающих происходят следующие изменения. Из парных спланхнотомов мезодермального листка, которые в области черепа сегментируются в связи с формированием зачатков органов жаберного дыхания, развиваются *соединительнотканные зачатки* жаберных дуг. Они в дальнейшем замещаются слабо выраженными *хрящевыми элементами*. Из них первый, соответствующий *предчелюстной дуге*, не развивается. На месте *челюстной дуги* закладываются только верхние (задние) участки члеников, которые с развитием организма смещаются в аборальном направлении и располагаются в области слуховой капсулы осевого черепа. Здесь из каудального участка *нёбно-квадратного хряща* развивается слуховая кость — *наковальня*, а из каудального участка *челюстного хряща* — *молоточек* (рис. 99—*1''*, *2''*). Верхний участок входного отверстия ротовой полости формируется закладывающимися на месте нёбно-квадратного хряща *покровными костями*: межчелюстной (резцовой) и верхнечелюстной. Нижний же участок входного отверстия ротовой полости образуется закладывающейся в области редуцированного челюстного хряща нижнечелюстной покровной костью, подвижно соединяющейся со скуловым отростком чешуи височной кости. *Подъязычные дуги* состоят из ряда отдельных члеников. Дистальные членики срастаются друг с другом вентральными концами. Ряд проксимальных члеников остается свободным. Из верхних члеников *подъязычно-челюстного хряща* образуется в дальнейшем слуховая кость — *стремечко* (*Б—В—3''*). Нижние хрящевые членики его превращаются в дальнейшем в отдельные элементы подъязычной кости (*4''*). *Зачатки жаберных дуг* в большинстве подвергаются полной редукции, а частично преобразуются в элементы подъязычной кости и в хрящевой остов гортани (*Б*, *В—II'*, *III'*, *IV'*, *V'*).

Осевой и висцеральный черепа млекопитающих в процессе своего развития становятся в такие тесные взаимоотношения между собой, что кости одного из них входят в состав другого. Поэтому череп взрослых млекопитающих делят на *мозговой отдел*, в

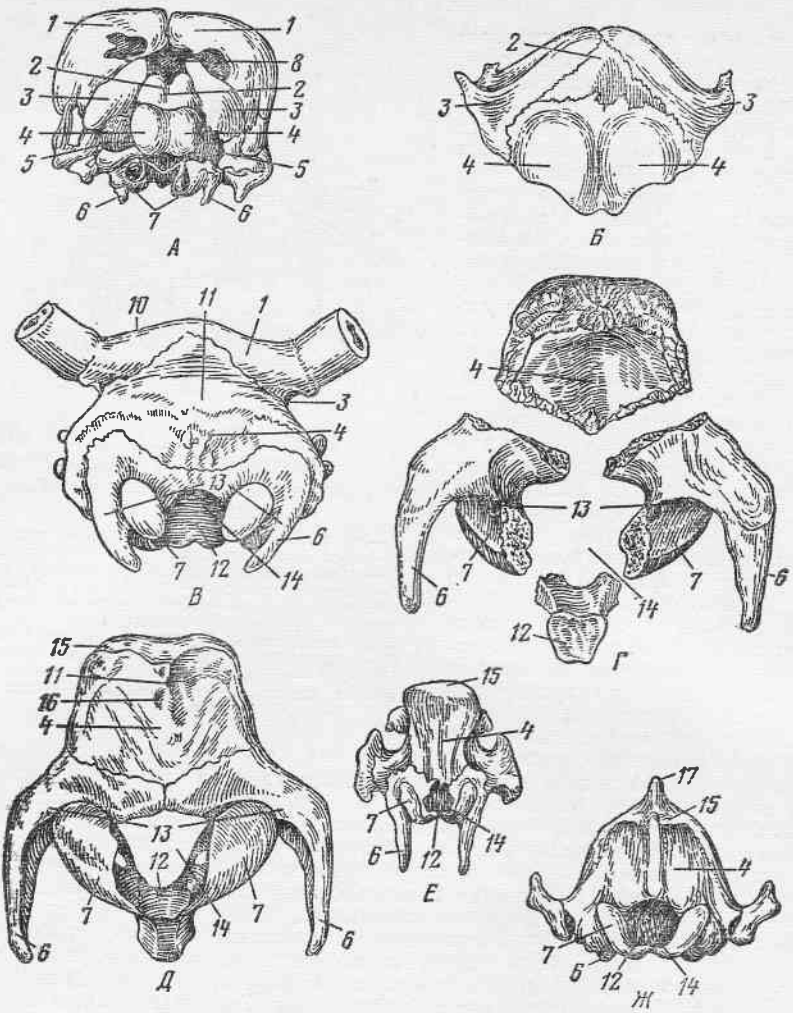


Рис. 102. Кости затылочной области в их развитии:

5-месячного плода теленка *(А)*; взрослого теленка *(Б)*; взрослого крупного рогатого скота *(В)*; 3-месячного жеребенка (Г); взрослой лошади *(Д)*; взрослой свиньи *(Е)*; взрослой собаки *(Ж)*; *1* — лобные кости; *2* — межтеменная кость; *3* — теменные кости; *4* — чешуя затылочной кости; *5* — затылочно-теменная фонтанель; *6* — яремные отростки; *7* — мыщелки затылочной кости; *8* — лобно-теменная фонтанель (роднички); *9* — роговые отростки (отрезаны); *10* — лобный гребень; *11* — предбугорье; *12* — основание (тело) затылочной кости; *13* — боковые части затылочной кости; *14* — большое затылочное отверстие; *15* — затылочный гребень; *16* — выйная ямка; *17* — наружный сагиттальный гребень.

котором располагается головной мозг, и на *лицевой отдел*, составляющий костный остов лица человека, морды животного, остов носовой и ротовой полостей (рис. 79—*1*, *2*).

Череп образуется из костей двух видов: примордиальных — primordialis (primus — первый, ordior — начинаю, первобытный, первоначальный) и покровных.

К *примордиальным костям* мозгового отдела черепа млекопитающих относятся затылочная, клиновидная, каменистые и решетчатая кости, составляющие основание, нижнебоковые и оральные стенки черепномозговой полости, в которой располагается головной мозг. К примордиальным костям лицевого отдела черепа относятся носовые раковины, хрящевая носовая перегородка и подъязычная кости (рис. 101).

Покровные кости образуют крышу черепномозговой полости, верхние части ее боковых стенок, стенки ротовой и носовой полостей. У новорожденных животных они связаны между собой и с другими соседними костями соединительнотканными пластин-

ками, которые являются остатками перепончатого скелета и называются *фонтанелями* или *родничками* (рис. 102). Наиболее выраженными родничками бывают *лобный* (*8*, между теменными и лобными костями) и *затылочный* (*5*, между затылочной и теменными костями).

Дальнейшее развитие костей мозгового и лицевого отделов черепа идет неравномерно. В фетальный период вместе с развитием мозга усиленно растут кости мозгового отдела черепа. В постфетальный период, особенно с переходом животного на самостоятельное питание, быстрее растут кости лицевого отдела черепа. Так, длина мозгового отдела черепа 7—8-месячного плода крупного рогатого скота составляет 43,5 длины всего черепа, у новорожденного теленка 38,2%, а у взрослой коровы 31,5%. Длина нижней челюсти, наоборот, с возрастом увеличивается. У плода она равна 12,8%; у новорожденного теленка 15,8%; у взрослой коровы 62,2% длины всего черепа (Б. Р. Овсищер).

Мозговой отдел черепа

Мозговой отдел черепа состоит из плоских костей, соединенных между собой неподвижно швами и образующих стенки *черепномозговой полости* с рядом отверстий (рис. 103). Так как головной мозг на своей поверхности имеет борозды и извилины, то и кости мозговой поверхности черепа имеют соответствующие отпечатки мозга. Против извилин головного мозга располагаются *«пальцевые» вдавливания*, а против борозд мозга — *мозговые возвышения*. Через большое затылочное отверстие в аборальной стенке мозгового отдела черепа (*16*) спинной мозг переходит в головной, а через другие отверстия черепномозговые нервы, отходящие от головного мозга, выходят из черепномозговой полости. Через эти же отверстия в черепную полость входят кровеносные сосуды. Граница, отделяющая мозговой отдел черепа от лицевого, находится приблизительно на уровне задних краев глазницы.

Аборальная стенка черепномозговой полости образуется чешуей затылочной кости (рис. 102—*4*), а у рогатого скота еще межтеменной и частью теменных костей (*В—2, 3*). Дно, или основание черепа, и *нижняя часть боковых стенок* формируются телом затылочной кости (рис. 103—*14*), клиновидной (*8*) и височными костями. *Черепной свод*, или крыша черепномозговой полости, сформирован чешуей височной кости (рис. 107—*21*), межтеменной (рис. 105—*16*), теменными (*1*) и лобными (*2*) костями, а у рогатого скота — только лобными костями (*А—2*). Оральная стенка черепномозговой полости формируется решетчатой (рис. 103—*1*) и лобной костями (*17*).

Дно мозгового отдела черепа имеет три ямки. В *задней черепной ямке* (*в*) располагается ромбовидный мозг, состоящий из продолговатого мозга, мозжечка и мозгового моста. В *средней черепной ямке* (*б*) располагаются в основном средний, промежуточный мозг и часть конечного мозга. В *передней черепной ямке* (*а*) дна мозгового отдела черепа находится остальная часть конечного мозга с обонятельными луковицами.

Все эти части мозга имеют на черепе соответствующие отпечатки. Другие детали мозга также имеют определенные отпечатки на костях, с которыми они соприкасаются: ямки обонятельного мозга (*1*), ямки грушевидных долей, желоб перекреста зрительных нервов (*2*), ямка гипофиза (*5*), ямка мозгового моста (*10*), ямка продолговатого мозга (*13*). В мозговом отделе черепа различают следующие кости: затылочную, клиновидную, височную, теменные, межтеменную, лобные и решетчатую, из которых височные, теменные и лобные кости парные, а остальные — непарные.

Затылочная кость — os occipitále — имеет тело (рис. 102 — *12*) боковые части (*13*) и чешую (*4*). Тело лежит в задней части основания черепа. На внутренней поверхности тела затылочной кости (рис. 103) находятся

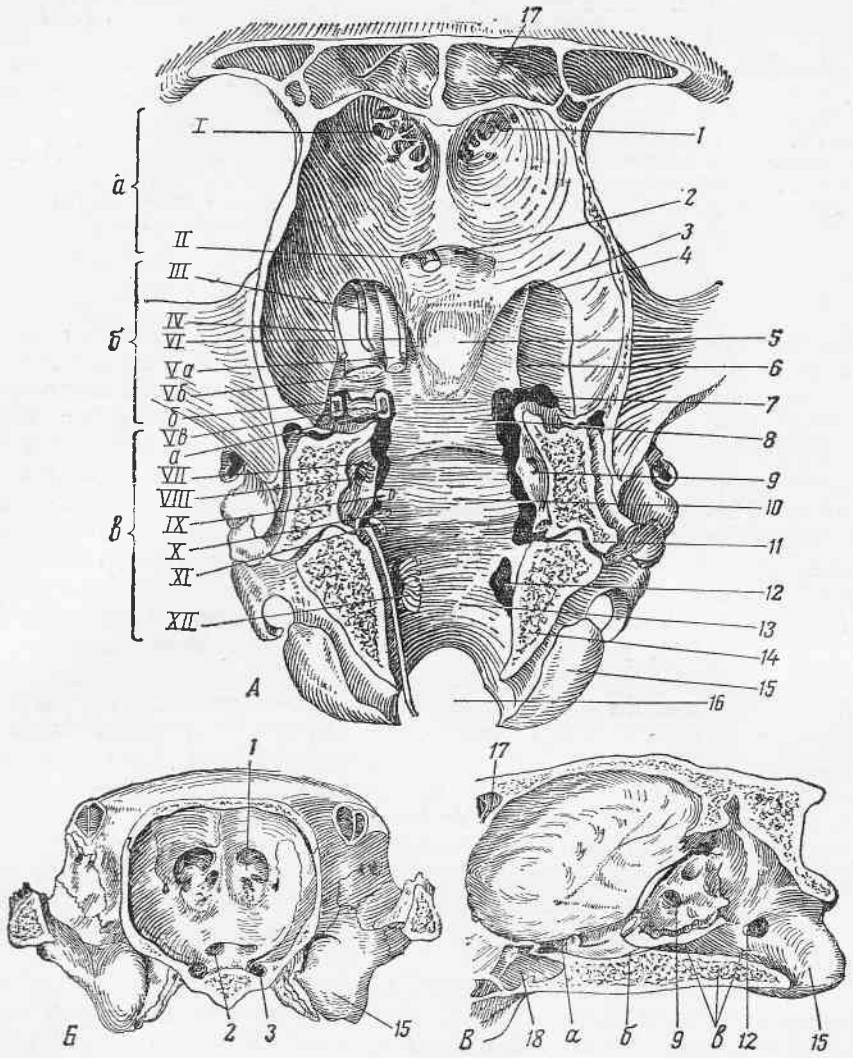


Рис. 103. Черепная полость лошади с отверстиями и выходящими через них черепно-мозговыми нервами:

А — с открытой крышей; *Б* — поперечное сечение; *В* — продольное сечение; *а* — передняя черепная ямка; *б* — средняя черепная ямка; *в* — задняя черепная ямка; *1* — отверстия в продырявленной пластинке решетчатой кости и проходящие через них нити обонятельного нерва первой пары черепно-мозговых нервов (*I*); *2* — желоб зрительного перекреста (зрительные отверстия) и выходящие из них зрительные нервы (*II*); *3* — глазничная щель и проходящие через нее глазодвигательный (*III*), блоковый (*IV*), отводящий (*VI*) нервы и глазничный нерв — первая ветвь тройничного нерва (Va); *4* — круглое отверстие и выходящий из него верхнечелюстной нерв — вторая ветвь тройничного нерва (*Vб*); *5* — ямка гипофиза; *6* — тело и крылья клиновидной кости; *7* — оральный участок рваного отверстия, выходящий через него нижнечелюстной нерв — третья ветвь тройничного нерва (*Vв*) и входящие в черепномозговую полость артерии — внутренняя сонная артерия (*а*) и средняя артерия мозговой оболочки (*б*); *8* — тело клиновидной кости; *9* — внутренний слуховой проход и входящие в него лицевой (*VII*) и слуховой (*VIII*) нервы; *10* — ямка мозгового моста; *11* — аборальный участок рваного отверстия и выходящие из него языкоглоточный (*IX*), блуждающий (*X*) и добавочный (*XI*) нервы; *12* — отверстие подъязычного нерва и проходящий через него подъязычный нерв (*XII*); *13* — ямка продолговатого мозга; *14* — перерезанные боковые части затылочной кости; *15* — мыщелки затылочной кости; *16* — большое затылочное отверстие; *17* — синус лобной кости; *18* — синус клиновидной кости.

ямка продолговатого мозга (*13*), *ямка мозгового моста* (*10*), а на наружной поверхности — *мышечные бугры*, на которых оканчиваются мышцы, сгибающие голову (рис. 108—*7*). *Боковые части* затылочной кости имеют *мыщелки* (рис. 102—*7*), которыми она соединяется подвижно с первым шейным позвонком, и *яремные отростки* (*6*). У места соединения тела затылочной кости с мыщелками находятся подъязычные отверстия для соименных нервов (рис. 103—*12*).

Между телом затылочной кости, ее боковыми частями и чешуей имеется *большое затылочное отверстие* (*16*), через него спинной мозг переходит в продолговатый. *Чешуя затылочной кости* у большинства животных составляет основу аборальной стенки черепной полости и основу затылочной области. Ее верхний край у лошади, собаки и свиньи образует *затылочный гребень* (рис. 102—*15*). Чешуя затылочной кости у взрослого рогатого скота (*В*—*4*) срастается с теменными и межтеменными костями (*3*) и вместе с ними формирует аборальную стенку черепномозговой полости (у теленка она не срастается; *Б*—*4*).

Клиновидная кость — os sphenoidále — имеет тело (рис. 108 — *Б*), две пары крыльев (височные и глазничные) и пару крыловидных отростков (рис. 103—*6*, *8*). Тело лежит впереди тела предыдущей кости и состоит из сросшихся двух кусков — переднего (приподнятого) и заднего (основного). На внутренней поверхности задней части *тела клиновидной кости* имеется *ямка гипофиза* (*5*), а впереди нее — *желоб зрительного перекреста* (*2*), переходящий на наружной поверхности кости в *зрительные отверстия* (рис. 108—*12*). Через последние выходит II пара черепномозговых нервов — зрительных (рис. 103—*11*). В теле клиновидной кости есть *синус* (пазуха) *клиновидной кости* (рис. 104—17).

Височные крылья прилежат к височной кости и у крупного рогатого скота имеют овальное отверстие, а у собаки и сонное. На внутренней поверхности крыла у лошади два желоба; медиальный идет в зрительную щель, через которую в глазницу проходят нервы и сосуды, латеральный — в круглое отверстие. У крупного рогатого скота и свиньи эти два отверстия объединяются в одно — круглоглазничное отверстие. Глазничные крылья входят в состав стенки глазницы и лежат впереди височных, они вместе с лобными костями формируют решетчатое отверстие. Крыловидные отростки направляются от тела назо-вентрально, прилегая с латеральной стороны к крыловидной кости. Аборальным краем клиновидная кость вместе с каменистой костью и основанием затылочной кости образует *рваное* отверстие (рис. 103—*7*, *11*), через которое выходят черепно-мозговые нервы.

В образовавшейся снаружи черепа клинонебной ямке отмечают отверстия: 1) клинонебное, ведущее в носовую полость, 2) верхнечелюстное — в подглазничный канал, проходящий над верхней аркадой зубов (в нем находятся одноименные сосуды и нервы), 3) заднее небное — идет в небный канал, который открывается в ротовую полость большим передним небным отверстием (рис. 108—*23*).

Височная кость — os temporále (рис. 108 — *Б*) — состоит из двух костей: каменистой кости и чешуи височной кости; у рогатого скота и собаки они слиты в одну кость, а у лошади и свиньи раздельны.

Чешуя височной кости (107—*21*), образуя с внешней стороны значительную часть боковой стенки мозгового отдела черепа, непосредственно с мозгом соприкасается мало, налегая на расположенные под ней части теменных костей. У чешуи имеется скуловой отросток (рис. 108—*17*), на котором базально расположены *суставной бугорок* (*15*) и *челюстная ямка* (*16*). Соединяясь с нижней челюстью, они образуют сложный двуосный

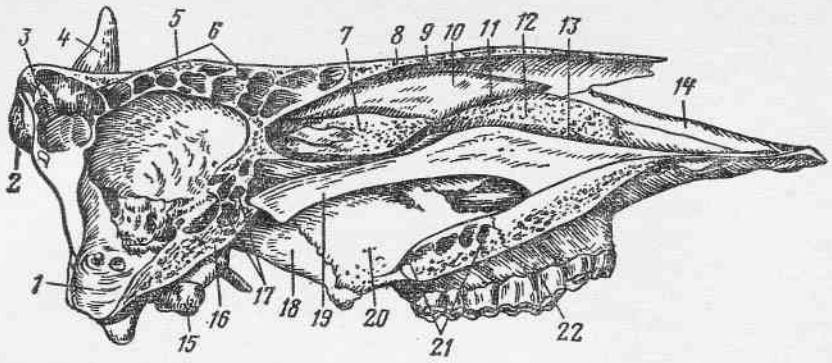


Рис. 104. Кости черепа коровы с медиальной стороны и синусы в них:

1 — затылочная кость; *2* — теменная кость; *3* — пазуха теменной кости; *4* — роговой отросток; *5* — лобная кость; *6* — пазуха лобной кости; *7* — лабиринт решетчатой кости; *8* — носовая кость; *9* — дорсальный носовой ход; *10* — дорсальная раковина; *11* — средний носовой ход; *12* — вентральная раковина; *13* — вентральный носовой ход; *14* — резцовая кость; *15* — костный барабан; *16* — тело клиновидной кости; *17* — пазуха клиновидной кости; *18* — крыловидная кость; *19* — сошник; *20* — небная кость; *21* — небная пазуха; *22* — верхнечелюстная кость.

(у травоядных животных) сустав. Верхний край скулового отростка чешуи образует *височный гребень*. Последний у лошадей и собак вместе с затылочным и наружным сагиттальным гребнями ограничивают височную ямку.

Каменистая кость — os petrósum (рис. 107—*26*, *31*) является костным остовом органа слуха и состоит из нескольких частей различного происхождения. Внутренняя скалистая ее часть образует костный остов внутреннего уха. В центре внутренней ее поверхности, непосредственно соприкасающейся с головным мозгом, имеется *внутренний слуховой проход* (рис. 103—*9*), по которому входит внутрь каменистой кости слуховой нерв, и *отверстие лицевого канала* для прохода лицевого нерва. Наружная барабанная часть кости образует костный остов среднего уха — *костный барабан* (рис. 108, *8*) и костное основание наружного уха. На ней различают *подъязычный отросток* (*10*), с которым подвижно соединяется подъязычная кость (рис. 109), *наружный слуховой проход* (рис. 107—*27*), к которому прикрепляется хрящевая ушная раковина, *костную слуховую трубу*, представляющую собой костный конец хрящевой глоточно-барабанной (евстахиевой) трубы, соединяющей глотку с барабанной полостью среднего уха, и *отверстие лицевого канала*, откуда выходит лицевой нерв (рис. 108—9). Сосцевидная часть соединяет обе указанные выше части. Она очень пориста и имеет сосцевидный отросток.

Теменная кость — os parietále (рис. 105 — *1*) — образует у лошади, свиньи и собаки задневерхние и боковые стенки черепномозговой полости. У крупного рогатого скота теменные кости, сдавленные сильно развитыми лобными костями (*2*) с их роговыми отростками (*10*), расположены узкой полосой по бокам мозгового отдела черепа, заходят в затылочную область, оттесняя книзу чешую затылочной кости, с которой и срастаются (рис. 107—*18*). В теменных костях имеется *синус* (рис. 104—*3*).

Между чешуей затылочной кости и аборальными концами теменных костей располагается межтеменная кость — os interparietále (рис. 105—*Б*—*16*). У рогатого скота она срастается с теменными костями и чешуей затылочной кости (рис. 102—*А*—*2*), а у свиньи — только с последней.

Лобная кость — os frontále (рис. 105 — *2*) — у лошади, свиньи и собаки образует оральную часть, у рогатого скота — всю крышу мозгового отдела черепа и у всех животных — аборальную часть крыши носовой по-

лости. Составляя костную основу лобной области головы, она частично опускается на боковую сторону черепа и входит в состав костного остова глазнично-височной области. На лобной кости выделяют *скуловой отросток* (*4*) и *надглазничное отверстие* (*3*), через которое на поверхность черепа выходят лобная артерия и лобный нерв.

Лобные кости у крупного рогатого скота вследствие развития в их задней части роговых отростков (*10*) смещают в затылочную область межтеменную кость и часть теменных костей (*1*) и на их границе с затылочной областью образуют *лобный гребень* (*11*), от боковых концов которого отходят *роговые отростки*, имеющие у животных разных видов различную величину и форму. Лобные кости имеют хорошо выраженные, особенно у рогатого скота, лобные пазухи (рис. 104—*6*).

Решетчатая кость — os ethmoidale — состоит из ряда прямых и изогнутых костных пластинок. Одна из них — *продырявленная* (рис. 103—*1*) расположена поперек черепа и образует границу между лицевым и мозговым его отделами. Она имеет две выпуклости, обращенные в носовую полость, и ряд мелких отверстий. В углублениях этой пластинки располагаются обонятельные луковицы головного мозга, а через мелкие отверстия в ней проходит обонятельный нерв I пары черепномозговых нервов. Под прямым углом к середине продырявленной пластинки расположена *перпендикулярная пластинка* решетчатой кости (рис. 106—*5*), уходящая в носовую полость. Ее передний конец переходит без границы в *хрящевую носовую перегородку*. От дорсального края перпендикулярной пластинки к вент-

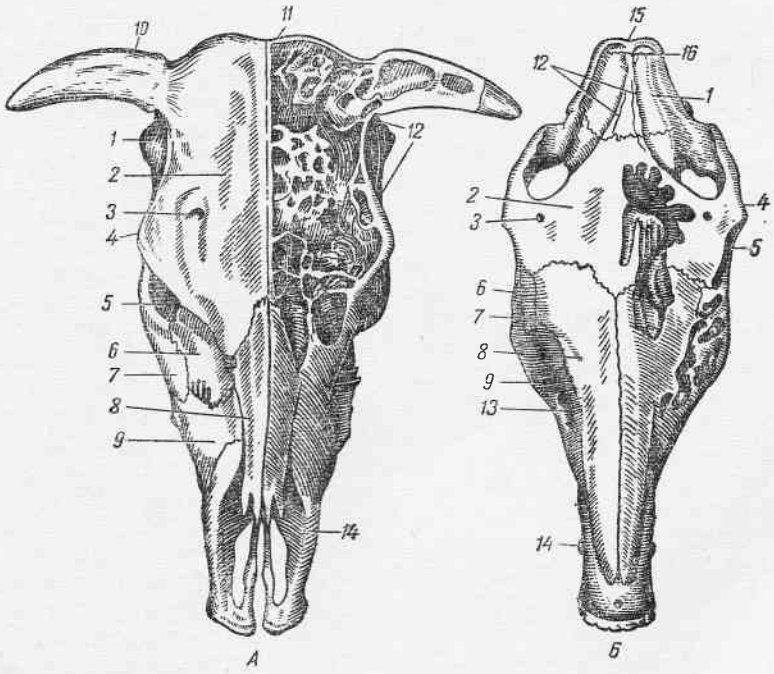


Рис. 105. Череп коровы (*А*) и лошади (*Б*) сверху (со вскрытыми на правой стороне рисунка лобными и верхнечелюстными синусами):

1 — теменная кость; *2* — лобная кость; *3* — надглазничное отверстие; *4* — скуловой отросток лобной кости; *5* — глазница; *6* — слезная кость; *7* — скуловая кость; *8* — носовая кость; *9* — верхнечелюстная кость; *10* — роговой отросток; *11* — лобный гребень (у рогатого скота); *12* — височная ямка; *13* — подглазничное отверстие; *14* — резцовые кости; *15* — затылочный гребень; *16* — межтеменная кость.

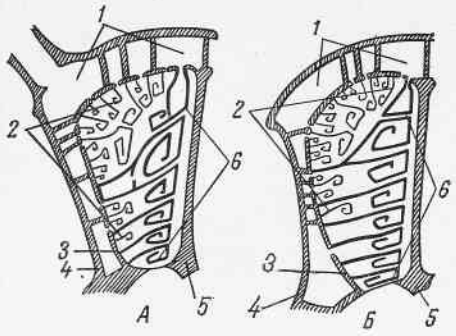


Рис. 106. Схема поперечного разреза области лабиринта решетчатой кости:

А — рогатого скота; *Б* — свиньи; *1* — лобный синус; *2* — эктотурбиналии; *3* — боковая пластинка; *4* — костная стенка носовой полости; *5* — перпендикулярная пластинка; *6* — эндотурбиналии.

ральному ее краю идут дугообразно, выпуклостями в наружную сторону, *боковые*, или *бумажные*, *пластинки* решетчатой кости. Своими задними краями они упираются в латеральные края продырявленной пластинки. От боковых пластинок в сторону перпендикулярной пластинки, в свою очередь, отходит ряд очень тонких костных пластинок, завивающихся на свободных концах, обращенных медиально, в противоположные стороны. Это *завитки*, или *этмотурбиналии* (эктотурбиналии и эндотурбиналии; рис. 106—*2,6*).

Все эти образования составляют *лабиринт решетчатой кости* (рис. 104—*7*), являющийся костной основой органа обоняния.

Лицевой отдел черепа

В лицевой отдел черепа входят кости, образующие в основном стенки ротовой и носовой полостей: нижнечелюстные, верхнечелюстные, резцовые, носовые, слезные, скуловые, нёбные, крыловидные кости, сошник, хрящевая носовая перегородка, дорсальные и вентральные носовые раковины и подъязычная кость. Из них сошник, хрящевая носовая перегородка и подъязычная кость являются непарными, а остальные — парными. Почти все они с возрастом срастаются между собой и с костями мозгового отдела черепа. Только нижнечелюстная и подъязычная кости остаются подвижными.

Нижнечелюстная кость — os mandibuláre — (рис. 107 — *15*) — имеет *тело*, где располагаются зубы и *челюстные ветви* (*28*). На теле различают *резцовую* часть (спереди) и *коренные* части (боковые), на которых имеются *зубной край* с альвеолами, и *беззубый край*. Близ перехода тела в ветвь находится *сосудистая вырезка* (*16*), через нее с медиальной стороны нижней челюсти переходят на латеральную сторону проток околоушной слюнной железы, вена и лицевая артерия. В этом месте лицевая артерия расположена наиболее поверхностно и поэтому особенно удобна для исследования пульса у крупных животных. При переходе тела в ветви образуется *челюстной угол* (*30*).

На латеральной поверхности челюстной ветви находятся шероховатое углубление — *ямка большой жевательной мышцы* (*29*); на медиальной ее стороне имеется второе углубление — *ямка крыловой мышцы*. В этих ямках оканчиваются одноименные жевательные мышцы. На медиальной поверхности челюстной ветви расположено *нижнечелюстное отверстие*, ведущее в *нижнечелюстной канал*, открывающийся в *подбородочном отверстии* (*14*). По этому каналу проходят сосуды и нервы, васкуляризующие и иннервирующие зубы нижней челюсти и мягкие части головы в области подбородка. Расстояние между правой и левой челюстными ветвями нижней челюсти называют *межчелюстным пространством*. Свободный конец каждой челюстной ветви оканчивается *мышечным отростком* (*12*), к которому прикрепляется височная мышца, идущая из височной ямки. Перпендикулярно к мышечному отростку, но ниже него, на челюстной ветви располагается *суставной отросток* (*13*); у травоядных животных он имеет эллипсоидную форму.

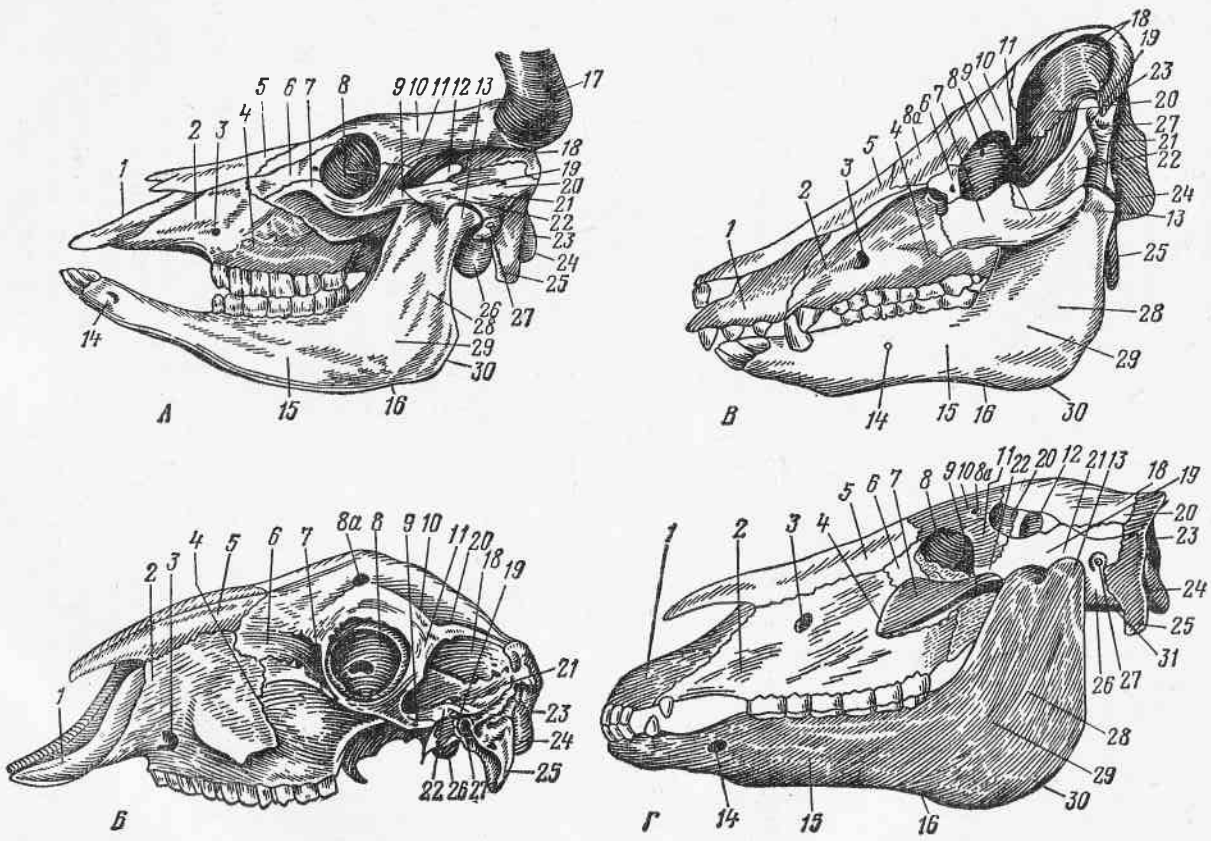


Рис. 107. Череп коровы (*А*), овцы (*Б*), свиньи (*В*) и лошади (*Г*) с латеральной стороны:

1 — резцовая кость; *2* — носовая пластинка верхнечелюстной кости; *3* — подглазничное отверстие; *4* — лицевой гребень (лицевой бугор у коровы); *5* — носовая кость; *6* — слезная кость; *7* — скуловая кость; *8* — глазница; *8а* — надглазничное отверстие; *9* — височный отросток скуловой кости; *10* — лобная кость; *11* — скуловой отросток лобной кости; *12* — мышечный отросток нижней челюсти; *13* — суставной отросток; *14* — подбородочное отверстие; *15* — нижнечелюстная кость; *16* — сосудистая вырезка; *17* — рог; *18* — теменная кость; *19* — скуловой отросток височной кости; *20* — височная ямка; *21* — чешуя височной кости; *22* — скуловая дуга; *23* — затылочная кость; *24* — мыщелки затылочной кости; *25* — яремный отросток; *26* — барабанная часть каменистой кости; *27* — наружный слуховой проход; *28* — ветвь нижней челюсти; *29* — ямка большой жевательной мышцы; *30* — челюстной угол нижней челюсти; *31* — сосцевидный отросток каменистой кости.

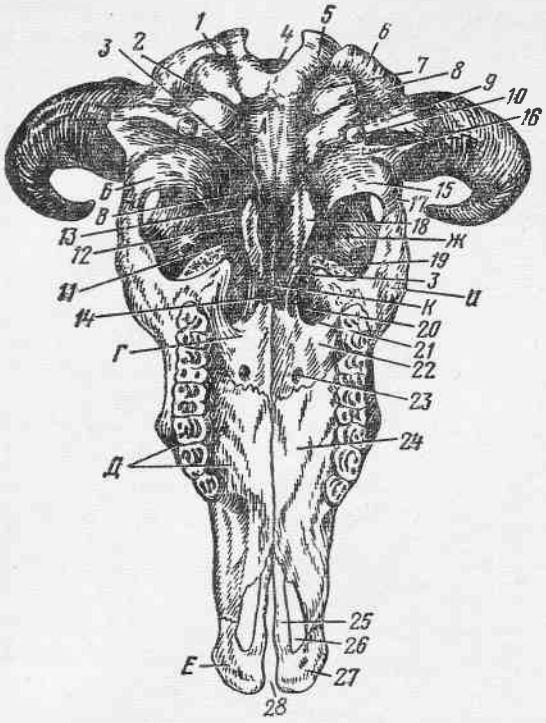


Рис. 108. Череп коровы с базальной стороны:

А — затылочная кость; *Б* — височная кость; *В* — клиновидная кость; *Г* — небная кость; *Д* — верхнечелюстная кость; *Е* — резцовая кость; *Ж* — лобная кость; *З* — крыловидная кость; *И* — скуловая кость; *К* — сошник; *1* — подъязычное отверстие; *2* — овальное отверстие; *3* — рваное отверстие; *4* — большое затылочное отверстие; *5* — мыщелки затылочной кости; *6* — яремный отросток; *7* — мускульный бугор; *8* — костный барабан; *9* — отверстие лицевого канала; *10* — подъязычный отросток; *11* — круглоглазничное отверстие; *12* — зрительное отверстие; *13* — решетчатое отверстие; *14* — хоаны; *15* — суставной бугорок; *16* — челюстная ямка; *17* — скуловой отросток височной кости; *18* — крыловидный отросток клиновидной кости; *19* — слезный пузырь; *20* — клиновидное отверстие; *21* — верхнечелюстное отверстие; *22* — горизонтальная пластинка небной кости; *23* — небное отверстие; *24* — небный отросток верхнечелюстной кости; *25* — небный отросток резцовой кости; *26* — небная щель; *27* — тело резцовой кости; *28* — резцовая щель.

Этим отростком нижняя челюсть подвижно соединяется с *суставным бугорком* скулового отростка височной кости (рис. 108—*15*).

Верхнечелюстная кость— os maxilláre (рис. 106 — *2*) — состоит из тела, в котором расположены зубы и от которого в разные стороны отходят носовая пластинка и небный отросток. На теле различают *зубной край* с альвеолами, *беззубый край* и каудально расположенный *верхнечелюстной бугор*. Вверх от тела отходит длинная, широкая, местами очень тонкая *носовая пластинка* верхнечелюстной кости, составляющая бо́льшую часть боковой стенки носовой полости. У основания ее костные пластинки компактного вещества кости широко расходятся, образуя *верхнечелюстную пазуху* (рис. 105), или *гайморову полость*. Между листками носовой пластинки проходит *подглазничный канал*, который открывается на ее латеральной поверхности *подглазничным отверстием* (рис. 107—*3*). Ниже и каудальнее от него располагается *лицевой бугор* (*4*; у рогатого скота, свиньи и собаки) или *скуловой* (лицевой) гребень (у лошади), являющиеся местом прикрепления большой жевательной мышцы. На медиальной стороне носовой пластинки имеется длинный, тонкий, острый *гребень вентральной носовой раковины* (рис. 104—*12*). Перпендикулярно к носовой пластинке внутрь от тела верхнечелюстной кости отходит вторая — широкая, длинная, тонкая на всем протяжении пластинка, называемая *небным отростком верхнечелюстной кости* (рис. 108—*24*). Своим задним концом она граничит с горизонтальной пластинкой небной кости (*22*).

Резцовая кость — os incisivum (рис. 107 — *1*) — принимает участие в формировании входа в носовую и ротовую полости. У нее различают тело, на котором расположены альвеолы резцовых зубов (у жвачных зубов на этой кости нет), и две пары отростков: носовые и небные. Первые входят в состав боковых стенок носовой полости; вторые составляют переднюю часть дна носовой и переднюю часть крыши ротовой полостей (рис. 108 — *25*).

Носовая кость — os nasále (рис. 107 — *5*) — как бы продолжает в оральном направлении лобную кость и имеет слабо выраженные носовые пазухи. На ее внутренней поверхности находится продольный *гребень дорсальной носовой раковины* (рис. 104—*10*).

Слезная кость* — os lacrimále (рис. 107 — *6*) — состоит из двух пластинок, расположенных под прямым углом одна к другой. Одна из них, более плоская, — *лицевая* образует стенку носовой полости, другая, вогнутая, — *глазничная* составляет часть глазницы. У взрослого рогатого скота слезная кость имеет *костный слезный пузырь* (рис. 108—*19*). На глазничной пластинке имеется *ямка слезного мешка*, в дне которой находится отверстие, ведущее в *слезно-носовой канал*.

Скуловая кость — os zygomáticum (рис. 107 — *7*) — образует часть боковой стенки носовой полости. Она имеет *височный отросток* (*9*), идущий навстречу скуловому отростку височной кости (*19*), вместе они составляют *скуловую дугу* (*22*). Слезная, лобная и скуловая кости с примыкающим к последней скуловым отростком чешуи височной кости образуют замкнутое у лошади и рогатого скота и полузамкнутое у свиньи и собак кольцо, называемое *глазницей* или *орбитой* (*8*).

Небная кость — os palatínum (рис. 108—*Г*) — состоит из двух пластинчатых частей, расположенных почти под прямым углом друг к другу на базальной стороне черепа. Одна из них — *горизонтальная* пластинка (*22*) — у взрослых животных срастается с небным отростком верхнечелюстной кости, формируя вместе с ним задний край дна носовой полости и крыши ротовой полости. Другая — *перпендикулярная* пластинка — вместе с горизонтальной образует широкое отверстие, выходящее из носовой полости в глотку, которое делится сошником на две равные части — *хоаны* (*14*).

Небные отростки верхнечелюстных костей вместе с небными отростками резцовых костей и с горизонтальными пластинками небных костей составляют одной поверхностью дно носовой полости, а другой — крышу ротовой полости, образуя костную основу твердого неба.

Крыловидная кость — os pterygoideum (*3*) — тесно примыкает к перпендикулярной пластинке небной кости и к крыловидному отростку клиновидной кости. Это тонкая, плоская, сравнительно длинная, слегка изогнутая кость, принимающая участие в формировании хоан.

Сошник — vómer (*К*) — расположен на дне носовой полости, аборальным концом доходит до клиновидной кости, прикрывая ее и разделяя хоаны на два отверстия. Он имеет расходящиеся *крылья*, между которыми находится *желоб хрящевой носовой перегородки*.

Хрящевая носовая перегородка является продолжением перпендикулярной пластинки решетчатой кости, одним краем она входит в желоб сошника, а другим примыкает к носовым костям, разделяя носовую полость на две половины. Каждая половина носовой полости, в свою очередь, нежными, тонкими костными пластинками — носовыми раковинами — делится на ходы. Дорсальная носовая раковина — cóncha dorsalis (рис. 104—*10*) — прикреплена к гребню дорсальной носовой раковины носовой кости. Вентральная носовая раковина — concha ventralis (*12*) — идет от гребня вентральной носовой раковины верхнечелюстной кости. Обе эти раковины, как и лабиринт решетчатой кости, образуют завитки, которые у дорсальной раковины идут книзу, а у вентральной — кверху.

---

* Слезную и скуловую кости А. Ф. Климов относит к мозговому отделу черепа, так как они входят в организацию орбиты, в которой лежит глаз, развившийся из переднего мозгового пузыря.

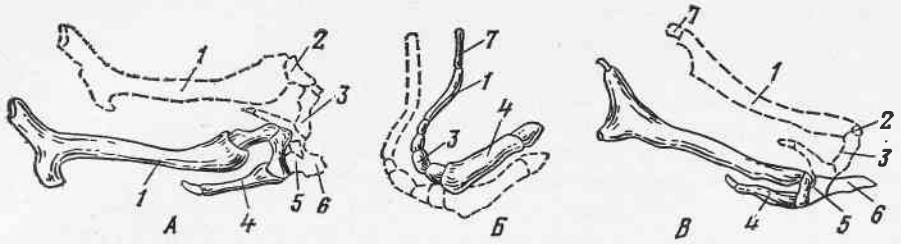


Рис. 109. Подъязычная кость:
А — рогатого скота; *Б* — свиньи; *В* — лошади; *1* — средний членик; *2* — дистальный членик; *3* — малые рога; *4* — большие рога; *5* — тело; *6* — язычный отросток; *7* — проксимальный членик.

Подъязычная кость — os hyoideum (рис. 109) — подвижно соединена с подъязычным отростком каменистой кости и обеспечивает движение языка, гортани и глотки. Она состоит из *тела* (*5*), *язычного отростка* (*6*), *больших* (*4*) и *малых* (*3*) *рогов* и из двух *ветвей*, образованных тремя члениками. Средний из члеников составляет основную часть ветви (*1*), а проксимальный (*7*) и дистальный (*2*) членики представляют собой короткие вставки между средним членником и рогами подъязычной кости и средним членником и подъязычным отростком каменистой кости.

У свиней в лицевой части черепа имеется еще **хоботковая кость** — os róstri, образующая костный остов «пятачка».

Соединение костей черепа

Большинство костей черепа млекопитающих с возрастом срастается, образуя на месте срастания различные швы. Подвижными остаются только нижнечелюстная и подъязычная кости.

Нижнечелюстная кость со скуловым отростком височной кости соединяется *нижнечелюстным суставом*, включающим в себя хрящевую прокладку — *суставной диск*. По строению нижнечелюстной сустав относится к типу *сложных* суставов, а по характеру движения — к типу *двуосных* суставов. Нижнечелюстной сустав у всех животных имеет *суставную сумку*, а у ряда животных — и две *дополнительные связки;* латеральную и каудальную, располагающиеся сравнительно свободно; не слишком ограничивая боковые движения.

СКЕЛЕТ КОНЕЧНОСТЕЙ

Происхождение пятипалых конечностей и их изменение в связи с изменением функции

Работами палеонтологов и сравнительных анатомов создана теория происхождения пятипалых конечностей из плавников, в свою очередь, развившихся из кожно-боковых складок низших позвоночных животных (рис. 110). К замене плавников пятипалыми конечностями привело изменение условий существования предков наземных животных, конечности которых в дальнейшем приспособились к разнообразной функции: передвижению по земле, хватанию предметов, лазанию, летанию по воздуху и т. д.

Наиболее древним способом передвижения позвоночных по земле было *стопохождение* (рис. 111), которое у ряда млекопитающих заменилось *пальцехождением*, а затем и *копытохождением* (рис. 112, 113). Предки травоядных млекопитающих, проходя большие расстояния при собирании пищи, спасаясь от преследующих хищников бегством, постоянно тренировали конечности в однообразном поступательном движении. В результате этого они, утратив разнообразие движения конечностей, приобрели такие ценные качества, как быстрота передвижения, сила и выносливость, что в сумме наибо-

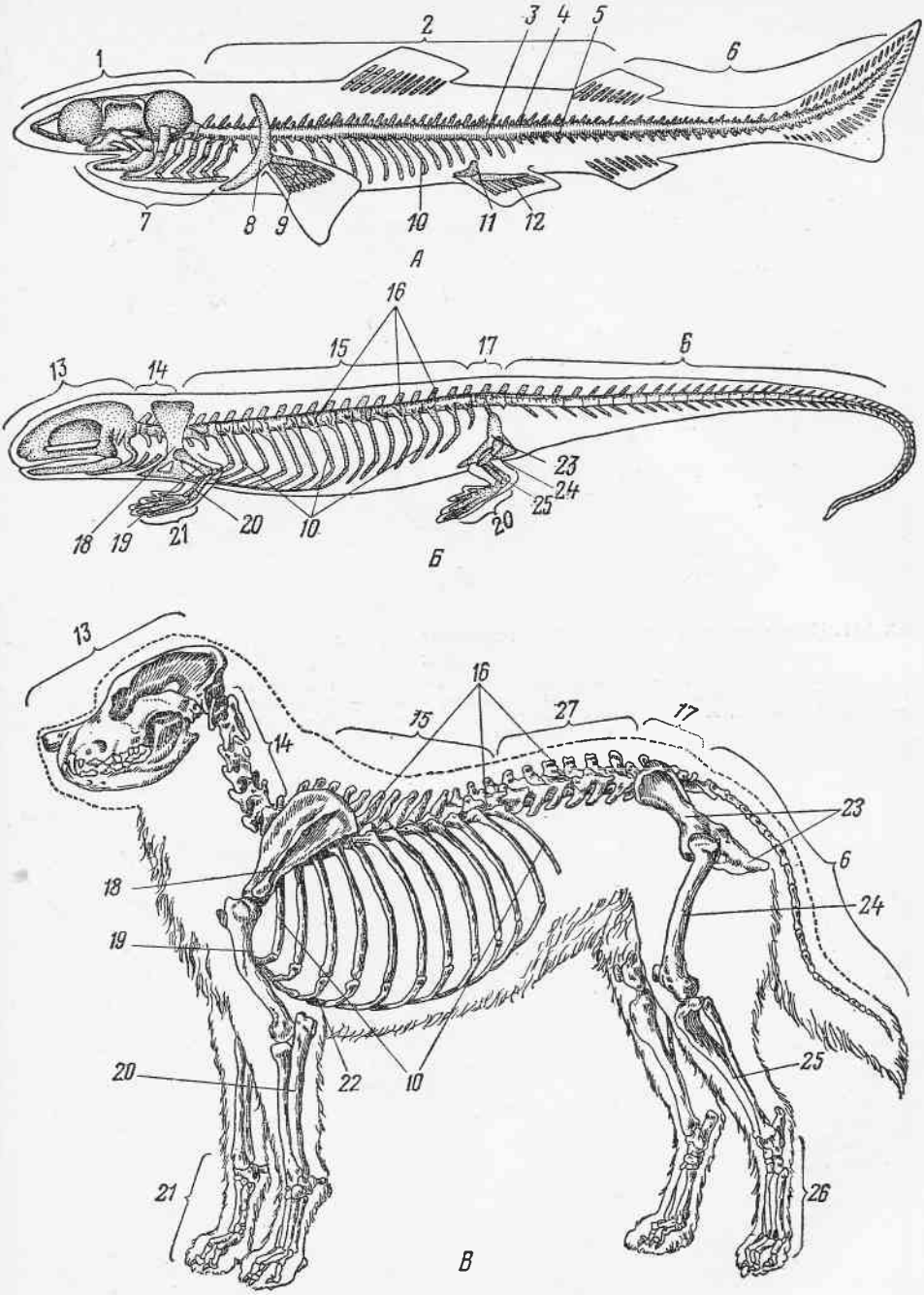


Рис. 110. Схема строения скелета позвоночных:

А — рыбы; *Б* — первичного наземного позвоночного животного; *В* — млекопитающего; *1* — мозговой череп; *2* — скелет туловища; *3, 4* — дорсальные и *5* — вентральные дуги позвонков; *6* — скелет хвоста; *7* — висцеральный череп; *8* — кости грудного пояса; *9* — скелет плавников; *10* — ребра; *11* — кости тазового пояса; *12* — скелет плавников; *13* — скелет головы; *14* — скелет шейного отдела; *15* — скелет грудного отдела; *16* — позвонки и их отростки; *17* — скелет крестцового отдела; *18* — кости грудного пояса; *19* — плечевая кость; *20* — кости предплечья; *21* — кости кисти; *22* — грудина; *23* — кости тазового пояса; *24* — бедренная кость; *25* — кости голени; *26* — кости стопы; *27* — скелет поясничного отдела.

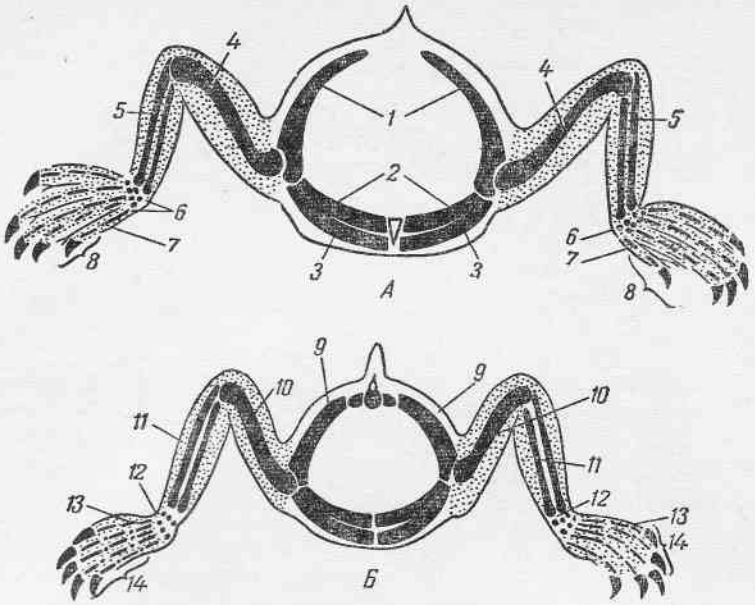


Рис. 111. Схема строения грудных (*А*) и тазовых (*Б*) конечностей примитивных четвероногих:

1 — лопатка; *2* — ключица; *3* — коракоидная кость; *4* — плечевая кость; *5* — кости предплечья; *6* — кости запястья; *7* — кости пясти; *8* — кости пальцев; *6, 7, 8* — кости кисти; *9* — подвздошная кость; *10* — бедренная кость; *11* — кости голени; *12* — кости заплюсны; *13* — кости плюсны; *14* — кости пальцев; *12, 13* и *14* — кости стопы.

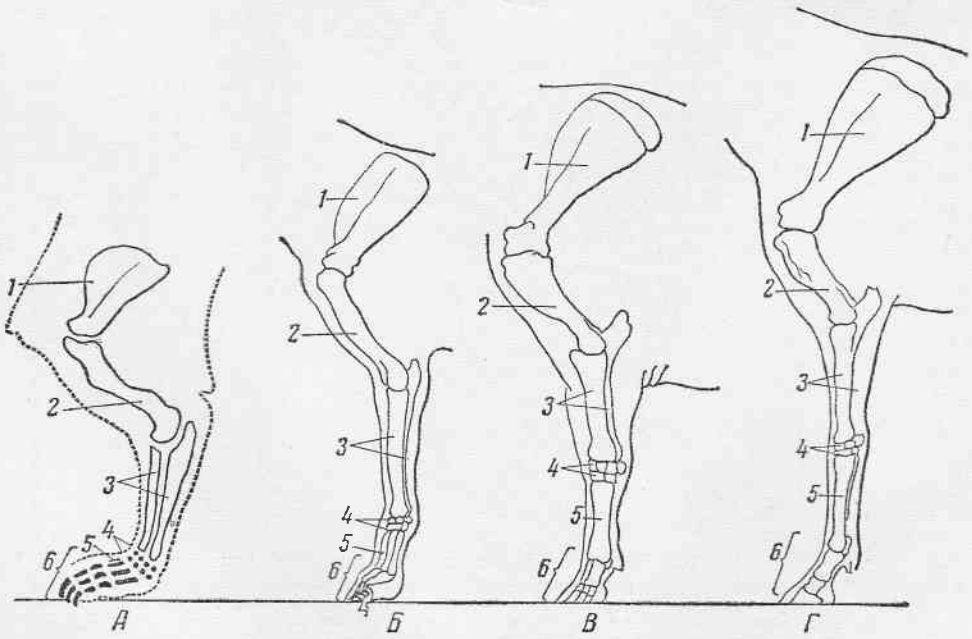


Рис. 112. Взаимоотношения звеньев грудной конечности:

А — медведя; *Б* — собаки; *В* — крупного рогатого скота; *Г* — лошади; *1* — лопатка; *2* — плечевая кость; *3* — кости предплечья; *4* — кости запястья; *5* — кости пясти; *6* — кости пальцев.

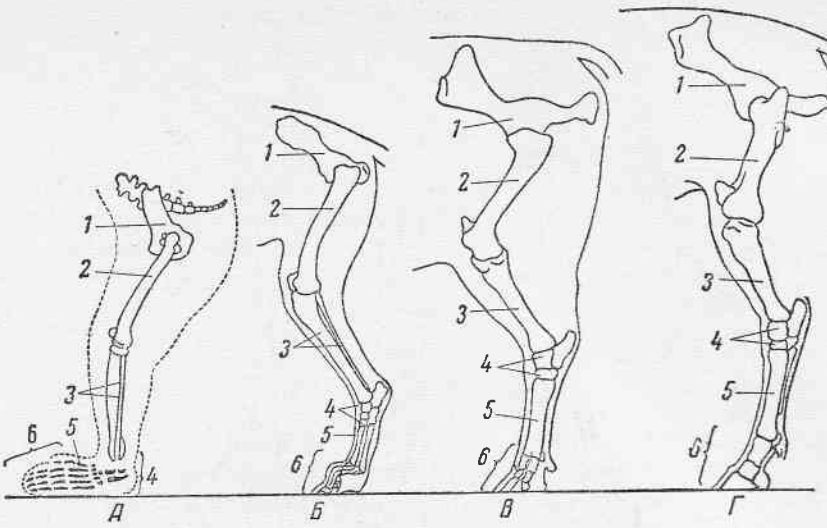
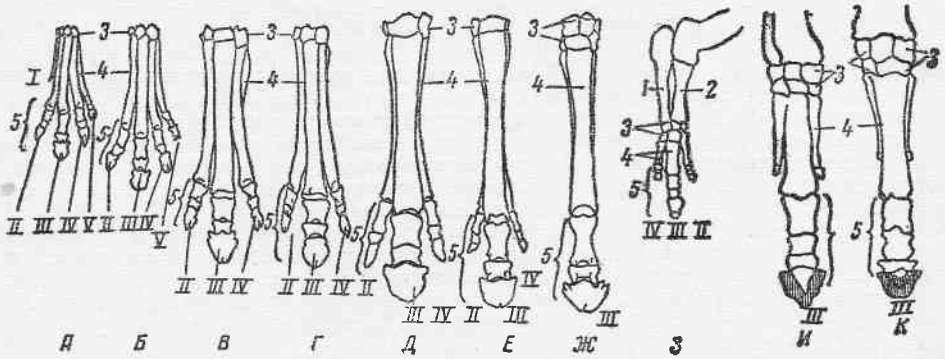


Рис. 113. Взаимоотношения звеньев тазовой конечности:

у примитивного млекопитающего (*А*); у собаки (*Б*); у коровы (*В*); у лошади (*Г*); *1* — подвздошная кость; *2* — бедренная кость; *3* — кости голени; *4* — кости заплюсны; *5* — кости плюсны; *6* — кости пальцев; *4, 5* и *6* — кости стопы.



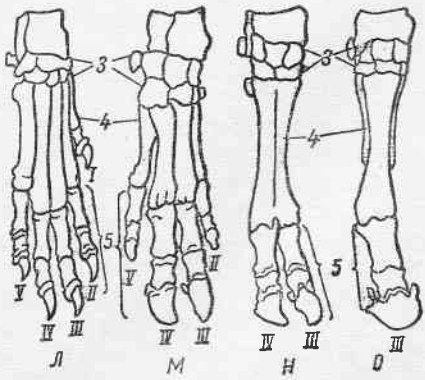


Рис. 114. Фило-онтогенетические изменения костей кисти лошади:

А—Ж — кости ископаемых предков лошади (с постепенным изменением от более древних форм); *З* — 6-недельного; *И* — 8-недельного и *К* — 5-месячного плода современной лошади; *Л* — собаки; *М* — свиньи; *Н* — крупного рогатого скота; *О* — современной взрослой лошади; *1* — локтевая кость; *2* — лучевая кость; *3* — запястные кости; *4* — пястные кости; *5* — кости пальцев; *I* — кости первого, *II* — второго, *III* — третьего, *IV* — четвертого и *V* — пятого пальцев грудной конечности.

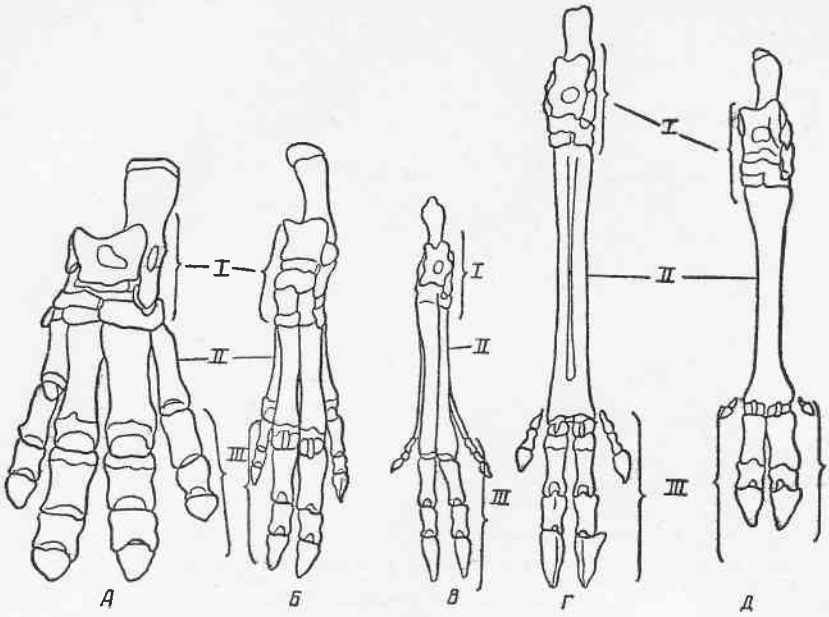


Рис. 115. Скелет стопы парнокопытных животных:
А — гиппопотама; *Б* — свиньи; *В* — оленёнка; *Г* — оленя; *Д* — быка; *I* — кости заплюсны; *II* — кости плюсны; *III* — кости пальцев.

лее ярко представлено у лошади. Характерным для копытоходящих животных стало наступание на землю не всей стопой, как медведь, не на все пальцы, как собака, а только дистальными фалангами пальцев, на которых вместо когтей появились копыта. У копытоходящих животных основной поддерживающий столб конечностей значительно удлинился в результате раскрытия углов конечностей и вовлечения в него всей лапы, которая также значительно удлинилась. Более раскрытые углы расположились своими вершинами в сагиттальной плоскости, обеспечив мышцам условия прямолинейного толкания тела животного вперед, почти исключив возможность боковых и вращательных движений конечности. Количество пальцев у некоторых животных сократилось до 1—2 (рис. 114, 115). Значительно изменилась структура мышц. Устойчивость животного уменьшилась, способность быстро ложиться и вставать стала ограниченной, зато быстрота передвижения значительно увеличилась. Наибольшие изменения произошли в конечностях лошади.

Строение скелета конечностей

Грудная конечность

В состав грудной конечности входят кости плечевого пояса, плечевая кость, кости предплечья, запястья, пясти и пальцев. У сельскохозяйственных животных костная основа плечевого пояса состоит из одной лопатки.

Лопатка — scápula (рис. 116) — представляет собой пластинчатую кость с широким основанием, обращенным дорсо-каудально, и тупой вершиной, направленной кранио-вентрально. На основании лопатки различают *шейный* (*2*) и *спинной* углы (*8*). У копытных животных основание лопатки дополняется *надлопаточным хрящом* (*1*), особенно хорошо развитым у лошади. У вершины лопатка вновь расширяется, вследствие чего перед этим расширением образуется наиболее узкая часть лопатки — шейка (*5*). На свободном конце вершины лежит расширенное углубление — *сус-*

тавная впадина (*10*), которой лопатка подвижно соединяется с плечевой костью. С краниальной стороны на вершине имеется шероховатое утолщение — *бугор лопатки* (*7*), где прикрепляется двуглавая мышца плеча.

На медиальной стороне бугра лопатки расположен очень короткий *коракоидный отросток* (*14*) — редуцированный остаток коракоидной кости, сросшейся с лопаткой. На нем прикрепляется коракоидно-плечевая мышца. Медиальной гладкой поверхностью лопатка присоединяется подвижно с помощью мышц к передней трети грудной клетки. На этой поверхности лопатки имеется *подлопаточная ямка* (*13*), в которой закрепляется мышца того же названия. Над ямкой заметна шероховатая *зубчатая линия* (*12*), ограничивающая зубчатую поверхность, где прикрепляется зубчатая вентральная мышца — основной держатель передней части туловища между грудными конечностями.

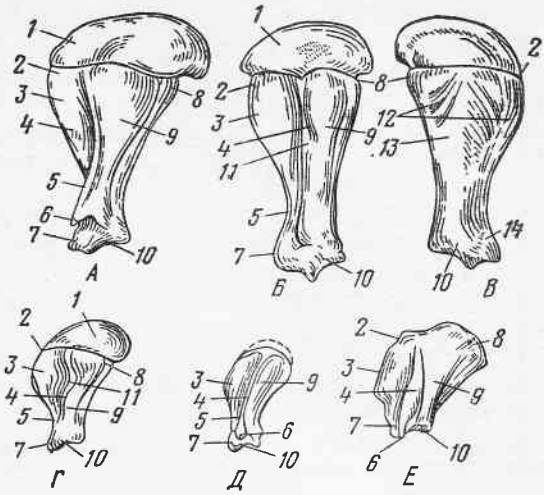


Рис. 116. Лопатка:

А — рогатого скота; *Б* — лошади с латеральной стороны и *В* — с медиальной стороны; *Г* — свиньи; *Д* — собаки; *Е* — медведя; *1* — надлопаточный хрящ; *2* — шейный угол; *3* — предостная ямка; *4* — ость; *5* — шейка; *6* — акромион; *7* — бугор; *8* — спинной угол; *9* — заостная ямка; *10* — суставная впадина; *11* — бугор ости лопатки; *12* — зубчатая линия; *13* — подлопаточная ямка; *14* — коракоидный отросток.

Вдоль латеральной поверхности лопатки тянется длинный острый гребень — *ость лопатки* (spina scapula) (*4*), который разделяет латеральную поверхность лопатки на две неравные части. Меньшая из них, расположенная краниально, называется *предостной ямкой* (*3*); бóльшая, расположенная каудально, — *заостной ямкой* (*9*). Ямки являются местом прикрепления и расположения одноименных мышц. Приблизительно на середине ости лопатки различают шероховатое утолщение — *бугор ости лопатки* (*11*). Ость лопатки, хорошо прощупываемая через кожу, у разных животных выражена неодинаково.

У *рогатого скота* (рис. 116—*А*) ость лопатки на всем протяжении постепенно повышается и обрывается под прямым углом у шейки лопатки, образуя *акромион*, или акромиальный отросток (*6*).

У *свиньи* (*Г—4*) ость лопатки сначала повышается по направлению сверху вниз, а затем понижается, сходя на нет к шейке лопатки. Бугор ости лопатки (*11*) у них особенно высок и слегка загибается в каудальную сторону.

У большинства *лошадей* ость лопатки постепенно снижается (*Б—4*), но у некоторых из них внезапно обрывается.

У *собаки* ость лопатки доходит до суставной впадины, образуя хорошо выраженный акромиальный отросток (*Д—6*).

Плечевая кость — os húmeri, или os bráchii (рис. 117), как трубчатая кость, имеет *диафи́з* (*II*) и проксимальный (*I*) и дистальный (*III*) *эпифи́зы*.

Суставная поверхность проксимального эпифиза гладкая, по форме близкая к полушарию, что обусловлено разносторонними движениями в этом сочленении. Это *головка плечевой кости* (*1*). По бокам от нее располо-

жены два шероховатых бугра — медиальный (малый) и латеральный (большой) (*Г—3*) с *межбугорковым желобом* между ними, по которому скользит двуглавая мышца плеча. От большого бугра на диафиз опускается *гребень плечевой кости* (*5*), где находится шероховатое утолщение — *дельтовидная шероховатость* (*6*) — место прикрепления дельтовидной мышцы. Головка плечевой кости отделяется от диафиза перехватом — *шейкой* (*13*). На волярной поверхности шейки начинается дугообразная, шероховатая *локтевая линия* (*4*), направляющаяся к гребню плечевой кости. На локтевой линии прикрепляется латеральная головка трехглавой мышцы плеча.

На медиальной стороне диафиза плечевой кости имеется овальное шероховатое утолщение — *круглая шероховатость* (*14*). На ней оканчивается большая круглая мышца и широчайшая мышца спины. На дистальном эпифизе различают *медиальный* (*2*) и латеральный (*9*) *мыщелки* (с гладкой валикообразной поверхностью), *латеральный* (разгибательный) (*8*) и *медиальный* (сгибательный) *надмыщелки*, к которым прикрепляются многие мышцы, сгибающие и разгибающие нижележащие звенья конечности. Между надмыщелками расположена глубокая *локтевая ямка* (*15*). По обеим сторонам надмыщелков плечевой кости находятся *связочные ямки* (*10*), где закрепляются проксимальные концы боковых связок локтевого сустава.

Плечевая кость *рогатого скота* (*Г*) имеет более развитый латеральный бугор, выступающий проксимально.

У *свиньи* (*В*) большой бугор, сильно развиваясь, наклоняется в сторону малого бугра, формируя вместе с ним почти полное кольцо.

У *лошади* (*Д*) впереди головки плечевой кости и сбоку от нее расположены три гребня — медиальный, средний и латеральный, с двумя межбугорковыми желобами между ними, по которым движется двуглавая мышца плеча. Слева и справа от головки плечевой кости располагается медиальный и латеральный мышечные бугры. Медиальный мышечный бугор, медиальный и средний гребни плечевой кости вместе составляют *малый бугор* плечевой кости (*11*). Латеральный мышечный бугор вместе с латеральным гребнем называют *большим бугром* плечевой кости (*3*).

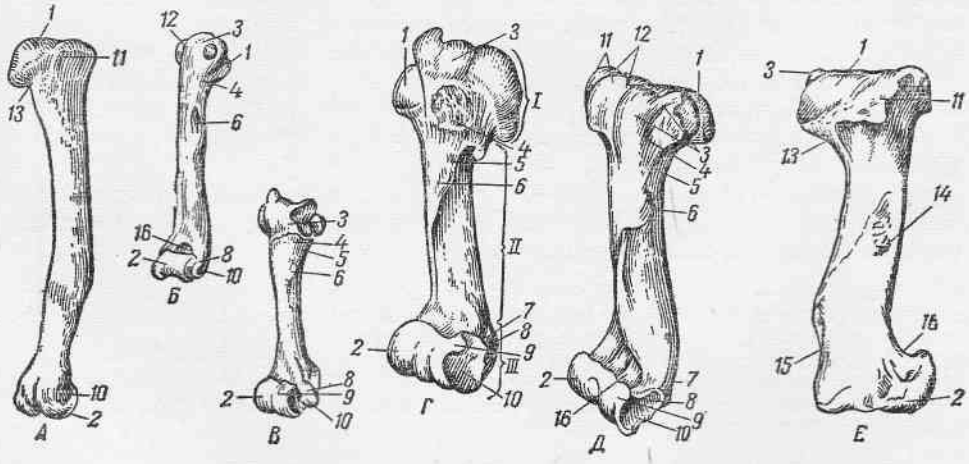


Рис. 117. Плечевая кость:

А — медведя; *Б* — собаки; *В* — свиньи; *Г* — рогатого скота; *Д* — лошади (с латеральной стороны); *Е* — лошади (с медиальной стороны); *I* — проксимальный эпифиз; *II* — диафиз; *III* — дистальный эпифиз; *1* — головка; *2* — блок дистального конца (медиальный мыщелок); *3* — латеральный (большой) бугор; *4* — локтевая линия; *5* — гребень плечевой кости; *6* — дельтовидная шероховатость; *7* — гребень латерального надмыщелка; *8* — латеральный надмыщелок; *9* — латеральный мыщелок; *10* — связочная ямка; *11* — медиальный (малый) бугор; *12* — межбугорковый желоб; *13* — шейка; *14* — круглая шероховатость; *15* — локтевая ямка; *16* — венечная ямка.

У *собаки* плечевая кость более длинная и более гладкая. Бугры плечевой кости не выступают над головкой (*Б*).

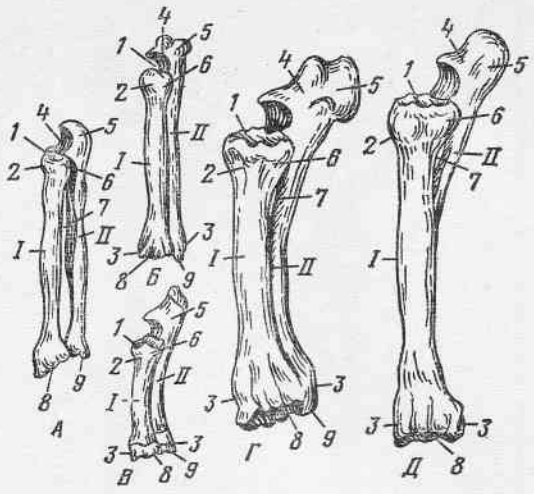


Рис. 118. Кости предплечья:

А — приматов; *Б* — собаки; *В* — свиньи; *Г* — крупного рогатого скота; *Д* —лошади; *I* — лучевая; *II* — локтевая; *1* — суставная ямка; *2* — лучевая шероховатость; *3* — связочная ямка; *4* — локтевой отросток; *5* — локтевой бугор; *6* — связочный бугор; *7* — межкостное пространство; *8* — суставной валик; *9* — грифелевидный отросток локтевой кости.

Дистальный конец лопатки и проксимальный конец плечевой кости, соединяясь подвижно, образуют *плечевой сустав* (рис. 78—*51*).

Кости предплечья (ossa antebrachii (рис. 118)— образованы двумя костями: лучевой и локтевой, расположенными почти вертикально по отношению к почве.

Лучевая кость — rádius (*I*) — у всех животных развита хорошо. На проксимальном эпифизе ее различают *суставную ямку* (*1*), ею она подвижно соединяется с мыщелками плечевой кости, образуя *локтевой сустав* (рис. 78—*52*). На передней поверхности проксимального конца лучевая кость имеет *лучевую шероховатость* (рис. 118—*2*), на которой и возле которой оканчиваются сгибатели локтевого сустава: двуглавая мышца плеча и плечевая мышца. С боков проксимального эпифиза лучевой кости слегка выделяются шероховатые выступы — *связочные бугры* (*6*), к ним прикрепляются дистальные концы боковых связок локтевого сустава. На дистальном эпифизе лучевой кости находится *суставной валик* (*8*), им лучевая кость подвижно соединяется с проксимальным рядом костей запястья, образуя *запястный сустав* (рис. 78—*53*). На боковых сторонах дистального эпифиза лучевой кости располагаются связочные ямки (рис. 118—*3*).

Локтевая кость — úlna (*II*) — у *рогатого скота* (*Г*) слабо развита на всем протяжении предплечья. Наиболее выраженной является проксимальная ее половина с выступающим *локтевым отростком* (*4*) и *локтевым бугром* (*5*) на нем, обращенным дорсо-каудально. На локтевом бугре оканчивается трехглавая мышца плеча. Дистальная половина локтевой кости тонкая, узкая. Ее конец несколько выделяется в виде тупого выступа — *грифелевидного отростка* локтевой кости (*9*).

У *свиньи* (*В*) и *собаки* (*Б*) локтевая кость развита хорошо на всем протяжении.
У *лошади* тело локтевой кости сильно редуцировано (*Д*—*II*).
Между локтевой и проксимальным концом лучевой кости у всех животных имеется межкостное пространство (*7*), через которое сосуды и нервы с медиальной стороны конечности переходят на дорсо-латеральную ее поверхность.

Кости запястья — óssa cárpi (рис. 119 — *а*) — относятся к типу коротких костей. Они расположены в два ряда отвесно, почти под прямым углом к горизонту. В *проксимальном ряду* у запястья находятся, начиная с медиальной стороны к латеральной, следующие кости: запястная лучевая — os cárpi radiále (*12*), запястная промежуточная — os cárpi intermédium (*13*), запястная локтевая — os cárpi ulnáre (*2*). К последней

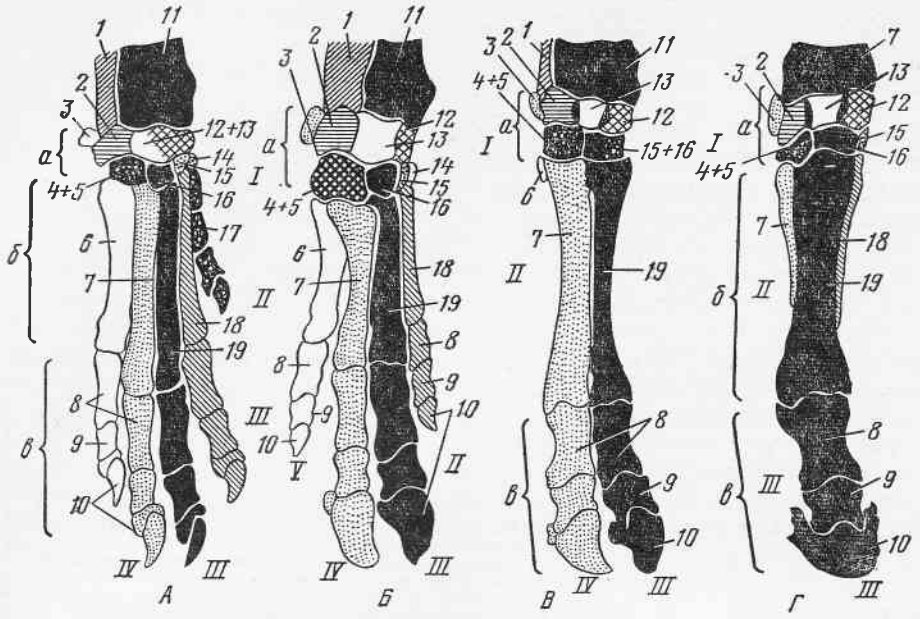


Рис. 119. Схема строения костей кисти:

А — собаки; *Б* — свиньи; *В* — крупного рогатого скота; *Г* — лошади; *а* — кости запястья; *б* — кости пясти; *в* — кости пальцев; *I* — первый палец; *II* — второй палец; *III* — третий палец; *IV* — четвертый палец; *V* — пятый палец; *1* — локтевая кость; *2* — локтевая запястная; *3* — добавочная запястная кость; *4* — четвертая запястная; *5* — пятая запястная; *6* — пятая пястная; *7* — четвертая пястная; *8* — кость проксимальной фаланги пальца (путовая); *9* — кость средней фаланги пальца (венечная); *10* — кость дистальной фаланги пальца (копытная или копытцевая); *11* — лучевая кость; *12* — лучевая запястная; *13* — промежуточная запястная; *14* — первая запястная; *15* — вторая запястная; *16* — третья запястная; *17* — первая пястная; *18* — вторая пястная; *19* — третья пястная.

присоединяется выступающая в волярном направлении запястная добавочная (сезамовидная) кость — os cárpi accessórium (*3*).

У *рогатого скота*, *свиньи* и *лошади* в проксимальном ряду запястья имеются все четыре кости.

У *собаки* запястная лучевая и запястная промежуточная кости срастаются в одну кость, сохраняя свои отдельные названия.

В *дистальном ряду* у животных имеется пять запястных костей, называемых порядковыми числительными, начиная с медиальной стороны: первая запястная — os cárpi primúm (*14*); вторая запястная — os cárpi secúndum (*15*); третья запястная — os cárpi tértium (*16*); четвертая запястная — os cárpi quártum (*4*); пятая запястная — os cárpi quíntum (*5*).

В дистальном ряду запястья у *рогатого скота* нет первой запястной кости, а вторая (*15*) срастается с третьей (*16*), четвертая (*4*) — с пятой (*5*).

У *свиньи* и *собаки* только четвертая запястная (*4*) кость срастается с пятой (*5*), остальные являются самостоятельными.

У *лошади* первая запястная кость имеет величину небольшой горошины и часто отсутствует, четвертая (*4*) и пятая (*5*) запястные кости срастаются в одну кость, а вторая (*15*) и третья (*16*) запястные кости остаются раздельными.

Пястные кости — ossa metacárpi (рис. 119—*б*). Пястных костей у животных с разнообразными хватательными движениями, в том числе и у *собаки* (*А*), пять; первая пястная —os metacarpi primum (*17*); вторая пястная— os metacarpi secúndum (*18*); третья пястная — os metacárpi tertium (*19*);

четвертая пястная — os metacarpi quartum (*7*); пятая пястная — os metacárpi quintum (*6*). Счет их ведется в направлении с медиальной стороны в латеральную. У животных, утративших хватательные движения, пястных костей меньше.

У *рогатого скота* (*В*) имеются только три кости: третья (*19*), четвертая (*7*) и пятая (*6*), причем третья и четвертая слиты в одну кость. На месте их слияния продольно по всей кости тянется желоб. *Дистальный блок* этих костей двойной, разделен желобом, а на середине каждого блока расположен *гребень*. Пятая пястная кость (*6*) у рогатого скота в виде небольшого рудимента располагается у проксимального края четвертой пястной кости; первая и вторая пястные кости отсутствуют.

У *свиньи* (*Б*) четыре пястные кости: первая отсутствует, вторая (*18*) и пятая (*6*) развиты довольно слабо. Основными являются третья (*19*) и четвертая (*7*) пястные кости. Все пястные кости свиньи располагаются свободно, не срастаясь между собой.

У *лошади* (*Г*) три пястные кости: вторая (*18*), третья (*19*) и четвертая (*7*), причем вторая и четвертая значительно редуцированы и представлены в виде остроконечных тонких косточек, расположенных по бокам единственной полно развитой третьей пястной кости (*19*). Первая и пятая пястные кости редуцированы полностью. На проксимальном конце третьей пястной кости, ближе к медиальному ее краю, расположена невысокая возвышенность — *пястная шероховатость*, на которой оканчивается лучевой разгибатель запястья. По бокам проксимального эпифиза находятся *связочные бугорки*. Дистальный конец третьей пястной кости имеет *суставной валик*, допускающий в этом суставе только поступательные движения. По боковым сторонам дистального эпифиза располагаются *связочные ямки*. Вторая и четвертая пястные кости имеют расширенные *головки* и слабо выраженные *тела*. Вторая пястная кость часто бывает несколько длиннее четвертой. Дистальные концы их утолщены. Они плотно прикрепляются к третьей пястной кости при помощи связок и выполняют рессорную функцию. У грубо эксплуатируемых лошадей под старость они срастаются.

Дистальный конец костей предплечья и проксимальный конец костей пясти с двумя рядами костей запястья между ними образуют одноосный *запястный сустав* (рис. 78—*53*).

Кости пальцев — ossa digitórum (рис. 119—*в*). Всех пальцев у ныне живущих млекопитающих не более пяти. Однако А. Н. Северцев высказал предположение, что предки их имели не пять, а семь пальцев. Известны случаи, когда пятипалые животные родятся с лишним пальцем или впереди первого, или позади пятого, или и с тем и другим.

У *рогатого скота* (*В*) и *свиньи* (*Б*), утративших хватательные функции, имеются два основных пальца, которыми они опираются о почву, — третий (*III*) и четвертый (*IV*) — и два недоразвитых пальца, подвешенные сзади, — второй (*II*) и пятый (*V*). Первый палец у рогатого скота и свиньи полностью редуцирован.

У *лошади*, приспособленной к быстрому продолжительному бегу, у конечностей остался всего только один палец — третий (*III*).

У *собаки* есть все пять пальцев, при этом наиболее развитыми являются третий и четвертый, а менее развитым — первый.

Каждый палец, кроме первого, у всех животных состоит из трех фаланг (*8*, *9*, *10*), а первый — из двух.

Кость проксимальной фаланги — os phalángis proximalis, или **путовая кость** (*8*) копытных животных, более длинная из всех костей пальцев. На проксимальном ее конце имеется *желоб*, соответствующий блоку дистального конца пястной кости, а на дистальном конце — *блок*, которым она сочленяется с суставным желобом венечной кости. Дистальный конец пястных костей, соединяясь подвижно с проксимальным концом костей проксимальной фаланги пальцев, образует сустав проксимальной фаланги пальцев. У копытных животных это *путовый сустав* (рис. 78—*54*).

Кость средней фаланги — os phalangis médiae, или **венечная кость** (рис. 119—*9*) копытных животных, меньше путовой. На проксимальном конце ее имеется *суставной желоб*, а на дистальном — *суставной блок*.

Дистальный конец путовых костей вместе с проксимальным концом венечных костей у копытных животных образуют *венечный сустав* (рис. 78—*55*), а у других животных — сустав средней фаланги.

Кость дистальной фаланги — os phalangis distális, или **копытная кость** (лошади), копытцевая кость (рогатого скота и свиньи), когтевая кость (собаки).

У *рогатого скота* и *свиньи* копытцевая кость (рис. 119—*Б*, *В*—*10*) представляет как бы половину усеченного конуса. Она имеет *три поверхности*: подошвенную, опирающуюся на почву, и две стенные — наружную боковую и межпальцевую. На проксимальном конце кости находятся *суставная ямка* и выступающий спереди *разгибательный отросток*, на котором оканчивается пальцевый разгибатель. На заднем крае суставной поверхности выделяется второй выступ — *сгибательный отросток* для закрепляющегося на нем пальцевого сгибателя. У дистального края боковой поверхности находится *сосудистый желоб*, переходящий в *подошвенное отверстие*, ведущее внутрь кости.

У *лошади* копытная кость в виде усеченного конуса (*Г*—*10*). Передняя и боковые стороны копытной кости называются *стенной поверхностью*. Выступающие назад части боковых поверхностей становятся более низкими и называются *ветвями копытной кости*. Они заканчиваются *углами копытной кости*. На проксимальном конце копытной кости различают *суставной желоб* и *разгибательный* (венечный) *отросток*, на котором заканчивается разгибатель пальцевых суставов. На дистальном конце кости имеется *подошвенная поверхность со сгибательной ямкой*, где закрепляется глубокий пальцевый сгибатель.

По бокам ямки находятся *подошвенные отверстия*, через них в копытную кость входят артерии, питающие копытную кость и копыто. Подошвенные отверстия правой и левой стороны соединены внутри копытной кости в *полулунный канал*. В копыте конечные ветви артерии проходят через множество мелких отверстий, имеющихся на стенной поверхности копытной кости.

У *собаки* когтевая кость в форме крючка.

Дистальный конец венечных костей с проксимальным концом копытных костей образует у копытных — *копытный сустав* (рис. 78—*56*), а у хищников — сустав дистальной фаланги.

Сезамовидные кости (рис. 79, 80, 81). На дистальном конце каждой пястной кости располагаются по две кости, называемые *сезамовидными костями проксимальной фаланги* (*32*). Они соединяются специальными связками между собой, с пястными костями и с костями проксимальной фаланги пальцев (рис. 127—*9*, *10*, *11*, *23*). У рогатого скота таких костей четыре, у свиней восемь, у лошади две, у собаки десять. На волярной поверхности каждой копытной кости находится *сезамовидная кость дистальной фаланги*, которая называется также *челночной костью*; у собак она отсутствует (рис. 79, 80, 81—*33*).

Тазовая конечность

В состав тазовой конечности входят кости тазового пояса, бедренная кость с коленной чашкой, кости голени, заплюсны, плюсны и пальцев.

Тазовый пояс состоит из трех парных костей: подвздошной, седалищной и лонной (рис. 120). Срастаясь на каждой стороне в одну *безымянную кость*, они формируют на месте срастания большое круглое углубление — *суставную впадину* (*16*), в которую входит головка бедренной кости. На дне суставной впадины находится углубление — *ямка впа-*

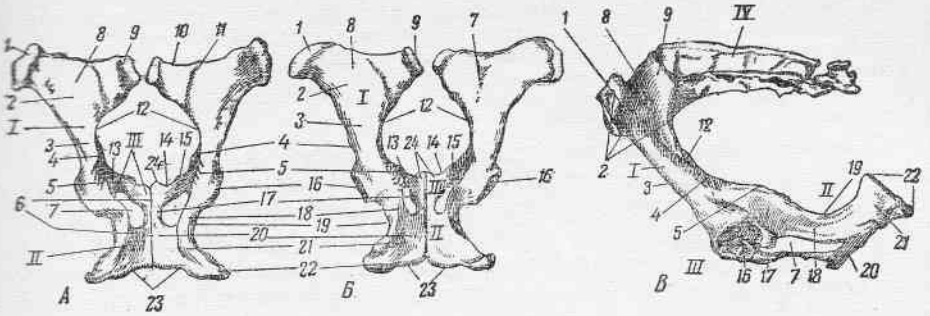


Рис. 120. Тазовые кости:

А — кобылы и *Б* — жеребца (вид сверху и сзади); *В* — кости таза рогатого скота с латеральной стороны: *I* — подвздошная; *II* — седалищная кость; *III* — лонная кость; *IV* — крестцовая кость; *1* — латеральный бугор (маклок); *2* — крыло подвздошной кости; *3* — тело подвздошной кости; *4* — поясничный бугорок; *5* — седалищная ость; *6* — симфиз лонных и седалищных костей; *7* — запертое отверстие; *8* — ягодичная поверхность; *9* — крестцовый бугор; *10* — подвздошный гребень; *11* — ягодичная линия; *12* — большая седалищная вырезка; *13* — впадинная ветвь лонной кости; *14* — лонный гребень; *15* — подвздошно-лонное возвышение; *16* — суставная впадина; *17* — шовная ветвь лонной кости; *18* — впадинная ветвь седалищной кости; *19* — малая седалищная вырезка; *20* — шовная ветвь седалищной кости; *21* — тело седалищной кости; *22* — седалищный бугор; *23* — седалищная дуга; *24* — лонный бугор.

дины, в которой закрепляется круглая связка. Подвижное соединение бедренной кости с безымянной костью образует *тазобедренный сустав* (рис. 78—*57*).

Подвздошная кость — os ilium (рис. 120—*I*) — *рогатого скота* (*В*) состоит из *тела* (*3*) и *крыла* (*2*). Наружная сторона крыла подвздошной кости, где располагаются ягодичные мышцы, называется *ягодичной поверхностью* (*8*). Крыло подвздошной кости внутренней суставной поверхностью соединяется с крылом крестцовой кости, образуя малоподвижное *крестцово-подвздошное сочленение*. На суставной поверхности крыла подвздошной кости выделяется шероховатая площадка — *ушковидная поверхность*. Крылья подвздошных костей широкие и на углах краниального конца имеют два резко обозначенных выступа: наружный — *латеральный бугор*, или *маклок* (*1*), и внутренний — *медиальный*, или *крестцовый*, *бугор* (*9*). Маклок хорошо прощупывается у всех животных и используется как опознавательная точка при зоотехнических измерениях. К нему прикрепляется ряд мышц туловища и тазовой конечности. Острый краниальный край крыла подвздошной кости, расположенный между маклоком и крестцовым бугром, называется *подвздошным гребнем* (*10*).

На *теле* подвздошной кости у каудального конца имеется острый гребень — *седалищная кость* (spina ischiadica (*5*), переходящая на седалищную кость и постепенно снижающаяся. От нее начинается глубокая ягодичная мышца. Между крылом подвздошной кости и седалищной остью располагается *большая седалищная вырезка* (*12*), через которую из тазовой полости выходят сосуды и нервы, васкуляризирующие и иннервирующие круп и свободную тазовую конечность. На медиальной стороне тела подвздошной кости, ближе к суставной впадине, находится слабовыпуклый шероховатый *поясничный бугорок* (*4*), на котором оканчивается малая поясничная мышца, подтягивающая кости таза к пояснице.

У *свиньи* крыло подвздошной кости округлое и узкое, вследствие чего маклок и крестцовый бугор выражены нерезко. Маклок обращен более вентрально. Крылья подвздошных костей, занимая более сагиттальное положение, как бы зажимают между собой крылья крестцовой кости.

Седалищная ость у них резко выражена, а потому большая седалищная вырезка более глубокая, чем у рогатого скота.

У лошади (*А*, *Б*) крылья подвздошных костей (*2*) очень широкие, расположены почти во фронтальной плоскости, налегая на крылья крестцовой кости сзади и сверху. Вследствие этого закрепляющиеся на них мышцы находятся в благоприятных условиях для прямолинейного толкания туловища вперед.

У *собаки* крылья подвздошной кости узкие, округлые, поставлены в сагиттальной плоскости.

Седалищная кость — os ischii (*II*) — расположена каудо-медиально, имеет тело (*21*) и две ветви (*18*, *20*). *Тело* седалищной кости представляет собой сравнительно широкую, разной толщины пластинку, расположенную каудально. На заднем ее конце находится выступ — *седалищный бугор* (*22*), имеющий у рогатого скота три ясно обозначенных угла. Этот бугор используется в качестве одной из точек при зоотехнических измерениях. Одна из ветвей седалищной кости — *впадинная ветвь* (*18*) — принимает участие в образовании суставной впадины таза и лежит краниально от тела. Вторая — *шовная ветвь* (*20*) — расположена медиально. Соединяясь на середине таза, шовные ветви обеих сторон принимают участие в формировании шва (симфиза) (*6*) тазовых костей, который у самцов рано срастается. У самок он срастается позже. Между седалищным бугром и седалищной остью находится *малая седалищная вырезка* (*19*), через которую из тазовой полости у лошади и собаки выходит на поверхность, огибая седалищную кость, внутренняя запирательная мышца. Между седалищными буграми правой и левой седалищных костей образуется *седалищная дуга* (*23*).

Лонная кость — os púbis (*III*) — расположена кранио-медиально от седалищной кости, соединяя кости таза в кранио-медиальной его части. Лонная кость состоит из двух ветвей: впадинной и шовной.

Впадинная ветвь (*13*) лежит поперек таза, составляя кранио-медиальную часть дна тазовой полости. Одним своим концом она принимает участие в формировании суставной впадины, вторым соединяется с впадинной ветвью другой стороны, образуя тазовый шов, и без особых границ переходит в шовную ветвь. На остром краниальном крае впадинной ветви имеется *лонный гребень* (*14*) с *подвздошно-лонным возвышением* (*15*). На месте соединения впадинных ветвей лонных костей и перехода их в шовные ветви у самцов имеется сильно выраженный *лонный бугор* (*24*). У кастрированных самцов лонный бугор выражен тем меньше, чем в более раннем возрасте произведена кастрация. У самок на его месте находится более гладкая поверхность, обеспечивающая свободный выход плода.

Шовная ветвь (*17*) расположена на середине дна таза под прямым углом к впадинной ветви. Задним концом она без границ переходит в шовную ветвь седалищной кости. Между шовными ветвями лонной и седалищной кости, а также между впадинными ветвями тех же костей и телом седалищной кости на каждой безымянной кости находится широкое *запертое отверстие* (*7*). Оно бывает почти полностью закрыто соединительнотканной пластинкой и запирательными мышцами. Однако в пластинке, закрывающей это отверстие, остаются узкие щели, через которые из тазовой полости выходят и направляются к свободной тазовой конечности сосуды и нервы, а у рогатого скота и свиньи проходит и внутренняя запирательная мышца.

Соединение костей тазового пояса. Безымянные кости правой и левой сторон соединены между собой при помощи *симфиза* (*6*). С крестцовой костью они соединяются связками (рис. 121), формируя малоподвижное крестцово-подвздошное сочленение. Крылья подвздошных костей соединяются с крыльями крестцовой кости *суставными сумками*, которые подкрепляются крепкими *крестцово-подвздошными вентральными связками*. Крестцовые бугры крыльев подвздошных костей соединяются с крестцовой костью *крест-*

цово-*подвздошными дорсальными связками* (*1*, *3*). Кроме того, подвздошная и седалищная кости соединяются с крестцовой костью и первыми хвостовыми позвонками широкой и плотной *крестцово-седалищной связкой* (*4*). Образуя боковые стенки тазовой полости, эта связка имеет в области большой и малой седалищных вырезок два отверстия, через которые выходят из тазовой полости сосуды, нервы и мышцы.

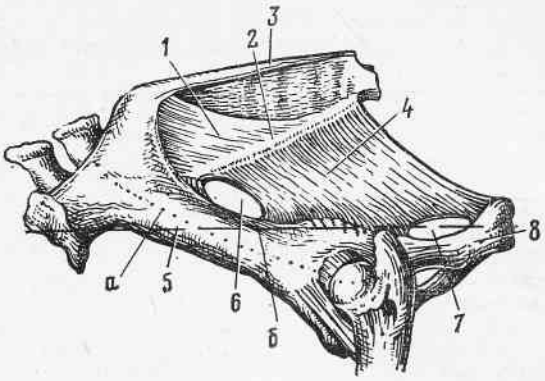


Рис. 121. Связки таза лошади:

1 — крестцово-подвздошная дорсальная длинная связка; *2* — крестцовая кость; *3* — крестцово-подвздошная дорсальная короткая связка; *4* — крестцово-седалищная связка; *5* — подвздошная кость; *6* — большое седалищное отверстие; *7* — малое седалищное отверстие; *8* — седалищная кость; *а* — граница крупа; *б* — измерение косой длины таза.

Тазовая полость и ее измерения. Кости таза вместе с крестцово-седалищными связками образуют стенки тазовой полости. В ней располагаются мочевой пузырь, отдельные части органов размножения и прямая кишка. У разных животных и у животных одного и того же вида, но разного пола тазовая полость значительно отличается по форме и размеру (табл. 5). Чтобы определить отличия, делают измерения таза (рис. 122).

Измерения таза: 1) высота входа в таз (*А—5*) — от мыса крестцовой кости до краниального конца симфиза лонных костей; 2) вертикальный диаметр входа в таз (*6*)— от тела крестцовой кости отвесно под прямым углом к краниальному концу лонных костей; 3) высота выхода (*9*) — от последнего крестцового позвонка к середине края

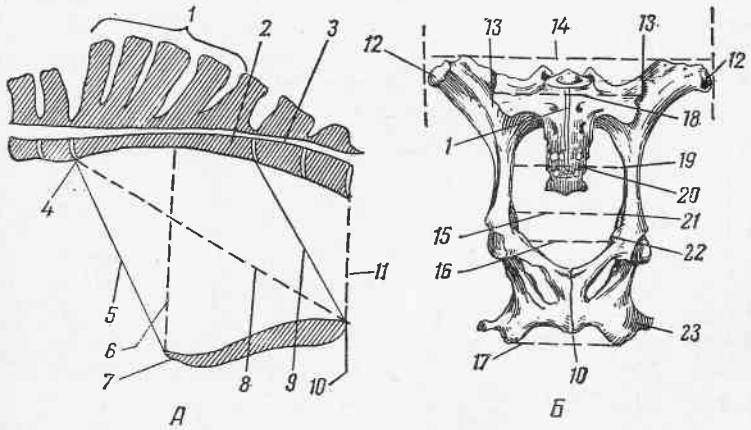


Рис. 122. Измерения таза:

А — схематический разрез таза кобылы; *Б* — таз коровы при рассматривании его спереди; *1* — крестцовая кость; *2* — конец тела крестцовой кости; *3* — хвостовой позвонок; *4* — мыс крестцовой кости; *5* — высота входа в таз; *6* — вертикальный диаметр входа в таз; *7* — краниальный край симфиза лонных костей; *8* — диагональное измерение тазовой полости; *9* — высота выхода; *10* — каудальный конец симфиза седалищных костей; *11* — вертикальный диаметр выхода; *12* — латеральные бугры (маклоки) подвздошной кости; *13* — крестцово-подвздошные сочленения; *14* — дорсальный поперечник входа; *15* — поперечный диаметр полости; *16* — вентральный поперечник входа; *17* — вентральный поперечник выхода; *18* — дорсальный поперечник входа в таз; *19* — поясничные бугорки; *20* — средний поперечник входа; *21* — седалищная ость; *22* — подвздошно-лонное возвышение; *23* — седалищные бугры.

Промеры тазовой полости различных животных
(в см) (по И. Кольда и А. Ф. Климову)

Промеры	Жеребец	Кобыла высотой		Ослица	Корова	Овца	Коза	Свинья
		120 см	150 см					
Высота входа в таз	18,0	19,95	23,98	19,95	21,97	11,86	12,0	10,1
Вертикальный диаметр входа . . .	—	—	23,35	14,40	19,95	6,06	6,94	8,08
Высота выхода	—	10,85	17,05	11,86	18,0	10,7	9,0	7,4
Диагональный размер тазовой полости	30,25	34,6	34,6	23,0	38,3	15,0	19,0	17,2
Средний поперечник входа	20,5	18,94	23,35	11,86	18,93	7,83	8,78	8,58
Поперечный диаметр полости . . .	15,5	23,3	22,3	14,0	17,4	8,7	8,3	7,1
Вентральный поперечник выхода .	14,0	12,38	18,94	9,79	18,94	6,06	6,94	10,1

седалищной дуги; 4) диагональный размер (*8*) — от мыса крестцовой кости до каудального конца симфиза седалищных костей; 5) дорсальный поперечник входа (*Б—14*) — между маклоками; 6) средний поперечник входа (*20*) — между поясничными бугорками; 7) вентральный поперечник входа (*16*) — между подвздошно-лонными возвышениями; 8) поперечный диаметр полости (*15*) — между седалищными остями; 9) вентральный поперечник выхода (*17*) — между седалищными буграми; 10) косая длина таза — от маклока до седалищного бугра (рис. 121—*б*).

Бедренная кость — os fémoris (рис. 123) — *рогатого скота* (*Г*, *Д*) на проксимальном эпифизе имеет головку (*1*) в форме отрезка шара. В центре головки различают довольно глубокую *ямку*, где закрепляется круглая связка тазобедренного сустава. Под головкой располагает-

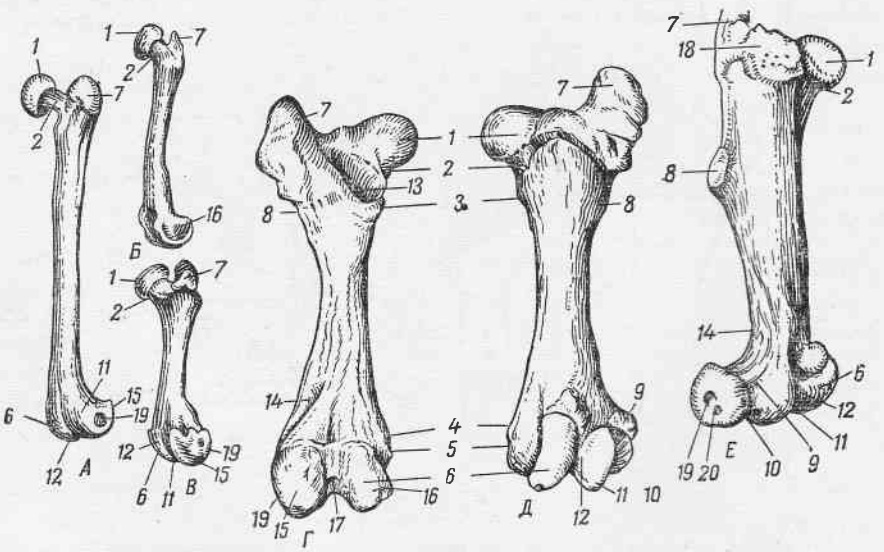


Рис. 123. Бедренная кость:

А — приматов; *Б* — собаки и *В* — свиньи с латеральной стороны; *Г* — рогатого скота с плантарной и *Д* — с передней поверхности; *Е* — лошади с латеральной поверхности; *1* — головка; *2* — шейка; *3* — малый вертел; *4* — связочный бугор; *5* — медиальный надмыщелок; *6* — медиальный гребень блока; *7* — большой вертел; *8* — третий вертел; *9* — латеральный надмыщелок; *10* — разгибательная ямка; *11* — латеральный гребень блока; *12* — дорсальный блок; *13*—вертельная ямка; *14*—плантарная ямка; *15* — латеральный мыщелок; *16* — медиальный мыщелок; *17* — межмыщелковая ямка; *18* — средний вертел; *19* — связочная ямка; *20* — ямка подколенной мышцы.

ся *шейка* (*2*). Латерально от головки находится *большой вертел* (*7*), а ниже него — едва намеченный *третий вертел* (*8*), на которых закрепляются ягодичные мышцы. На плантарной поверхности бедренной кости, за большим вертелом, образуется углубление — *вертельная ямка* (*13*). У ее конца на медиальной стороне диафиза располагается в виде небольшой шероховатости *малый вертел* (*3*), где оканчивается подвздошно-поясничная мышца, сгибающая бедро и вращающая переднюю поверхность его наружу. На латерально-плантарной поверхности бедренной кости, близ дистального эпифиза, лежит глубокая *плантарная ямка* (*14*), в которой закрепляется поверхностный пальцевый сгибатель и по бокам которой начинается двумя головками икроножная мышца.

На дистальном эпифизе бедренной кости различают *суставные мыщелки* (*15*, *16*) с межмыщелковой ямкой между ними. На дне данной ямки находятся *передняя* и *задняя связочные ямки*, в которых закрепляются проксимальные концы крестовидной связки. Над мыщелками с обеих сторон возвышаются *латеральный* (*9*) и *медиальный* (*5*) *надмыщелки*, над ними, в свою очередь, поднимаются *два гребня* (*6* и *11*) с *дорсальным блоком* (*12*). По этому блоку движется коленная чашка. Медиальный гребень значительно выше латерального. У дистального края латерального надмыщелка имеются *связочный бугор*, где прикрепляется боковая латеральная связка коленной чашки, и три ямки: *разгибательная* (*10*) — в ней начинается длинный пальцевый разгибатель, *связочная* (*19*) — в ней закрепляется боковая связка, соединяющая бедренную кость с большеберцовой костью, и задняя, более мелкая, *ямка подколенной мышцы* (*20*) — в ней начинается подколенная мышца, являющаяся сгибателем коленного сустава. На медиальном надмыщелке (*5*) также связочная ямка и связочный бугор.

У *свиньи* (*В*) головка и шейка бедренной кости резко выражены, большой вертел не выступает за уровень головки, гребни дорсального блока имеют приблизительно одинаковую высоту.

У *лошади* (*Е*) головка бедренной кости отделяется от тела менее рельефно выраженной шейкой. Ямка головки дополняется ямкой, расположенной на медиальной стороне для добавочной связки. Большой вертел сильно развит, выступает, как и у рогатого скота, за уровень головки и глубокой бороздой делится на краниально расположенный *средний вертел* (*18*) и каудально лежащий собственно *большой вертел* (*7*). *Третий вертел* (*8*) хорошо выражен и значительно выступает в латеральную сторону.

У *собаки* головка и шейка бедренной кости выражены более рельефно, тело более длинное и гладкое. Большой вертел часто бывает ниже уровня головки (*7*).

Бедренная кость, входя головкой в суставную впадину таза, образует *тазобедренный сустав* (рис. 78—*57*).

Коленная чашка — patélla (рис. 79 — *23а*) располагается на дистальном эпифизе бедренной кости. Она скользит по дорсальному блоку последнего. Дистальный конец ее соединяется тремя прямыми связками с большеберцовой костью (рис. 127—*В*—3, *4*, *5*), а к проксимальному ее краю прикрепляется четырехглавая мышца бедра, разгибающая коленный сустав.

Кости голени — ossa crúris (рис. 124) — представлены большеберцовой и малоберцовой костями. **Большеберцовая кость** — tibia — *рогатого скота* (*Г—І*) на проксимальном эпифизе имеет два выпуклых мыщелка (*1*), между которыми выделяются два более высоких острых выступа — *межмыщелковые возвышения* (*5*) с передней и задней *ямками*, где закрепляются дистальные концы крестовидной связки бедроберцового сустава (рис. 128—*В—6*). На латеральном мыщелке с наружной стороны тупой отросток, являющийся остатком *малоберцовой кости* (рис. 124—*Г—6*). По передней поверхности диафиза с эпифиза спускается *гребень большеберц-*

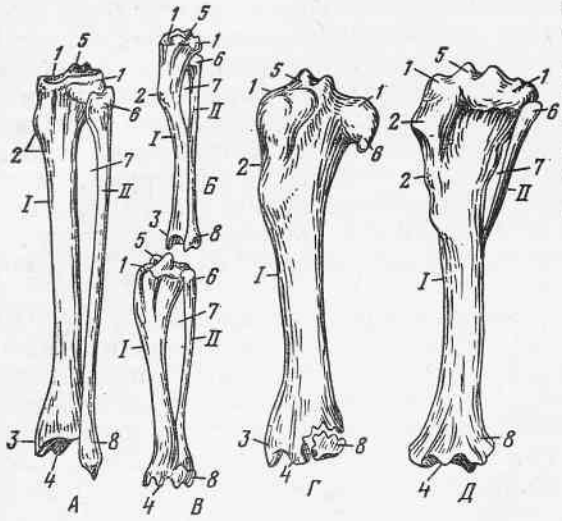


Рис. 124. Кости голени:

А — приматов; *Б* — собаки; *В* — свиньи; *Г* — крупного рогатого скота; *Д* — лошади; *1* — большеберцовая кость; *II* — малоберцовая кость; *1* — мыщелок; *2* — гребень большеберцовой кости; *3* — медиальная лодыжка большеберцовой кости; *4* — блок; *5* — межмыщелковые возвышения; *6* — головка малоберцовой кости; *7* — межкостное пространство; *8* — латеральная лодыжковая кость.

цовой кости (*2*), на нем оканчиваются прямые связки коленной чашки. На задней поверхности большеберцовой кости находится *плантарная шероховатость*, где оканчивается подколенная мышца. Дистальный эпифиз большеберцовой кости имеет резко выраженный, почти прямо поставленный *блок*, который, соединяясь с таранной костью заплюсны, образует одноосное движение. На медиальной стороне дистального эпифиза находится *медиальная лодыжка* (*3*) с отростком, а на латеральной стороне — *лодыжковая кость* (*8*), являющаяся концом редуцированной малоберцовой кости.

У *свиньи* (*В*) и *собаки* на обоих концах латеральной поверхности находятся шероховатые площадки, которыми большеберцовая кость соединяется с хорошо развитой малоберцовой костью (*II*).

Большеберцовая кость *лошади* на латеральной стороне проксимального эпифиза имеет шероховатую площадку для соединения с малоберцовой костью (рис. 124—*Д*). Блоки дистального эпифиза поставлены косо и имеют винтообразный вид.

Подвижное соединение дистального конца бедренной кости и коленной чашки с проксимальным концом большеберцовой кости образует *коленный сустав* (рис. 78—*58*).

Малоберцовая кость — os fibula, или перóне (рис. 124—*II*), — у *рогатого скота* (*Г*) редуцирована до лодыжковой кости (*8*) и слабо выраженного отростка, расположенного на латеральной стороне проксимального конца большеберцовой кости (*6*).

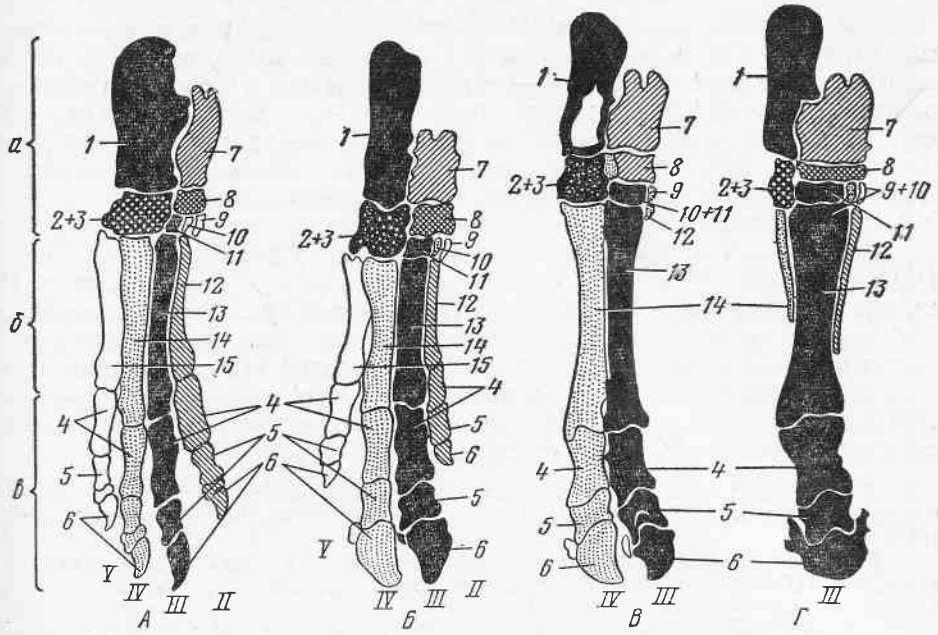
Малоберцовая кость *свиньи* (*В*) проходит на всем протяжении голени, но развита значительно слабее, чем большеберцовая кость. Ее утолщенный дистальный конец называется латеральной лодыжкой.

Малоберцовая кость *лошади* (*Д—II*) в значительной мере редуцирована. У нее различают головку (*6*) и слаборазвитое тело.

Между большеберцовой и малоберцовой костями у лошади, свиньи и собаки остается *межкостное пространство* (*7*), через него с плантарной поверхности голени проходят сосуды и нервы.

Кости заплюсны — ossa társi — большинства животных относятся к типу коротких костей (рис. 125—*а*). Всего их насчитывают восемь, располагаются в три ряда. Но у разных животных они срастаются между собой в разных сочетаниях, и потому количество отдельно выраженных костей оказывается у них различным.

Проксимальный ряд у всех животных состоит из двух отдельных костей: **таранной** — tálus, или заплюсневой большеберцовой кости — os társi tibiále (*7*), и **пяточной** — calcáneus, или заплюсневой малоберцовой кости — os tarsi fibuláre (*1*). На таранной кости различают *суставные поверхности*,



Рис· 125. Кости стопы:

А — собаки; *Б* — свиньи; *В* — крупного рогатого скота; *Г* — лошади; *а* — кости заплюсны; *б* — кости плюсны; *в* — кости пальцев; *1* — пяточная; *2* и *3* — заплюсневая четвертая (плюс пятая); *4* — кость проксимальной фаланги пальца (путовая); *5* — кость средней фаланги пальца (венечная); *6* — кость дистальной фаланги пальца (копытная); *7* — таранная кость; *8* — заплюсневая центральная; *9* — заплюсневая первая; *10* — заплюсневая вторая; *11* — заплюсневая третья; *12* — вторая плюсневая кость; *13* — третья плюсневая кость; *14* — четвертая плюсневая кость; *15* — пятая плюсневая кость; *II, III, IV* и *V* — пальцы.

блок, являющийся как бы отпечатком блока большеберцовой кости, и *связочный бугор*. На *пяточной кости* выделяют держатель таранной кости, блоковый отросток (спереди) и резко выступающий вверх *пяточный бугор*.

Средний ряд имеется только с медиальной стороны и состоит из одной **заплюсневой центральной кости** — os társi centrále (*8*).

В *дистальный ряд* при полном его составе входят пять заплюсневых костей: **заплюсневая первая**— os tarsi primum (*9*); **заплюсневая вторая** — os társi secúndum (*10*); **заплюсневая третья** — os társi tértium (*11*); **заплюсневая четвертая** — os tarsi quartum (*3*) и **заплюсневая пятая** — os társi quíntum (*2*). Счет их, как и костей запястья, ведется с медиальной стороны.

Между заплюсневой центральной костью и четвертой и пятой заплюсневыми костями находится *канал заплюсны*, через который сосуды и нервы с дорсальной поверхности проходят на плантарную.

У *рогатого скота* (*В*) имеется восемь заплюсневых костей, но на скелете их насчитывают только пять, так как самостоятельно выраженными у них остаются таранная (*7*), пяточная (*1*) и очень маленькая первая заплюсневая кость (*9*), вторая же заплюсневая кость (*10*) срастается с третьей заплюсневой (*11*), а четвертая заплюсневая (*3*) срастается с пятой (*2*) и центральной (*8*) заплюсневыми костями.

У *свиньи* (*Б*) и *собаки* из восьми заплюсневых костей на скелете насчитывают семь костей, так как и у них четвертая заплюсневая (*3*) срастается с пятой заплюсневой костью (*2*).

У *лошади* (*Г*) из заплюсневых костей срастаются в одну кость первая со второй, четвертая с пятой, третья остается самостоятельной.

Кости плюсны — ossa metatársi (рис. 125 — *б*), как и кости пясти, у многих млекопитающих, в частности у некоторых собак, включают в себя пять костей: **первая плюсневая** — os metatársi primum; **вторая плюсневая** — os metatársi secúndum (*12*); **третья плюсневая** — os metatársi tértium (*13*); **четвертая плюсневая** — os metatársi quártum (*14*); **пятая плюсневая** — os metatarsi quintum (*15*). Каждая из них имеет проксимальный эпифиз с гладкой суставной поверхностью, тело, или диафиз, дистальный эпифиз с суставным блоком и гребнем на середине блока.

У *рогатого скота* (*В*) три плюсневые кости. Основные из них третья (*13*) и четвертая (*14*), которые, срастаясь в одну кость, образуют желобок. На их дистальном конце два отдельных *блока с гребнями*. На дорсальной поверхности проксимального эпифиза третьей плюсневой кости имеется *плюсневая шероховатость*, на которой и возле которой прикрепляются сгибатели стопы. Вторая плюсневая кость (*12*) выражена очень слабо и располагается с медиальной стороны проксимального конца третьей плюсневой кости в виде очень небольшого бугорка.

У *свиньи* (*Б*) и *собаки* (*А*) плюсневых костей четыре. Основные из них третья (*13*) и четвертая (*14*); менее развиты вторая (*12*) и пятая (*15*); первая плюсневая кость отсутствует.

У *лошади* (*Г*) три плюсневые кости, основная из них третья (*13*). Вторая (*12*) и четвертая (*14*) кости, называемые иногда грифельными, имеют слабо выраженное *тело*, постепенно утончающееся, и лучше выраженные *головки*, которыми они соединяются с боковыми поверхностями проксимального конца третьей плюсневой кости. Первая и пятая плюсневые кости у лошади отсутствуют.

Дистальный конец костей голени, кости заплюсны и проксимальный конец костей плюсны образуют *заплюсневый сустав*, у копытных животных называемый скакательным (рис. 78—*59*).

Кости пальцев и сезамовидные кости в области тазовой конечности в основном те же, что и на грудной конечности (рис. 125—*в*).

Дистальный конец плюсневых костей, сочленяясь с проксимальным концом проксимальной фаланги пальцев, образует у копытных *путовый сустав* (рис. 78—*60*). Сустав средней фаланги пальцев называется у них, как и на грудной конечности, *венечным* (*61*), а сустав дистальной фаланги — *копытным* (*62*).

У *собаки* эти суставы соответственно называются суставами проксимальной, средней и дистальной фаланги.

Соединение костей конечностей. Типы суставов и характер движения в них

Большинство костей конечностей соединяется между собой суставами. Суставы конечностей по строению делятся на простые и сложные; по движению — на одноосные, двухосные, многоосные.

Простыми являются суставы, в которых между основными, образующими сустав костями никаких прокладок или прослоек нет. В *сложных* суставах между основными образующими сустав костями имеются специальные костные или хрящевые прослойки.

Деление суставов на основании характера происходящих в них движений связано с формой суставных поверхностей сочленяющихся соседних костей.

В *одноосных* суставах на одном конце кости имеется *блоковая*, или *цилиндрическая*, *поверхность*, по которой движение возможно только по одной оси в одной плоскости. На другой кости, сочленяющейся с блоком, находит-

ся соответствующее данному блоку углубление. В таких суставах движение костей конечностей происходит в сагиттальной плоскости вокруг одной оси, расположенной в сегментальной плоскости. Этот тип сустава на конечностях допускает только *разгибание* — exténsio и *сгибание* — tléxio. У копытных животных такой вид движения конечностей основной. Одноосный сустав имеется также между первым и вторым шейными позвонками, где первый шейный позвонок вращается вокруг одной оси — зубовидного отростка второго шейного позвонка.

В *двухосных суставах* трущаяся поверхность одной из костей, образующих двухосный сустав, имеет форму эллипса, через центр которого можно провести две оси: одну поперек его, другую продольно. На конце другой кости, входящей в двухосный сустав, находится ямка, которая соответствует эллипсовидной поверхности движущейся в ней кости. В такого типа суставах движение возможно по двум осям в двух различных плоскостях: по сегментальной оси в сагиттальной плоскости — *разгибание* и *сгибание*; по сагиттальной оси в сегментальной плоскости—*отведение* —abdúctio и *приведение* — adductio. Такие сочленения на конечностях копытных отсутствуют, а в осевом скелете представлены затылочно-шейным и челюстным суставами у всех животных.

Многоосному суставу морфологически соответствует шаровидная поверхность на конце одной кости и соответствующая ямка на конце другой сочленяющейся кости. Он обеспечивает движение по многим осям, во многих плоскостях. В многоосном суставе по сегментальной и сагиттальной осям возможны движения: *разгибание — сгибание*, *отведение — приведение*. По оси, проведенной продольно через центр кости, возможны вращательные движения: *вращение* (rotátio) передней поверхности соответствующей кости конечности *наружу — супинация* — supinátio и *вращение* той же поверхности кости *внутрь — пронация* — pronátio. Таких суставов два — плечевой и тазобедренный; при этом у копытных животных по некоторым осям движения весьма ограниченны.

Строго одноосных суставов конечностей даже у копытных животных нет, а во всех них производятся разные другие незначительные движения; при этом происходят одновременно сочетанные движения различных звеньев конечностей (В. Г. Касьяненко). Суставы копытных животных разделяют на следующие типы: простые одноосные—локтевой сустав, все пальцевые суставы, грудной и тазовой конечностей (сюда же относят сустав между первыми двумя шейными позвонками всех животных); простые двухосные — затылочно-шейный сустав; простые многоосные — плечевой и тазобедренный суставы; сложные одноосные — запястный, заплюсневый и коленный суставы; сложные двухосные — челюстной сустав травоядных животных.

Связки суставов конечностей. В суставах всех типов имеется прежде всего *суставная сумка*, или *суставная капсула*. Верхним краем она прикреплена к дистальному концу одних костей, нижним — к проксимальному концу нижележащих костей, отделяя суставную полость от окружающей среды. Стенка суставной капсулы в одних случаях располагается сравнительно свободно, в других — более натянута, ограничивая некоторые движения. Состоит она из двух слоев. Наружный, собственно связывающий слой — *фиброзный* состоит из плотной соединительной ткани, внутренний — *синовиальный* выстлан эндотелием с синовиальными клетками, выделяющими в суставную полость соломенного цвета тягучую жидкость — *синовию*, которой овлажняются трущиеся поверхности сочленяющихся костей и создаются лучшие условия конгруэнтности (совпадения) костей («жидкий мениск», по Лесгафту). Повреждение стенки суставной капсулы,



Рис. 126. Капсула плечевого сустава лошади (*1*) с ее утолщенными дорсолатеральными(*2*) и дорсо-медиальными косыми пучками (*3*).

истечение синовии из сустава может вызвать серьезное заболевание сустава вплоть до прекращения движения в нем вследствие срастания (анкилоза) сочленяющихся костей.

В многоосном суставе снаружи других связок нет. В одноосных и двухосных суставах, кроме суставной капсулы, имеются еще *боковая латеральная* и *боковая медиальная* связки, которые в одноосных суставах крепко натянуты, а в двухосных суставах располагаются более свободно. В некоторых одноосных суставах встречаются и другие связки.

Связки грудной конечности. Плечевой сустав всех животных относится к типу простых многоосных суставов и имеет одну суставную капсулу.

У *лошади* (рис. 126) в этом суставе имеются значительные отличия от других животных. Суставная поверхность головки плечевой кости представляет уже не строгий отрезок шара, а несколько вытянута по линии движения спереди назад. Суставная капсула более натянута по бокам. На передней стороне ее ясно выражено утолщение в виде двух пучков, расходящихся от бугра лопатки по направлению к латеральному и медиальному буграм плечевой кости. Эти плотные тяжи передней стенки суставной капсулы ограничивают боковые, вращательные и даже сгибательные движения в суставе, обеспечивая лошади более свободные прямолинейные движения и большую выносливость при стоянии. Плечевой сустав лошади правильнее было бы характеризовать как простой многоосный сустав по строению и форме суставных поверхностей костей, но ставший простым и одноосным вследствие резкого изменения в структуре и положении суставной капсулы и подлопаточной и заостной мышц, превратившихся в «боковые связки».

Локтевой сустав (рис. 127—*А*) — простой одноосный. Имеет *суставную капсулу* (*5*), боковую латеральную (*6*) и боковую медиальную связки, а также межкостную и поперечную связки (*3*), соединяющие локтевую кость с лучевой костью.

Запястный сустав (рис. 128—*А*) — сложный одноосный. Его *суставная капсула* имеет значительные утолщения на волярной стороне — *волярную связку*, которая вместе с другими связками не позволяет суставу разгибаться за пределы 180°. Фиброзный слой суставной капсулы идет от дистального конца костей предплечья к проксимальному концу костей пясти, минуя отдельные ряды костей запястья — ossa cárpi. Синовиальный же слой суставной капсулы, кроме того, отдельными листками прикрепляется к каждому ряду костей запястья. Таким образом, запястный сустав делится на ряд отдельных суставов.

Боковые связки — латеральная и медиальная — также делятся на *боковые латеральные* и *медиальные длинные связки* (*9*), идущие от дистального конца костей предплечья к проксимальному концу костей пясти, и *боковые латеральные* и *медиальные короткие связки* (*3*), соединяющие отдельные ряды костей этого сустава. Кроме перечисленных связок, в запястном суставе отмечают межрядовые связки (*4*), соединяющие кости разных рядов, и межкостные связки (*2*), соединяющие запястные кости, расположенные в одном ряду. Сезамовидная добавочная запястная кость имеет специальные связки, соединяющие ее с костями предплечья, запястья и пясти (*7*) — *связки добавочной запястной кости*.

Все пальцевые суставы копытных животных в основном относятся к типу простых одноосных суставов. В каждом из них есть суставные

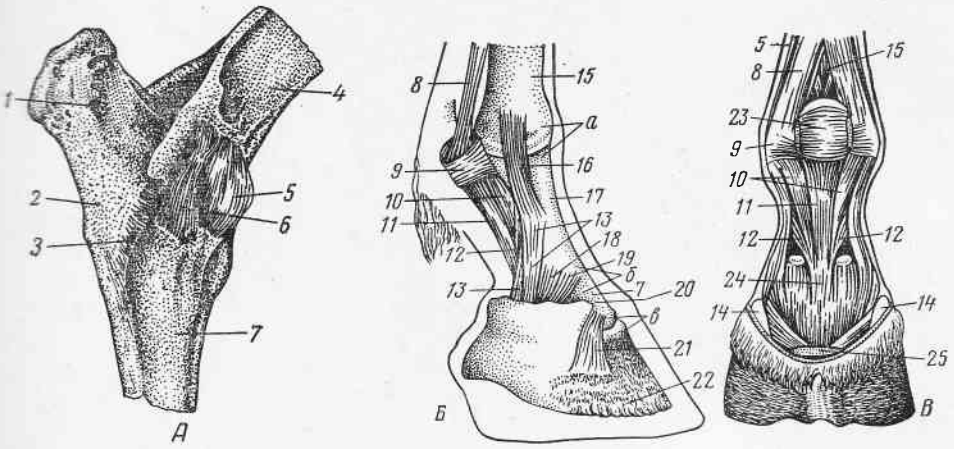
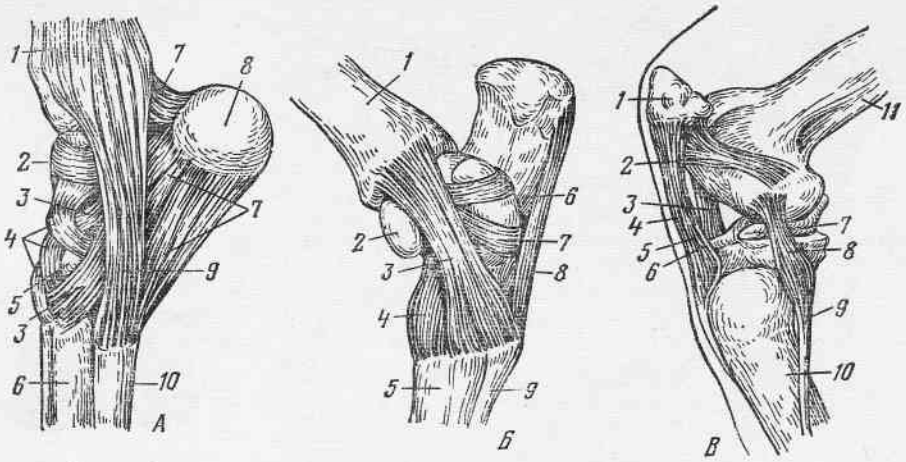


Рис. 127. Связки простых одноосных суставов:

А — локтевого сустава с латеральной стороны; *Б* — суставов пальцев с латеральной стороны и *В* — тех же суставов с волярной стороны; *1* — локтевой отросток; *2* — локтевая кость; *3* — поперечная связка; *4* — плечевая кость; *5* — суставная капсула; *6* — боковая латеральная связка; *7* — лучевая кость; *8* — межкостная средняя мышца; *9* — латеральные связки сезамовидной кости; *10* — косые связки сезамовидных костей; *11* — прямая связка сезамовидных костей; *12* — волярные путово-венечные (плантарные на тазовой конечности) связки путового сустава; *13* — путово-мякишные связки; *14* — мякишный хрящ; *15* — третья пястная кость; *16* — боковая латеральная связка путового сустава; *17* — путовая кость; *18* — боковая латеральная связка венечного сустава; *19* — латеральная путово-челночная связка; *20* — венечная кость; *21* — боковая латеральная связка копытного сустава; *22* — копытная кость; *23* — межсезамовидная связка; *24* — сухожильные окончания поверхностного пальцевого сгибателя; *25* — челночно-копытная связка; *а* — путовый сустав; *б* — венечный сустав; *в* — копытный сустав.

капсулы и боковые — латеральные и медиальные связки на каждом пальце. Переход копытных животных к опоре только на последнюю фалангу пальцев наложил отпечаток и на формирование связок пальцевых суставов. Путовый сустав — простой одноосный (рис. 127—*Б*, *а*), помимо суставной капсулы и боковых связок (*16*), соединяющих пястные кости с путовыми костями, имеет еще специальные связки сезамовидных костей: межсезамовидную (*23*), боковые сезамовидные — латеральную и медиальную (*9*), прямую сезамовидную (*11*) (у лошадей), косые сезамовидные (*10*), крестовидные. Связки сезамовидных костей не только укрепляют положение последних, но с помощью межкостной третьей мышцы (*8*) фиксируют угол путового сустава, препятствуя его переразгибанию, особенно при прыжках и при перевозке тяжестей. У парнокопытных животных между III и IV пальцами есть еще *межпальцевая связка*, связывающая между собой кости проксимальных фаланг пальца. Венечный сустав (*Б*—*б*) образуется путовой (*17*) и венечной (*20*) костями. Кроме суставной капсулы и боковых связок (*18*), в нем различают еще четыре волярные связки. Копытный сустав (*Б*—*в*), образованный венечной (*20*) и копытной (*22*) костями, кроме суставной капсулы и боковых связок, имеет у рогатого скота крестовидные межпальцевые связки, а у лошадей — латеральную и медиальную путово-челночные (*19*) и челночно-копытную связки (*25*).

Связки тазовой конечности. Тазобедренный сустав — простой многоосный. В нем, помимо *суставной капсулы*, есть крепкая *круглая связка*, подкрепляющаяся у лошадей *добавочной связкой*, идущей от сухожильного окончания прямой брюшной мышцы. Эти связки расположены внутри сустава. Начинаясь одним концом возле ямки впадины костей таза и оканчиваясь другим концом в ямке головки бедренной кости, ко-



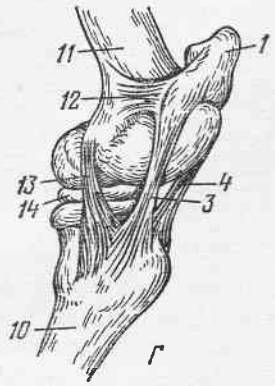


Рис. 128. Связки сложных одноосных суставов:

А — запястный сустав с латеральной стороны: *1* — лучевая кость; *2* — межкостные связки; *3* — боковая латеральная короткая связка; *4* — межрядовые связки; *5* — запястная кость; *6* — третья пястная кость; *7* — специальные связки запястной добавочной кости; *8* — запястная добавочная кость; *9* — боковая латеральная длинная связка; *10* — пястная четвертая кость; *Б* — заплюсневый (скакательный) сустав с медиальной стороны: *1* — большеберцовая кость; *2* — таранная кость; *3* — боковая медиальная длинная связка; *4* — заплюсневая дорсальная связка; *5* — плюсневая третья кость; *6* — пяточная кость; *7* — боковая медиальная короткая связка; *8* — заплюсневая плантарная связка; *9* — плюсневая вторая кость; *В* — коленный сустав с латеральной стороны и *Г* — с медиальной стороны: *1* — коленная чашка; *2* — бедроколенная латеральная связка; прямые связки коленной чашки: *3* — медиальная; *4* — средняя и *5* — латеральная прямая; *6* — крестовидная; *7* — латеральный мениск; *8* — бедроберцовая латеральная связка; *9* — малоберцовая кость; *10* — большеберцовая кость; *11* — бедренная кость; *12* — бедроколенная медиальная связка; *13* — бедроберцовая медиальная связка коленного сустава; *14* — медиальный мениск.

торая (ямка головки) у рогатого скота и свиньи находится в центре головки, круглая связка укрепляет соединение тазовой конечности с тазовыми костями, не ограничивая движения свободной тазовой конечности. Поэтому рогатый скот свободно может отводить заднюю ногу в наружную сторону. Лошадь свободных боковых движений тазовой конечностью делать не может, потому что у нее круглая и добавочная связки закрепляются не в центре головки бедренной кости, а вместе с ямкой головки значительно смещены в медиальную сторону.

Коленный сустав (рис. 128—*В*, *Г*) образован соединением дистального конца бедренной кости (*11*) с коленной чашкой (*1*) и большеберцовой костью (*10*). Между первой и последней расположены две хрящевые прослойки (*7* и *14*) — *мениски*, у которых внутренние края тонкие, а наружные — толстые. Соединение в коленном суставе бедренной кости с большеберцовой костью и отдельно с коленной чашкой образует два сустава, объединенных совместной работой, — бедроберцовый и бедроколенный.

Бедроберцовый сустав — сложный одноосный. В нем, кроме суставной капсулы, имеются боковые — латеральная (*8*) и медиальная (*13*) — *бедроберцовые связки* и внутри сустава — *бедроменисковая* и *берцовоменисковая*, а также *крестовидная связки* (*6*).

Бедроколенный сустав — простой одноосный. Кроме суставной капсулы, в нем есть две боковые — латеральная (*2*) и медиальная (*12*) — *бедроколенные связки*, удерживающие коленную чашку с боков. Коленная чашка, помимо того, соединена с большеберцовой костью тремя *прямыми связками* (*3*, *4*, *5*). Вследствие этого бедроколенный и бедроберцовый суставы в своем действии объединяются, а скольжение коленной чашки по дорсальному блоку бедренной кости вверх под воздействием четырехглавой мышцы бедра влечет за собой вынесение большеберцовой кости вперед и, следовательно, разгибание коленного сустава.

Заплюсневый сустав — сложный одноосный (*Б*). В нем, помимо *суставной капсулы*, имеется *плантарная* (*8*) и *дорсальная заплюсневые* (*4*) *связки*, укрепляющие заплюсневые и плюсневые кости в один сильный рычаг. Как и в запястном суставе, в нем различают *боковые латеральные* и *медиальные длинные* (*3*) и *короткие* (*7*) *связки*, а также *межкостные* и *межрядовые связки*.

Путовый, венечный и копытный суставы тазовой конечности в основном имеют те же связки, что и в соответствующих суставах грудной конечности.

У хищных животных, в том числе и у *собаки*, имеются следующие особенности в типах суставов. Локтевой сустав их относится к комбинированному типу. В нем, кроме сгибания-разгибания, возможно вращение лучевой кости вместе со всей кистью около плечевой и локтевой костей. Суставы проксимальной фаланги пальцев грудной и тазовой конечностей принадлежат к типу простых двухосных суставов, допуская, кроме сгибания-разгибания, отведение-приведение. В запястном суставе также возможны отведение и приведение. Этот сустав, учитывая его строение, относится к типу сложных двухосных суставов.

2. МЫШЦЫ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЫШЦ И ИХ ДЕЙСТВИЯ

Мускулатура имеет большое значение как активная часть системы органов произвольного движения, как один из существенных показателей экстерьера животного и как наиболее существенная в количественном и качественном отношении составная часть мяса. Так, у коров астраханской породы убойный выход мяса в зависимости от упитанности составляет 42,3—47,6% (М. Ф. Томмэ), а у полуоткормленных двухлетних бычков той же породы достигает даже 58,2% (В. А. Эктов). При этом на мускулатуру в мясе приходится от 68,7 до 72,0%.

Мускулатура состоит из отдельных мышц (греч. mys — мышь, лат. — musculus; некоторое сходство с мышью) и их вспомогательных приспособлений. Основными свойствами мускулатуры, каждой мышцы и ее элементарной составной части — мышечной клетки — являются *раздражимость*, *сократимость*, *эластичность*. В состоянии покоя мышца не расслабляется до образования складок, а находится в несколько напряженном положении, как слегка натянутая резина. Такое состояние мышцы в покое называют *тонусом*, что обеспечивает ее немедленную реакцию при возбуждении без предварительной затраты энергии на приведение в состояние полной напряженности.

Мышечная система в своей деятельности тесно связана со всеми системами организма. Все необходимые для функции мышечной системы питательные вещества и продукты ее жизнедеятельности доставляются ей и удаляются из нее по сосудистой системе (артерии, вены и лимфатические сосуды). Недостаточность питания той или иной мышцы или целой группы вы-

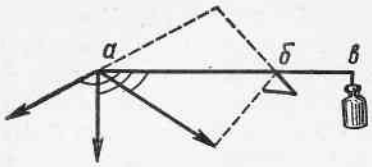


Рис. 129. Действие сил на рычаг под прямым, острым и тупым углами:

а—в — рычаг первого рода; *а—б* — плечо действующей силы; *б—в* — плечо сопротивления; *б* — точка опоры.

зывает ослабление их работоспособности, уменьшение объема — *атрофию*, а нарушение связи с центральной нервной системой ведет к прекращению их деятельности — *параличу*.

Работа скелетных мышц происходит в тесной связи со скелетом. Большинство мышц одним концом прикрепляется к одной кости, вторым — к другой. Сокращаясь, мышцы изменяют взаимоотношения между соответствующими звеньями скелета, обеспечивая перемещение животного. Точка, из которой действует мышца, называется *фиксированной*, *неподвижной*— punctum fixum, а прикрепляющаяся к ней часть мышцы считается началом ее.

Точка, на которую мышца действует,— *подвижная* — púnctum móbile, а прикрепляющаяся в этом месте часть мышцы является ее окончанием. Функции подвижной и неподвижной точек у мышц могут меняться в зависимости от состояния животного (различные фазы движения, покой). Например, у плечеголовной мышцы (рис. 146—*8*) в фазу опирания грудной конечности о почву неподвижная его точка находится на плечевой кости, а подвижная— на голове и шее. Сокращением мышцы голова и шея в таком случае опускаются книзу, а центр тяжести животного перемещается вперед. В фазу висения грудной конечности в воздухе фиксированная точка плечеголовной мышцы оказывается, наоборот, на голове и шее, а подвижная — на плечевой кости. С помощью головы и шеи, приподнятых слегка вверх и закрепленных на определенный момент в этом положении соответствующими мышцами спины, холки и шеи, центр тяжести переносится назад и тем облегчается передняя часть тела животного. Плечеголовная мышца, действуя в этом случае с головы и шеи на плечо, обеспечивает вместе с другими мышцами разгибание плечевого сустава и быстрое вынесение грудной конечности вперед.

Поочередное взмахивание и опускание головы и шеи вызывает перемещение центра тяжести, проявление одной и той же мышцей в разное время различной функции.

Мышцы могут действовать изолированно одна от другой и группой. Совместно и одинаково действующие мышцы называются *синергистами*, а мышцы, действующие противоположно друг другу, — *антагонистами*. В результате сокращения или укорочения отдельных мышц их антагонисты растягиваются. С началом расслабления первых вторые (в силу эластичности) приходят к исходному состоянию. Наиболее полно и эффективно мышца функционирует в том случае, если она расположена под прямым углом по отношению к кости, на которой она закрепляется, если действует на хорошо выраженный рычаг — длинное плечо силы (рис. 129). Примерами такого отношения мышцы к рычагу являются локтевой, запястый и заплюсневый суставы.

В результате совместного действия мускулатуры со скелетом производится определенная *работа*, которая сопровождается накоплением *тепла* в теле животного.

Усиленная работа животного, особенно в теплое время, может привести к перегреванию его тела, к тепловому удару. Наоборот, чтобы предотвратить переохлаждение животного, необходимо предоставить ему возможность двигаться.

ФОРМА И СТРОЕНИЕ МЫШЦ В СВЯЗИ С ФУНКЦИЕЙ

Мышца состоит из четырех основных тканей. Три из них — соединительная, нервная ткань и кровь — входят в состав всех компактных органов, четвертая ткань — мышечная — специфичная для мышцы как органа. Соединительная ткань составляет остов мышцы — *перемизий* (наружный, внутренний) и *эндомизий*. Наружный перемизий у одних мышц очень тонкий, нежный, едва заметный, у других он хорошо выражен в виде плотного пласта. Во многих случаях наружный перимизий покрывается с одной или двух противоположных сторон мышцы начальным или концевым пластинчатым сухожилием белого блестящего цвета — *сухожильное зеркало*.

Типы мышц по форме. По форме различают пластинчатые, веретенообразные и кольцеобразные, или круговые, мышцы.

Пластинчатые, или *широкие*, мышцы проявляют значительную силу, но действие их однообразно. Расположены они преимущественно в отделе туловища, где создают крепкие подвижные стенки, удерживающие тяжелые внутренности или соединяющие туловище с грудной конечностью. Некоторые из этих мышц, оканчиваясь на многих костях, называются *многораздельными*, другие же, формируя окончания в виде острых выступов, — *зубчатыми* мускулами. Пластинчатая мышца — *диафрагма* — отделяет грудную полость от брюшной и имеет куполообразную форму (рис. 151).

В *веретенообразных* мышцах различают: начальную часть — головку, основную, среднюю часть — брюшко и конечную часть — сухожильную ветвь. У некоторых веретенообразных мышц несколько начальных участков, и потому их называют *двуглавыми*, *трехглавыми* и *четырехглавыми*. Многие мышцы оканчиваются не одной ветвью, а несколькими. Встречаются мышцы с одной головкой и одной ветвью, но с двумя брюшками. Такие мышцы называют *двубрюшными*. Часто мышцы дополняются длинной сухожильной конечной ветвью, что создает благоприятные условия для действия их на далекое расстояние (через 2—3 сустава). Располагаются веретенообразные мышцы большей частью на конечностях, обеспечивая им большой размах.

Кольцеобразные, или *круговые*, мышцы составляют основу естественных отверстий тела (ротового, заднепроходного).

Начало мышцы, а особенно окончание ее часто бывает сухожильным.

Сухожилия — téndines — лентовидной или пластинчатой формы. Состоящие из плотной соединительной ткани, они обладают огромной сопротивляемостью на растяжение, что делает их прочными и неутомимыми даже при малом поперечнике. *Лентовидные* сухожилия встречаются чаще на конечностях, выполняя в основном роль передатчиков движения, вызванного сокращением мышечных брюшков, расположенных в верхних отделах конечностей. *Пластинчатые* сухожилия (апоневрозы) располагаются преимущественно на туловище, обеспечивая крепость брюшных стенок, создавая большую площадь опоры для прикрепления мышц.

Понятие об анатомическом и физиологическом поперечниках мышцы. Для суждения о различии мышц по их внутренней структуре, для сопоставления силы различных мышц одного и того же животного или одних и тех же мышц разных животных сравнивают соотношение физиологического и анатомического поперечников мышцы.

Анатомическим поперечником мышцы называют площадь его поперечного сечения, *физиологическим* — площадь сечения, перпендикулярного к мышечным волокнам. Физиологический поперечник или равняется анатомическому, или значительно его превышает. Во многих случаях мышечные пучки располагаются параллельно длине мышечного брюшка. В мышцах

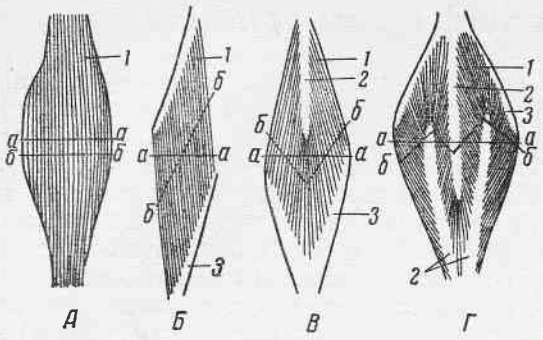


Рис. 130. Анатомический (*а—а*) и физиологический (*б—б*) поперечники мускульных брюшков разных типов строения:

А — динамический тип; *Б, В, Г* — стато-динамический тип; *Б* — одноперистый; *В* — двуперистый; *Г* — многоперистый типы; *1* — мышечные пучки; *2* — сухожильные прослойки; *3* — мышечное зеркало.

такого строения анатомический и физиологический поперечники оказываются равными, и их отношение можно обозначить как 1:1 (рис. 130). Однако в большинстве мышц копытных животных мышечные пучки располагаются не параллельно, а под углом к его длине. В таком случае анатомический поперечник пройдет поперек мышцы, а физиологический будет представлен ломаной плоскостью, проходящей поперек мышечных пучков, и превышать анатомический поперечник. Он будет тем больше, чем более косо и бóльшим количеством рядов расположены мышечные пучки. Следовательно, чем больше физиологический поперечник мышцы, то есть чем больше в нем мышечных пучков, тем больше его сила.

Типы мышц по их внутренней структуре. По структуре, или внутреннему строению, мышцы делят на динамический, статический и стато-динамический, или перистый (одноперистый, двуперистый, многоперистый) типы. Однако, учитывая морфо-функциональные особенности стато-динамического типа, когда одни из мышц этого типа по ряду признаков приближаются к динамическому типу, другие к статическому, а третьи располагаются между двумя последними, все мышцы млекопитающих и птиц следует делить не на три, а минимум на пять типов: динамический, динамо-статический, полустато-динамический, стато-динамический и статический (П. А. Глаголев, А. А. Грандицкая и Н. Г. Карлова).

Для мышц *динамического типа* (*А*), обеспечивающих активную и разностороннюю работу, характерно при одинаковом объеме с мышцами других типов: 1) наличие нежного соединительнотканного остова; 2) отсутствие внутри мышечного брюшка особых сухожильных прослоек; 3) параллельное длине мышечного брюшка направление мышечных пучков; 4) меньшее количество и 5) большая относительная длина их; 6) меньшая площадь их прикрепления; 7) почти равное отношение физиологического поперечника к анатомическому; 8) большее отношение мышечной ткани к соединительной ткани; 9) меньший поперечник мышечных волокон. *Статический тип* строения мышц совсем не имеет мышечных пучков, не может проявлять активное участие при движении животного, но выполняет большую статическую работу при стоянии и опоре ноги о почву во время движения, закрепляя соответствующие суставы в определенном положении. В других типах мышц — *динамо-статическом*, *полустато-динамическом* и *стато-динамическом* по направлению от динамического к статическому в указанном порядке отмечается: 1) постепенное уплотнение соединительнотканного остова; 2) нарастание выраженности мышечного зеркала и сухожильных прослоек внутри мышечного брюшка; 3) косое направление мышечных пучков внутри мышечного брюшка; 4) увеличение угла наклона их к месту прикрепления; 5) увеличение количества и уменьшение относительной длины их; 6) увеличение отношения физиологического поперечника к анато-

мическому; 7) уменьшение отношения мышечной ткани к соединительной; 8) увеличение поперечника мышечных волокон.

Функциональные особенности различных типов мышц. Различают статическую и динамическую работу мышц. Под *статической работой* понимают такую, которая обеспечивает удержание на ногах животного в покойном его состоянии. При этом мышцы стато-динамического, а особенно статического типа могут продолжительное время без отдыха удерживать тяжесть тела животного. *Динамической* работой мышц называют такую, которая сопровождается движением одного звена конечности или отдела туловища около другого или перемещением животного. Эта работа выполняется мышцами динамического и стато-динамического типов. При этом мышца динамического типа быстро утомляется и требует довольно частого и продолжительного отдыха. Мышцы стато-динамического типа очень выносливы и при определенных условиях проявляют большую силу (П. Ф. Лесгафт, А. А. Ухтомский).

Одним из основных свойств мышцы является сократимость. *Степень сокращения* у разных типов мышц неодинакова. Мышца динамического типа сокращается приблизительно на половину своей длины; следовательно, на такое же расстояние передвигается тот рычаг, на который она действует. Мышцы других типов сокращаются только на половину длины, которую имеет в среднем наибольшее количество мышечных пучков. Следовательно, чем длиннее в мышечном брюшке мышечные пучки, тем на большее расстояние передвигается тот рычаг, на который действует данная мышца.

Сила мышцы определяется количеством входящих в нее мышечных пучков: чем их больше, тем сильнее сама мышца. В мышце динамического типа сила пропорциональна ее поперечному сечению. Сила мышц других типов, у которых анатомический и физиологический поперечники не совпадают (И. М. Сеченов), не пропорциональна поперечному сечению мышцы, но пропорциональна площади сечения всех ее мышечных пучков.

В процессе изучения внутренней структуры мышц некоторых млекопитающих школой А. Ф. Климова (П. А. Глаголев, А. А. Грандицкая) установлено, что *стопопальцеходящие хищные животные* (семейства медведей, кошек и собак), питающиеся малообъемистой концентрированной пищей, обладают разнообразными движениями конечностей и имеют преимущественно мускулатуру динамического и динамо-статического типов, обеспечивающую им ловкие и гибкие разносторонние движения, необходимые при схватывании, удержании и разрывании добычи, но требующие более частого и продолжительного отдыха (табл. 6). Тип строения мускулатуры семейства кошек динамичнее, чем у семейства медведей и собак. Копытные животные, питающиеся объемистым растительным кормом, при собирании и поедании которого они вынуждены долгое время стоять на ногах, а от хищников спасаться бегством, имеют в большей мере, чем у хищных животных, мускулатуру полустато-динамического и стато-динамического и даже статического типов, обеспечивающую им в сумме бóльшую выносливость и значительную силу.

У *свиней* (всеядных животных) мускулатура ближе к динамическому типу, чем у других копытных животных. У лошадей мускулатура в целом отходит дальше от динамического типа. Это обстоятельство вместе с некоторыми особенностями скелета и связок лошади обеспечивает ей большую силу и выносливость, позволяя продолжительно стоять на ногах без отдыха. Многие лошади оказываются настолько выносливыми, что даже спят стоя. У скакунов по сравнению с другими породами лошадей мускулатура относится к более статическому типу. Мускулатура *крупного рогатого скота*

ТАБЛИЦА 6

Отношение физиологического поперечника к анатомическому поперечнику
(по П. А. Глаголеву, С. В. Иванову, И. А. Спирюхову, А. А. Грандицкой)

Вид животного	Мышцы, действующие на		Мышцы, действующие на предплечье	Мышцы, действующие на пясть	Мышцы, действующие на пальцы	
	лопатку	плечо			длинные	короткие
Медведь	1,01:1	2,49:1	2,2:1	4,5:1	1,92:1	1,93:1
Собака	1,1:1	2,35:1	1,5:1	7,0:1	3,41:1	2,53:1
Лошадь	1,7:1	3,65:1	2,6:1	8,2:1	17,58:1	—

по внутренней структуре занимает промежуточное положение между мускулатурой свиньи и лошади, а у *мелкого* рогатого скота она более динамична.

Наиболее массивные и более близкие к динамическому типу мышцы расположены основной массой на туловище и в верхних звеньях конечностей. Менее массивные, но более близкие к статическому типу мышцы находятся в области средних звеньев конечностей. Еще более статические, но менее массивные мышцы — в нижних звеньях конечностей копытных. У хищных животных с хорошо развитой короткой пальцевой мускулатурой последняя имеет лучшее развитие массы и более динамический тип строения.

Возрастные особенности мышц. Мускулатура в целом в постнатальный период растет неравномерно, но интенсивнее, чем масса животного. По сравнению с новорожденным животным вся мускулатура крупного рогатого скота и лошади увеличивается примерно в 10 раз. У новорожденных телят лишь 14 мышц, расположенных в области туловища и верхних звеньев конечностей, составляют 51,85% от всей их мускулатуры. У бычков 18-месячного возраста уже только 13 лежащих здесь мышц составляют 51,73%. У новорожденного жеребенка 51,21% всей мускулатуры дают 12 мышц, а у взрослых тяжеловозов 50,54% приходится даже на 11 мышц. В число этих мышц в нисходящем по весу порядке входят: средняя ягодичная, длиннейшая спины, двуглавая бедра, четырехглавая бедра, глубокая грудная, трехглавая плеча, зубчатая вентральная, диафрагма, полуперепончатая, полусухожильная и межреберные. У крупного рогатого скота к 11 указанным мышцам прибавляется широчайшая спины, полуостистая головы, остистая и полуостистая спины и шеи, а диафрагма занимает у них по весу лишь 15-е место.

На рост мускулатуры влияют кормление, содержание и эксплуатация животного. Так, В. А. Эктов отмечает, что при пониженном кормлении в стволовом отделе крупного рогатого скота по скорости роста первое место занимают мышцы брюшного пресса, второе — дыхательные, третье — жевательные, а у телят обильного кормления, получавших больше концентратов, жевательные мышцы занимают уже четвертое место; у лошади на первом месте стоят жевательные мышцы, на втором — дыхательные.

Мышцы динамического и динамо-статического типов с возрастом изменяются — в основном идет увеличение мышечной массы, а у мышц стато-динамического и стато-динамического типов перестраивается их внутренняя структура. Возрастные микроскопические изменения в скелетных мышцах выражаются в увеличении размера и диаметра мышечных волокон, в изменении формы и расположении ядер, в степени развития соединительной ткани.

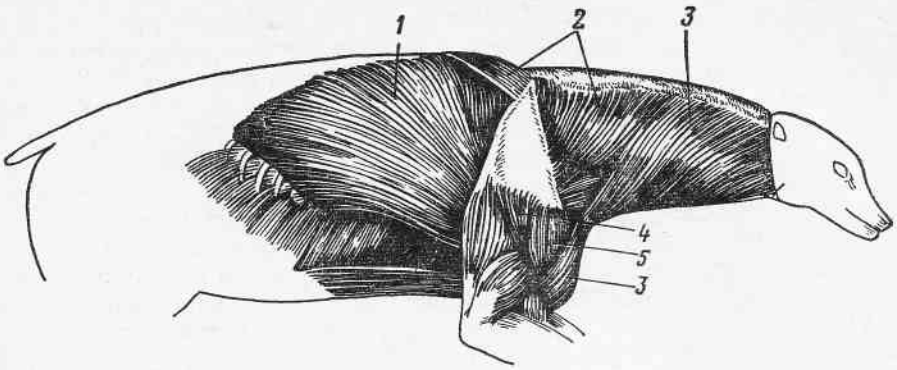


Рис. 131. Мускулатура медведя:
1 — широчайшая м. спины; *2* — трапецевидная; *3* — плечеголовная; *4—5* — дельтовидная м. (*4* — лопаточная и *5* — акромиальная части).

Типы мышц по функции делят на разгибатели — экстензоры, сгибатели — флексоры, отводящие — абдукторы, приводящие — аддукторы, вращатели — ротаторы: супинаторы (вращающие переднюю сторону конечности наружу, в латеральную сторону) и пронаторы (вращающие переднюю сторону конечности внутрь, в медиальную сторону), суживатели — констрикторы, сжиматели — сфинктеры, расширители — дилятаторы, напрягатели — тензоры и укрепляющие — фиксаторы.

Разгибатели проходят через вершину угла, образуемого соответствующими костями, *сгибатели* располагаются внутри угла. Разгибатели угол сустава увеличивают, а сгибатели уменьшают.

Отводящие мышцы лежат отвесно на латеральной стороне сустава конечностей, *приводящие* — на медиальной. При сокращении отводящих мышц конечности или отдельные их звенья (например, плечо или бедро) отходят от средней сагиттальной плоскости тела животного в наружную боковую сторону; сокращением приводящих мышц отведенные конечности или их звенья приближаются к средней сагиттальной плоскости.

Вращатели также находятся на боковых сторонах конечностей или туловища, но расположены большей частью косо по отношению к рычагу, на который они действуют, обеспечивая поворот передней стороны (например, кисти) наружу — супинация или внутрь — пронация.

Сжиматели относятся к типу круговых мышц, не имеющих точек прикрепления на костях. Они при сокращении закрывают образуемые ими естественные отверстия. *Суживатели* также могут относиться к типу круговых мускулов, но они могут иметь и иную форму, а также отдельные точки прикрепления, например, на хрящах. При их сокращении суживаются просветы глотки, гортани и др. Антагонистами запирателей и суживателей являются *расширители*, которые одним концом прикрепляются к костям или хрящам, а вторым вплетаются в запиратели или суживатели, подходя к ним по радиусам, обеспечивая частичное или полное открытие соответствующего отверстия. *Напрягатели* обычно вплетаются окончанием в фасции и держат их натянутыми, не позволяя собираться в складки. *Фиксаторы* укрепляют суставы на стороне их расположения.

Часто мышца выполняет несколько указанных функций, а иногда меняет их. Это особенно свойственно мышцам конечностей.

Главное и побочное действие мышцы на суставы. Большинство мышц, особенно у животных с разнообразными хватательными движениями, обла-

дает различными функциями. У каждого из них различают главную и побочную функции. При изменяющихся условиях жизни животного иногда побочная функция мышцы становится главной, а главная — побочной или даже совсем ликвидируется. Например, основная функция дельтовидного мускула хищных животных — отведение плеча (рис. 131—*4*, *5*). Однако в некоторых случаях он принимает участие в разгибании или супинации плечевого сустава, а в других случаях — в сгибании его. У копытных животных, утративших разносторонние движения грудных конечностей, основная функция дельтовидной мышцы — сгибание плечевого сустава. Примером одновременного проявления главной и побочной функции у одной и той же мышцы копытных животных является работа подвздошно-поясничной мышцы (рис. 158—*25*, *26*). Основная функция данной мышцы — сгибание тазобедренного сустава, побочная — супинация бедра. В силу одновременности главного и побочного действия дистальный конец бедра вместе с коленной чашкой не ударяют о стенку живота.

ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ МЫШЦ

К вспомогательным приспособлениям мышц относят фасции, синовиальные бурсы, синовиальные влагалища, блоки и сезамовидные кости.

Фасции — fasciae — широкие пластинчатые соединительнотканные образования, составляющие как бы футляр для мускулатуры в целом, для мышечных групп и для отдельных мышц (рис. 132). Они представляют также довольно значительную дополнительную площадь для закрепления полностью или частично некоторых мышц. Прикрепляясь краями к различным местам скелета, фасции сдерживают боковое давление сокращающихся мышц на окружающие их органы, создают лучшие условия для движения венозной крови и лимфы.

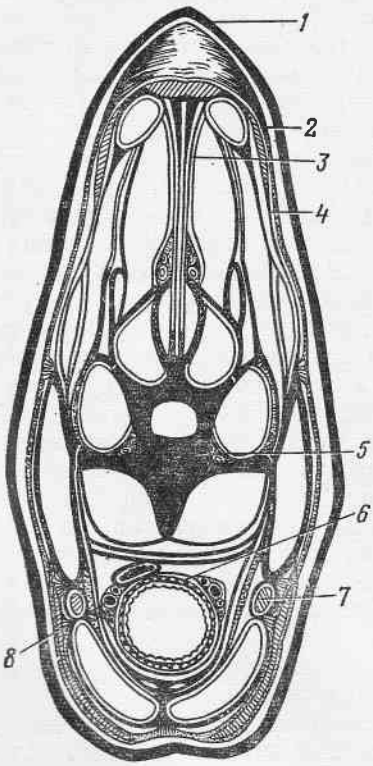


Рис. 132. Схема расположения фасций на поперечном разрезе шеи лошади:

1 — кожа; *2* — поверхностная фасция; *3—4* — листки глубокой фасции (мышцы, жир и пр. из фасциальных листков извлечены); *5* — позвонок; *6* — трахея; *7* — яремная вена; *8* — общий фасциальный футляр сосудисто-нервного пучка.

Различают фасции поверхностную (общую), глубокую (частную) и специальные, или собственные (для отдельных мышц).

Поверхностная фасция расположена под кожей и объединяет в целое группы мышц (рис. 133). По месту положения поверхностную фасцию делят на фасции головы, шеи, туловища, конечностей. В тесной связи с поверхностной фасцией находятся подкожные мышцы шеи (*3*), грудобрюшная (*6*) и лопатко-плечевая (*5*). Сокращаясь, они вызывают подергивание кожи, что способствует очищению ее от пыли, насекомых и инородных предметов. Подкожные мышцы головы помогают раскрывать ротовое отверстие (рис. 153—*Б*).

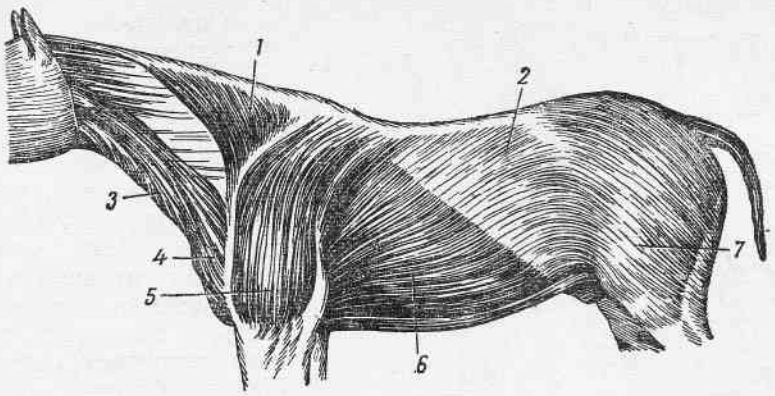


Рис. 133. Поверхностные фасции, подкожные мышцы и мышцы, связывающие конечность с туловищем:

1 — трапецевидная м.; *2* — грудобрюшная фасция; *3* — подкожная м. шеи; *4* — плечеголовная м.; *5* — подкожная лопатко-плечевая м.; *6* — подкожная грудобрюшная м.; *7* — поверхностная фасция бедра.

Глубокая фасция располагается под поверхностной фасцией. Местами, соединяясь с ней, она прикрывает собой отдельные группы скелетных мышц, обеспечивая групповое их действие. Глубокая фасция также делится на фасции головы, шеи, туловища и конечностей. В глубокой фасции туловища различают грудобрюшную фасцию и пояснично-спинную, от которой начинается ряд мышц области холки, спины и поясницы. Грудобрюшная фасция в области туловища образует *желтую брюшную фасцию*. К глубоким фасциям относят и *внутригрудную* и *поперечную брюшную фасции*, отделяющие соответствующую мускулатуру от серозных оболочек грудной и брюшной полостей.

Листки, расположенные между отдельными мышцами, образуют *специальные* фасции. Они обеспечивают изолированную работу отдельных мышц.

Участки фасции, которые на конечностях перекидываются в виде широких лент поперек отдельных мышц, укрепляя их в соответствующем положении, называют *поперечными мышечными связками* (рис. 134—*а*). Фасции, переходящие с мышц на их сухожильные окончания и закрепляющиеся вдоль них на соответствующих костях, называют *фиброзными влагалищами сухожилий*.

Бурсы. В местах наибольшего трения мышц, связок, кожи о выступы отдельных костей расположены закрытые сумки, или бурсы (*б*). Они бывают постоянные, или врожденные, и непостоянные, или приобретенные. *Постоянные* бурсы имеются уже у новорожденного, *непостоянные* появляются в процессе развития животного и в большинстве случаев связаны с неправильными условиями его эксплуатации. Развиваются бурсы из соединительной ткани сначала в виде рыхлого соединения, на месте которого в дальнейшем образуются щели, пространства, а затем формируются бурсы.

Соединительнотканная стенка бурсы внутри выстлана слоем плоских клеток, выделяющих жидкость.

Бурсы бывают *слизистые* — búrsae mucósae и *синовиальные* — búrsae synoviáles. Синовиальные бурсы обычно расположены близ суставов и сообщаются с их полостью; у слизистых бурс такого сообщения нет (рис. 135).

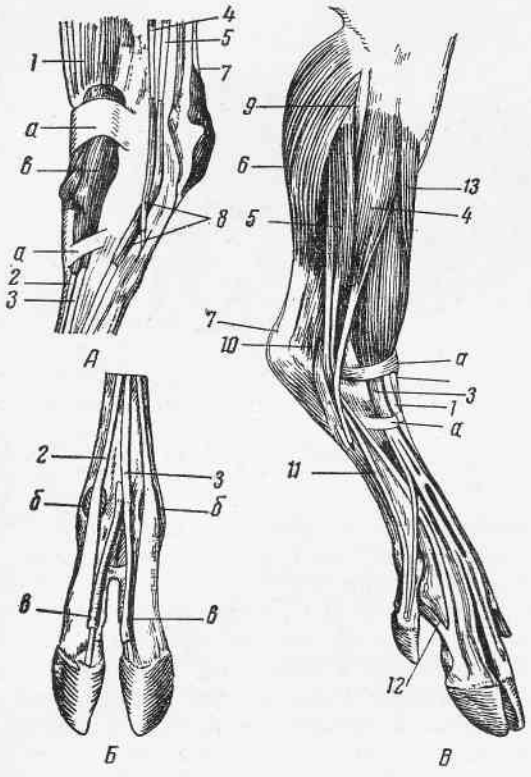


Рис. 134. Поперечные связки мышц (*а*), бурсы (*б*), синовиальные влагалища (*в*) конечностей рогатого скота (*А*, *Б*) и свиньи (*В*). Мышцы:

1 — малоберцовая третья; *2* — специальный разгибатель третьего пальца; *3* — длинный пальцевый разгибатель; *4* — малоберцовая длинная м.; *5* — специальный разгибатель четвертого пальца; *6* — трехглавая голени; *7* — поверхностный пальцевый сгибатель; *8* — головка глубокого пальцевого сгибателя; *9* — пяточная; *10* — глубокий пальцевый сгибатель; *11* — специальный разгибатель пятого пальца; *12* — межкостная (конечная ветвь); *13* — большеберцовая передняя.

Одна часть стенки бурсы закреплена на соответствующих костях, а противоположная — на мышце, связке или коже. Щелевидная полость бурсы содержит в себе незначительное количество тягучей, соломенного цвета жидкости, сходной с синовией суставов. Эта жидкость, заполняя полость и овлажняя внутреннюю трущуюся поверхность стенки бурсы, выполняет роль буфера и смазочного материала.

В некоторых местах конечностей, преимущественно в дистальных их участках, расположены синовиальные влагалища (рис. 134—*в*).

Синовиальное влагалище — vagina synoviális —отличается от бурсы тем, что имеет гораздо большую длину и двухслойную стенку, почти полностью охватывающую движущееся в нем сухожильное окончание мышцы (рис. 136). Вследствие этого синовиальные влагалища не только устраняют трение мышцы о кость, но и укрепляют его на значительном протяжении. Наружный листок синовиального влагалища — *фиброзный* (*2*) в основном удерживает орган в обычном его положении. Внутренний листок — собственно *синовиальный* (*3*, *4*) имеет то же строение и ту же функцию, что и в бурсе. Синовиальное влагалище представляет собой как бы увеличенную в длину бурсу, куда впятилось сухожильное окончание мышцы. Место впячивания влагалища называется *брыжейкой* (*б*) *синовиального влагалища*.

Блоки находятся на эпифизах и покрыты хрящом. Они создают удобную площадь для перекидывающихся через них мышц. Благодаря такому блоку сухожилие не смещается в стороны и легко скользит; при этом между сухожилием и блоком обычно располагается слизистая бурса. Кроме того, эпифизы костей, особенно длинных, обычно бывают более широкими и толстыми, чем диафизы. Вследствие этого переходящая через эпифиз и оканчивающаяся возле его основания мышца подходит к месту прикрепления на кости не параллельно ей, а под углом, близким к прямому. Этот угол бывает тем ближе к прямому, чем выпуклее эпифиз и чем ближе к основанию последнего прикрепляется мышца.

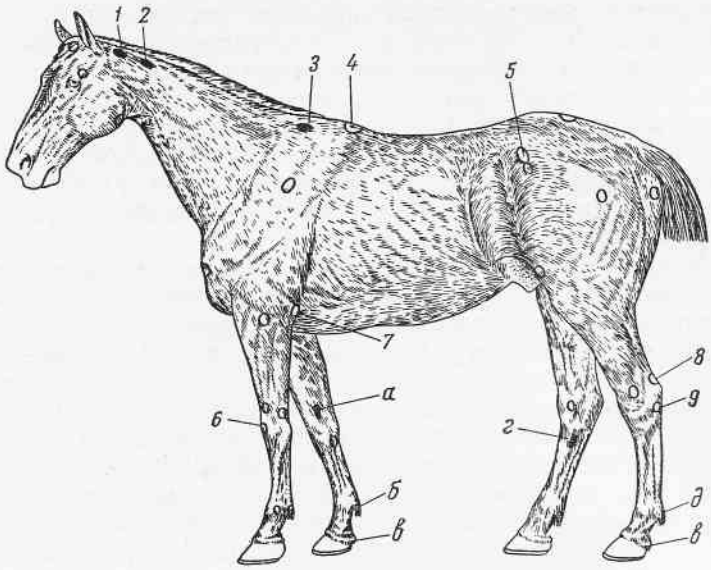


Рис. 135. Местоположение подкожных и подсвязочных синовиальных бурс и мякишей. Направление потока волос на кожном покрове. Производные кожного покрова.

Основные подкожные бурсы: *1* — над первым шейным позвонком; *2* — над вторым шейным позвонком; *3* — над остистыми отростками второго и третьего грудных позвонков; *4* — над пятым — седьмым остистыми отростками грудных позвонков; *5* — на маклоке; *6* — над третьей запястной костью; *7* — на задней поверхности локтевого бугра; *8* — над бугром пяточной кости; *9* — над четвертой заплюсневой костью. Производные кожного покрова: *а* — запястный мякиш (каштан); *б* — пястный мякиш (шпора); *в* — пальцевый мякиш; *г* — заплюсневый мякиш (каштан); *д* — плюсневый мякиш (шпора).

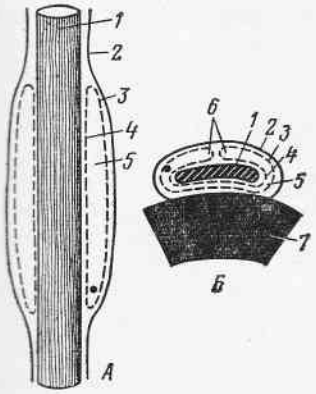


Рис. 136. Схема отношений синовиального влагалища к сухожилию:

А — в продольном разрезе; *Б* — в поперечном разрезе; *1* — сухожилие; *2* — фиброзный пласт; *3* — париетальный листок синовиального пласта; *4* — висцеральный листок синовиального пласта; *5* — синовиальная полость; *6* — брыжейка; *7* — поперечный распил кости.

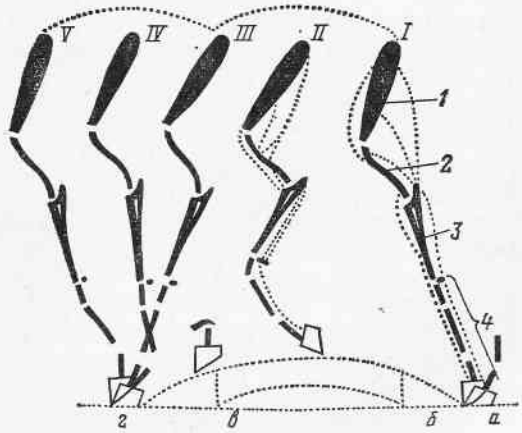


Рис. 137. Схема состояния грудной конечности при движении:

I — начало поднимания конечности (конец фазы опирания конечности о землю); *II* — момент сгибания, а затем разгибания конечности при движении ее в воздухе; *III, IV, V* — фаза опирания конечности о землю (моменты приземления, полного наступания и отталкивания от земли); *1* — плечевой пояс; *2* — плечо; *3* — предплечье; *4* — кисть (лапа); *а—г* — расстояние, проходимое копытом в момент перенесения конечности в воздухе; *б—в* — расстояние, проходимое туловищем в тот же момент.

Сезамовидные кости располагаются на дистальном конце костей пясти (рис. 79, 80, 81—*32*), плюсны и на костях дистальной фаланги пальцев. К сезамовидным костям относятся также запястная добавочная кость (рис. 119—*3*) и коленная чашка. Основное значение сезамовидных костей заключается в том, что они, как и расширенные эпифизы длинных костей, улучшают условия работы мышц, устраняя параллелизм в положении между мышцей и костью. Кроме того, сезамовидные кости, удерживаемые связками и мышцами, принимают на себя часть давления, которое падает на суставы при стоянии и движении животных.

Фазы движения конечностей и условия работы мышц при движении. Конечности животного при движении проходят две фазы: 1) опирания о почву и 2) перенесения, или висения, конечности в воздухе. В первую фазу туловище движется вперед, а конечность опирается о почву. Во вторую фазу туловище продолжает двигаться вперед с той же скоростью, а конечность с вдвое большей по сравнению с туловищем скоростью перемещается в новую точку (рис. 137), наверстывая пройденное туловищем расстояние за то время, когда конечность опиралась о почву. В фазу опирания конечности о почву можно выделить моменты ее приземления, полного наступания на почву и отталкивания конечности от почвы, а в фазу перенесения конечности — моменты сгибания всех суставов, разгибания их и вынесения конечности вперед.

Мышцы, обеспечивающие движение конечности, работают то по закону рычага первого рода, то по закону рычага второго рода. Наиболее четко такая работа совершается в локтевом или заплюсневом суставах (рис. 138). Так, в фазу опирания конечности о почву мышца, разгибающая локтевой сустав, работает по закону рычага второго рода с выигрышем в силе, но с проигрышем в скорости. Точкой опоры рычага в данном случае является почва, точкой приложения силы — локтевой бугор, то есть место прикрепления мышц — разгибателей локтевого сустава, а ось вращения находится в локтевом суставе. Следовательно, плечи рычагов располагаются по одну сторону от точки опоры. При этом плечо силы (расстояние от точки приложения силы до точки опоры) больше плеча сопротивления (расстояние от

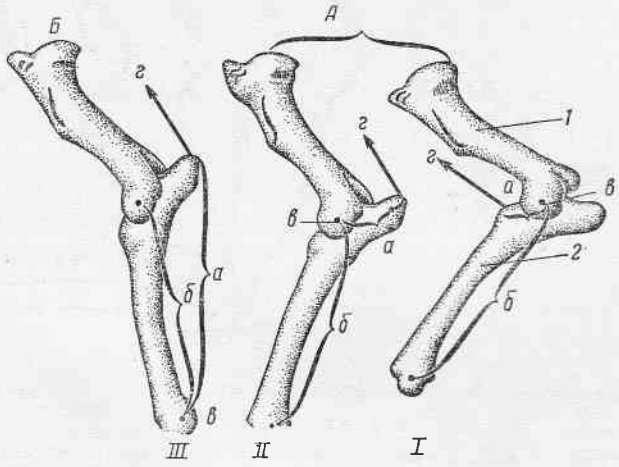


Рис. 138. Схема действия мышц в различные моменты аллюра:

А — фаза висения конечности в воздухе; *Б* — фаза опирания конечности о почву; *I* и *III* — рычаг второго рода (*I* — скорости; *III* — силы); *II* — рычаг первого рода (скорости); *1* — плечевая кость; *2* — кости предплечья; *а* — плечо действующей силы; *б* — плечо сопротивления; *в* — точка опоры; *г* — направление действующей силы.

оси вращения до точки опоры), и мускулатура локтевого сустава, проигрывая в скорости, выигрывает в силе.

В фазу перенесения конечности при сгибании сустава (*I*) мышцы также работают по закону рычага второго рода, но с проигрышем в силе и с выигрышем в скорости. Точка опоры рычага в данном случае находится в локтевом суставе, а точкой приложения силы является лучевая шероховатость лучевой кости. Оба плеча рычага располагаются также по одну сторону от точки опоры. Но плечо силы в этот момент значительно меньше плеча сопротивления. Следовательно, в данном случае мышцы, действуя на короткое плечо силы, проигрывают в силе, но выигрывают в скорости. При разгибании сустава в фазу перенесения конечности (*II*) мышцы работают по закону рычага первого рода, но опять же с выигрышем в скорости и с проигрышем в силе. Точка опоры в этом случае находится в локтевом суставе, а точкой приложения силы становится локтевой бугор. Плечи рычага в данный момент располагаются по обе стороны от точки опоры, и плечо сопротивления оказывается значительно длиннее плеча силы.

Мышцы в фазу перенесения конечностей, работая по закону рычага то первого, то второго рода, но в обоих случаях с выигрышем в скорости и с проигрышем в силе, обеспечивают более быстрое движение конечности по сравнению с движением туловища.

ДЕЙСТВИЕ МЫШЦ РАЗЛИЧНОЙ СТРУКТУРЫ ПРИ СТОЯНИИ И ДВИЖЕНИИ ЖИВОТНОГО

При нормальной постановке *грудных конечностей* копытных животных наибольшая нагрузка приходится на суставы пальцев, локтевой и плечевой. Вместе с тем в этот период требуется крепкое соединение лопатки с туловищем. Так как мышцы сильнее, массивнее и приближаются к статическому типу, то животные с более мощной или стато-динамической мускулатурой более сильные и выносливые.

Путовый и венечный суставы грудной конечности в покойном состоянии животного удерживаются от переразгибания волярными связками, а также лежащими здесь мышцами — межкостными и сгибателями пальцев. Сгибатели пальцев имеют стато-динамический тип строения и наибольший физиологический поперечник по сравнению с другими мышцами конечности. Межкостные мышцы рогатого скота, а особенно лошади, у которых в процессе филогенеза конечностей мышечные пучки заменялись сухожильными, относятся тоже к статическому типу и превратились у данных животных в мышцы-фиксаторы, в дополнительные своеобразные связки пальцевых суставов.

У лошади, кроме того, поверхностный пальцевый сгибатель имеет специальную сухожильную головку, начинающуюся у дистального конца лучевой кости. У сухожильного окончания глубокого пальцевого сгибателя также есть специальная сухожильная головка, прикрепляющаяся на проксимальной поверхности третьей пястной кости. Сухожильные головки пальцевых сгибателей, вплетаясь в сухожильные окончания последних, при наступании животного на землю или при стоянии его принимают на себя вместе с волярными связками всю тяжесть тела и тем освобождают мышечные брюшки пальцевых сгибателей от затраты энергии. При неправильной эксплуатации животного, при слабости мышц, сгибающих пальцы, или при слабости волярных связок пальцевых суставов путовые кости располагаются более горизонтально. И в моменты соприкосновения конечности с почвой, особенно у лошади при галопе и скачках с препятствиями, дистальн-

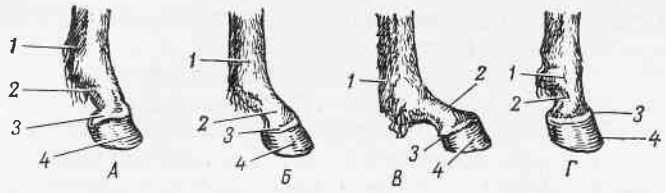


Рис. 139. Нормальный наклон путовых костей и отклонения от нормы:

А — путовая кость нормальной длины и наклона; *Б* — «мягкая бабка»; *В* — «медвежья лапа»; *Г* — «крутая бабка»; *1* — дистальный конец пясти; *2* — проксимальная фаланга пальца; *3* — средняя фаланга пальца; *4* — дистальная фаланга пальца.

ный конец пястной кости почти доходит до земли. Это у лошади считается пороком и в зоотехнии называется «мягкой бабкой» или даже «медвежьей лапой» (рис. 139—*Б*, *В*).

Копытный сустав в фазу опирания конечности о почву постепенно сгибается. В этот момент он укрепляется в своем положении сухожильным окончанием общего (или длинного — на тазовой конечности) пальцевого разгибателя, в который вплетаются конечные ветви межкостных мышц.

В запястном суставе гладкая площадка желоба лучевой кости, валики на костях проксимального ряда запястья, волярные связки, расположенные в области предплечья и кисти, и сгибатели пальцев и запястья не допускают разгибания сустава за пределы 180°. Сгибание сустава предупреждают лучевой разгибатель запястья и двуглавая мышца плеча. Локтевой сустав от излишнего сгибания удерживается мышцами, разгибающими этот сустав, главным образом трехглавой мышцей плеча. Последняя очень мощная и сильная мышца грудной конечности, стато-динамического типа строения с большим физиологическим поперечником. В этой функции ей помогают пальцевые сгибатели и сгибатели запястья.

В плечевом суставе в те же моменты движения и стояния животного наибольшую силу затрачивают мышцы, разгибающие сустав, а также двуглавая мышца плеча стато-динамического типа с очень большим физиологическим поперечником. У лошади, кроме того, имеется специальный сухожильный тяж, который связывает сухожильные прослойки, находящиеся внутри двуглавой мышцы плеча, с сухожильными прослойками, расположенными внутри лучевого разгибателя запястья. В силу этого плечевой, локтевой и запястный суставы лошади через указанные сухожильные образования оказываются так тесно между собой связанными, что если разгибается локтевой сустав, то разгибается плечевой и запястный суставы. И, следовательно, наоборот, если закреплен локтевой сустав, то тем самым фиксируются в определенном положении плечевой и запястный суставы.

Следовательно, чем более мощные и более выраженного стато-динамического типа разгибатели локтевого сустава и сгибатели суставов кисти, тем в лучшем положении находится плечевой сустав.

Грудная конечность соединяется с туловищем посредством мускулатуры. У копытных животных структура данных мышц далее отходит от динамического типа, а у некоторых лошадей одна из этих мышц — зубчатая вентральная — относится к стато-динамическому типу, по функции близкой к статическому типу (рис. 140). Однако у свиньи и рогатого скота мышцы, связывающие грудную конечность с туловищем, по строению ближе к динамическому типу. Поэтому, например, у рогатого скота при наступании грудной конечностью на почву заметно опускание туловища между лопатками вследствие некоторого растяжения зубчатой вентральной мышцы

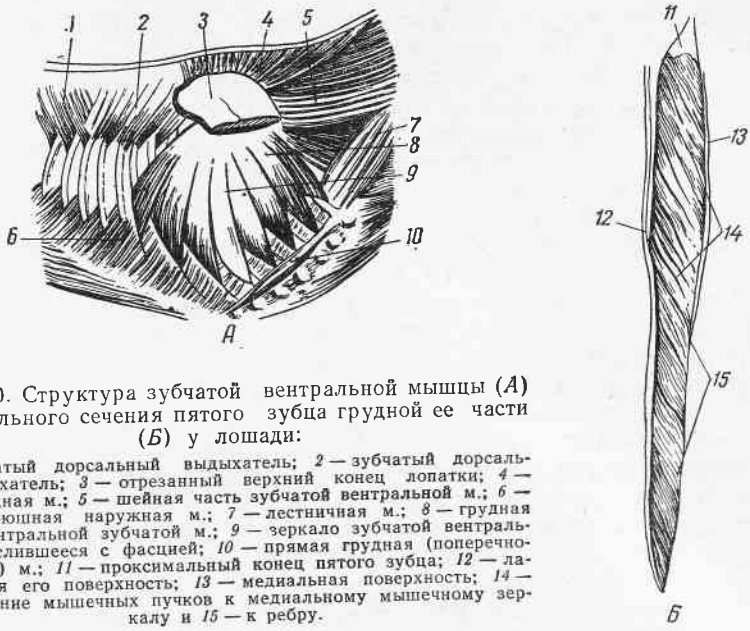


Рис. 140. Структура зубчатой вентральной мышцы (*А*) и продольного сечения пятого зубца грудной ее части (*Б*) у лошади:

1 — зубчатый дорсальный выдыхатель; *2* — зубчатый дорсальный вдыхатель; *3* — отрезанный верхний конец лопатки; *4* — ромбовидная м.; *5* — шейная часть зубчатой вентральной м.; *6* — косая брюшная наружная м.; *7* — лестничная м.; *8* — грудная часть вентральной зубчатой м.; *9* — зеркало зубчатой вентральной м., слившееся с фасцией; *10* — прямая грудная (поперечно-реберная) м.; *11* — проксимальный конец пятого зубца; *12* — латеральная его поверхность; *13* — медиальная поверхность; *14* — направление мышечных пучков к медиальному мышечному зеркалу и *15* — к ребру.

под влиянием тяжести грудного отдела тела животного. Это опускание туловища представляется в виде приподнимания лопаток вверх, что особенно ясно наблюдается у хищных животных, но никогда не бывает у лошадей, ослов и мулов.

Зубчатая вентральная мышца, прикрепляясь к шейным позвонкам и ребрам, веерообразно расходится от лопатки на шею и грудную клетку и тем обеспечивает не только удерживание туловища между конечностями, но и определенное положение лопатки по отношению к горизонту. Под тяжестью головы и шеи шейная часть зубчатой вентральной мышцы тянет верхний конец лопатки вперед, а под тяжестью передней части туловища грудная часть той же мышцы тянет верхний конец лопатки назад. По линии, равнодействующей этих двух сил, в основном и располагается лопатка. Центральная часть зубчатой вентральной мышцы у некоторых лошадей, ослов и мулов имеет сухожильный пласт, срастающийся с фасцией мышцы и идущий от лопатки до четвертого или пятого ребра. Сильно выраженный сухожильный пласт у лошади дополняет ту сухожильную систему, которая идет от лопатки до копыта, то есть двуглавой мышцы плеча через специальный тяж к лучевому разгибателю запястья и от дистального конца плечевой кости к мышцам, действующим на запястье и пальцы.

Все эти сухожильные образования, а также стато-динамический тип строения мышц, действующих на указанные суставы, и обеспечивают то, что мускулатура грудной конечности лошади не затрачивает большого количества энергии на удержание тяжести туловища, на укрепление суставов, на перенесение конечности. Поэтому лошадь очень выносливое животное. Она в состоянии долго стоять на передних ногах, не меняя их положения, проходить большие расстояния, не требуя частого и длительного отдыха. Этому содействуют также тесная функциональная связь отдельных мышц, удобное положение их по отношению к костным рычагам, особая структура и положение костных звеньев. Тесная функциональная связь локтевого сустава с плечевым и запястным суставами позволяет при движении живот-

ного сохранять энергию мускулатуры этих суставов на более длительное время. Связь трех указанных суставов ясно заметна при вставании лошади, когда при разгибании локтевого сустава разгибаются плечевой и запястный суставы, и при опускании лошади на землю, когда она, слегка согнув конечности, почти падает, а не плавно опускается, как собака или кошка.

На *тазовой конечности* при стоянии животного или в момент опирания конечности о почву наиболее подверженными сгибанию оказываются пальцевые, заплюсневый и коленный суставы.

Пальцевые суставы тазовой конечности в основном фиксируются так же, как на грудной конечности. Исключением является то, что поверхностный пальцевый сгибатель тазовой конечности не имеет у лошади специальной сухожильной головки. Однако он закрепляется на пяточном бугре, что делает сухожильное окончание самостоятельным. Коленный сустав в своем действии тесно связан с заплюсневым суставом через малоберцовые мышцы с одной стороны и икроножную и поверхностный пальцевый сгибатели с другой стороны. Особенно тесно эти суставы связаны у лошади, у которой малоберцовая третья мышца относится по строению к статическому типу; два последних принадлежат к стато-динамическому типу и имеют очень большой физиологический поперечник. Этими тремя мышцами коленный и заплюсневый суставы лошади связываются так, что один без другого действовать не могут; разгибание одного вызывает разгибание другого.

Основной фиксатор этих суставов — четырехглавая мышца бедра. Так как медиальный блоковой гребень бедренной кости у рогатого скота и лошади выше латерального, то в момент их стояния коленная чашка как бы укрепляется на нем. Это ведет к тому, что четырехглавой мышце требуется меньше энергии для укрепления коленного сустава в определенном положении, а вместе с тем и для укрепления заплюсневого сустава. Но физиологический поперечник четырехглавой мышцы бедра меньше, чем трехглавой мышцы плеча, фиксирующей локтевой сустав, и потому четырехглавая мышца затрачивает больше энергии на удержание тела животного и требует более частого отдыха.

Тазобедренный сустав при стоянии животного мало подвержен сгибанию, так как подвздошная кость проксимальным концом соединяется с крестцовой костью малоподвижным тугим суставом и оказывается, следовательно, почти неподвижной. Дистальный ее конец, кроме того, вместе с проксимальным концом бедра удерживается разгибателями тазобедренного сустава. Последние являются наиболее массивными мышцами тазовой конечности, однако по структуре они более близки к динамическому типу. Поэтому мускулатура динамического и динамо-статического типов, действующая на тазобедренный и коленный суставы, при стоянии лошади требует более частого отдыха. Можно наблюдать, как лошадь при стоянии «переминается» задними конечностями с ноги на ногу и стоит только на трех ногах — двух передних и одной задней. Задние конечности, поочередно сгибаемые, обеспечивают отдых основным разгибателям коленного и тазобедренного суставов. У рогатого скота и свиньи статичных мускулов меньше, поэтому они лежат значительно большее время, чем лошадь.

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О РАЗВИТИИ МЫШЦ

Мускулатура позвоночных животных делится на две группы: соматическую и висцеральную.

Соматическая мускулатура большей частью соединяется с костями скелета и поэтому называется еще *скелетной*. Она состоит из поперечно-

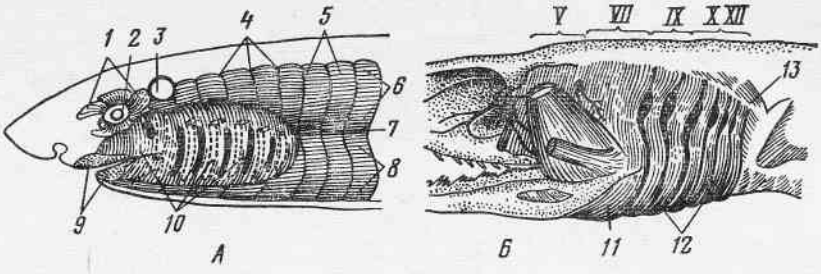


Рис. 141.

А — схема распределения соматической и висцеральной мускулатуры на голове у низших позвоночных; *Б* — распределение висцеральной мускулатуры на голове акулы: *1* — мышцы, обеспечивающие движение глазного яблока; *2* — глаз; *3* — орган слуха; *4* — миосепты; *5* — миотомы; *6, 8* — боковая мускулатура (*6* — дорсальная, *8* — вентральная м. м.); *7* — продольная соединительнотканная перегородка между дорсальной и вентральной мускулатурой; *9* — верхняя и нижняя челюсти; *10* — висцеральная мускулатура; *11* — межчелюстная м.; *12* — поверхностный сжиматель; *13* — примитивная трапецевидная м.; *V, VII, IX, X, XII* — области иннервации указанными черепномозговыми нервными парами.

полосатой мышечной ткани, иннервируется на голове черепномозговыми нервами, а в отделе шеи, туловища, хвоста и конечностей — спинномозговыми нервами. Соматическая мускулатура первично сегментирована. Вначале она, по-видимому, имела, как у ланцетника, вид двух (правого и левого) прямых мышц, идущих вдоль всего тела животного и делящихся поперечными соединительнотканными перегородками — *миосептами* — на ряд коротких прямых мышечных пучков (рис. 142). (Эта ясно выраженная *первичная сегментация*, или *миомерия*, мускулатуры туловища частично встречается у высших млекопитающих.) В дальнейшем, вместе с обособлением головы (рис. 141) и появлением конечностей, выделялась самостоятельная мускулатура головы, туловища, хвоста и плавников (а позже пятипалых конечностей) (рис. 141—145).

При этом обе прямые мышцы туловища и хвоста продольной боковой перегородкой разделились на дорсальную и вентральную прямые мышцы.

Дорсальная мышца, располагающаяся над телами позвонков, иннервируется дорсальными ветвями спинномозговых нервов и в остальном напоминает собой соответствующую мускулатуру ланцетника. В дальнейшем, сохраняя в глубине миомерию, в латеральной части она начинает терять ее за счет слияния между собой отдельных миомеров. В результате этого изменения формируются *два продольных тяжа — латеральный* и *медиальный*. Позднее каждый из них, в свою очередь, делится на две группы, включающие в себя целую серию коротких и длинных мышц, имеющих разное направление мышечных пучков и обеспечивающих в основном разгибание и вращение позвоночного столба. При этом в малоподвижных отделах позвоночного столба, например в области спины и поясницы, эти мышцы часто так тесно срастаются, что четко разделить их невозможно. Наоборот, в тех местах тела животного, где подвижность позвоночного столба наибольшая, например на шее и хвосте, мышцы более дифференцированные. Большая подвижность шеи и головы обеспечивает животным лучшую ориентацию их в окружающей среде и лучшие условия для передвижения, способствуя перемещению центра тяжести стволовой части тела животного то вперед, то назад.

Вентральная мышца, иннервируемая вентральными ветвями спинномозговых нервов, дифференцируется на парную *прямую мышцу*, сохраняющую ясно выраженную миомерию и располагающуюся на середине живота,

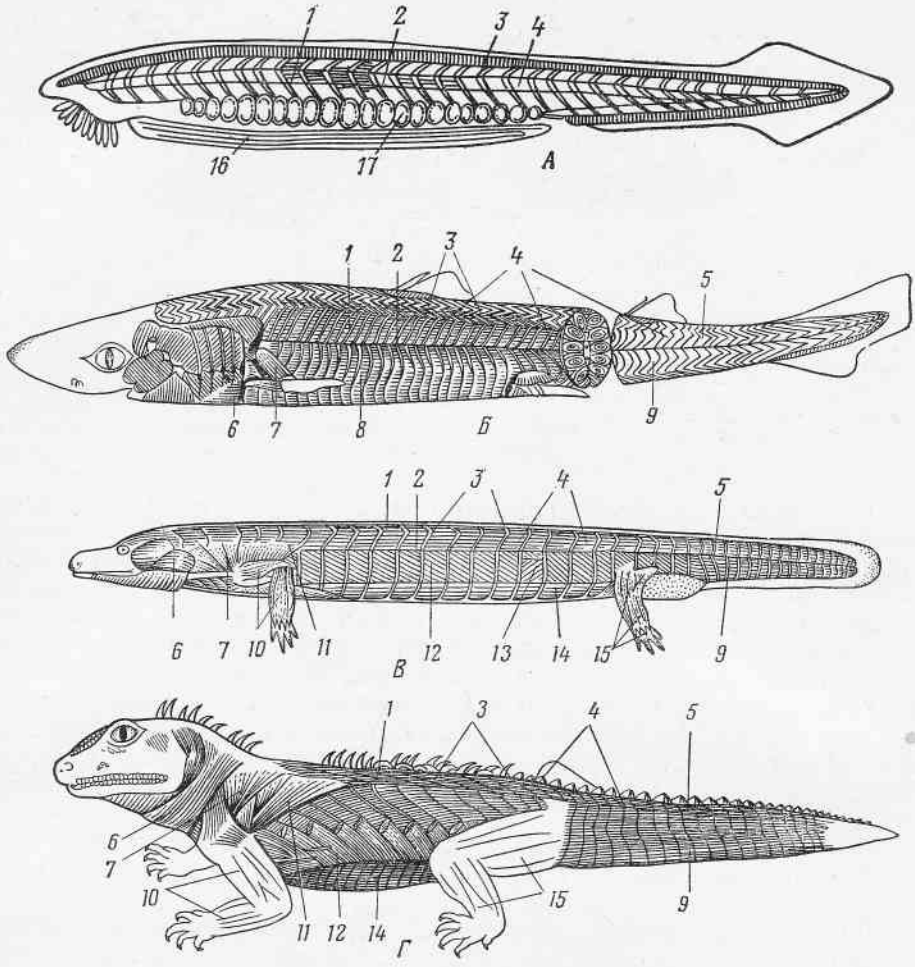


Рис. 142. Схема наружной мускулатуры:

А — ланцетника; *Б* — рыбы; *В* — хвостатой амфибии; *Г* — рептилий; *1* — дорсальная м. туловища (прямые продольные мышечные пучки); *2* — продольная боковая перегородка; *3* — мносепты; *4* — миотомы; *5* — дорсальная м. хвоста; *6* — поверхностный сжиматель; *7* — трапецевидная, *8* — вентральная м. туловища; *9* — вентральная м. хвоста; *10* — м. грудной конечности; *11* — широчайшая м. спины; *12, 13, 14* — вентральные м. (*12* — поверхностная наружная косая, *13* — косая внутренняя и *14* — поверхностная прямая); *15* — м. тазовой конечности.

и на *парные боковые*, также сохранившие сегментальное расчленение, но расщепившиеся на два косых пласта, — *косая наружная* и *косая внутренняя мышцы*.

Пучки первого пласта направлены каудо-вентрально, второго — кранио-вентрально (рис. 142—*12*, *13*). От косой внутренней мышцы отделяется затем более глубокий пласт — *поперечная мышца живота*, а остающийся сохраняет свое название. Под позвоночным столбом у наземных животных появляется *подпозвоночная мышца*, облегчающая движение их по земле, обеспечивая сгибание позвоночного столба.

Вентральная мышца в дальнейшем делится на три группы. Первая из них — *подпозвоночные мышцы* частично сохранили следы миомерии. Они лежат под позвоночным столбом в более подвижных отделах его и обеспечивают преимущественно его сгибание. Вторая группа — *мышцы стенок*

грудной клетки — также в значительной степени сохранили метамерное деление, двухслойность, пластинчатую форму и косое перекрещивающееся направление мышечных пучков. Располагаются они преимущественно между ребрами. Наружные мышцы этой группы обеспечивают акт вдоха, или инспирацию, а внутренние — акт выдоха — экспирацию. Сохранилась в этой группе и часть мышц с прямым направлением мышечных пучков. Третья группа — *мышцы брюшной стенки* в основном сохраняют направление мышечных пучков, имевшихся у их предшественников, а именно: два слоя косых мышц, поперечная и прямая брюшные мышцы.

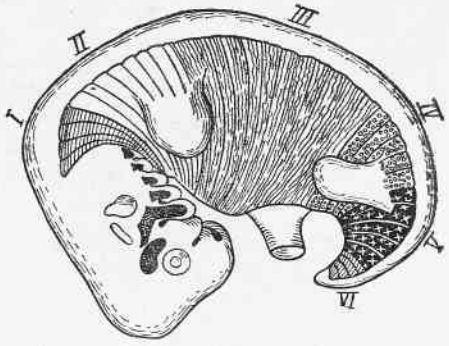


Рис. 143. Схема развития мускулатуры у зародыша человека: Миотомы:
I — затылочная; *II* — шейные; *III* — грудные; *IV* — поясничные; *V* — крестцовые; *VI* — хвостовые.

В *онтогенезе* скелетная мускулатура развивается из *миотомов* (рис. 143). Разрастаясь в дорсальном и вентральном от хорды направлениях, миотомы образуют в конечном итоге всю мускулатуру спинной и брюшной сторон тела зародыша. При этом спинные части миотомов иннервируются дорсальными ветвями спинномозговых нервов (рис. 144—*1*), вентральные же части миотомов — вентральными ветвями тех же нервов (*2*). Граница между дорсальными и вентральными частями миотомов — продольная соединительнотканная перепонка, в дальнейшем превращающаяся в фасцию.

Впоследствии миотомы образуют общую синцитиальную массу, из которой возникают сначала дорсальные тяжи поперечнополосатых волокон, а затем отдельные мышечные пласты, сохраняющие метамерное деление. В дальнейшем эти пласты соединительнотканными прослойками разделяются на поверхностные и глубокие слои. Из последних развиваются отдельные метамерные дорсальные короткие мышцы позвоночного столба: межостистые, межпоперечные и прямые дорсальные мышцы головы. Из поверхностного слоя путем слияния смежных миотомов развиваются другие дорсальные мышцы: остистые и полуостистые мышцы спины и шеи, полуостистые мышцы головы, длиннейшие мышцы спины, шеи и головы, подвздошнореберные мышцы.

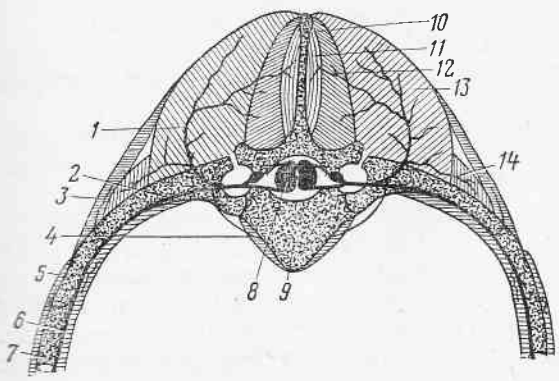


Рис. 144. Схема расположения дорсальной и вентральной мускулатуры туловища и ее иннервации:
1 — дорсальная ветвь спинномозгового нерва; *2* — вентральная ветвь спинномозгового нерва; *3, 4, 5* и *6* — вентральная мускулатура; *7* — ребро; *8* — спинной мозг; *9* — тело позвонка; *10* — остистый отросток; *11, 12* — медиальный тяж; *13—14* — латеральный тяж дорсальной мускулатуры.

Вентральная мускулатура туловища развивается

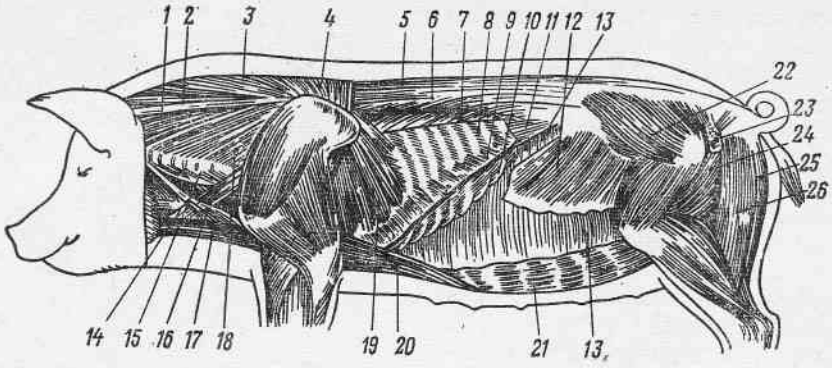


Рис. 145. Глубокая мускулатура свиньи:

1 — пластыревидная м.; *2* — головная, *3* — шейная и *4* — спинная части ромбовидной м.; *5* — остистая и полуостистая м. м. спины и шеи; *6* — длиннейшая м. спины; *7* — подвздошнореберная м.; *8* — межреберная наружная м.; *9* — косая брюшная наружная м. (обрезана); *10* — межреберные внутренние м. м.; *11* — поясничнореберная м.; *12* — косая брюшная внутренняя м. (обрезана); *13* — поперечная брюшная м. (частично прикрыта предыдущей и последующей м. м.); *14* — плечеподъязычная м.; *15* — лестничная м.; *16* — грудино-головная м.; *17* — грудино-подъязычная м.; *18* — шейная часть и *19* — грудная часть зубчатой вентральной м.; *20* — плечевая часть глубокой грудной м.; *21* — прямая брюшная м.; *22* — средняя ягодичная м.; *23* — двуглавая м. бедра (обрезана); *24* — приводящая м.; *25* — полуперепончатая м.; *26* — полусухожильная м.

из вентральных выростов (почек) миотомов. Отходящие от продольной перепонки в вентральном направлении *миосепты* располагаются в области грудной клетки между соседними миотомами. На месте этих миосепт развиваются впоследствии соединительнотканные ребра, заменяющиеся затем хрящевыми и, наконец, костными.

Расположенные между ребрами миотомы расслаиваются, и из них образуются наружные и внутренние межреберные мышцы (рис. 145—*8*, *10*). Из слившихся миотомов глубоких слоев, лежащих внутри грудной полости, образуется поперечная грудная мышца (рис. 90—*В*—*8*). Из слившихся слоев миотомов, расположенных с наружной стороны ребер, развиваются дорсальные зубчатые мышцы (рис. 149—*А*—*4*). В области живота из различных миотомов путем их слияния и расслоения образуются четыре слоя мышц: наружная косая брюшная (рис. 146—*27*), внутренняя косая брюшная (рис. 145—*12*), поперечная брюшная (*13*) и прямая брюшная (*21*).

Находящиеся в прямой брюшной мышце сухожильные поперечные перемычки являются остатками соединительнотканных миосепт и указывают на метамерную закладку этой мышцы.

Новым приобретением млекопитающих в области вентральной мускулатуры туловища является *диафрагма*, или грудобрюшная преграда. Закладывается она в краниальной части туловища из пятого-шестого шейных миотомов, мышечные почки которых растут сначала каудально, а затем сливаются с парой мышечных складок, растущих от брюшной стенки тела, и таким образом делят грудобрюшную полость на две самостоятельные полости: грудную и брюшную (рис. 151).

Вентральные выросты миотомов в области шеи превращаются в лестничные мышцы, а также в длинные мышцы шеи и головы (рис. 150—*5*, *8*, *9*). Большая часть скелетной мускулатуры области головы подвергается редукции. Остается лишь часть этой мускулатуры, развивающейся из предушных головных миотомов. Она отходит от дна глазницы, соединяется с глазным яблоком и обеспечивает его разнообразные движения (рис. 299).

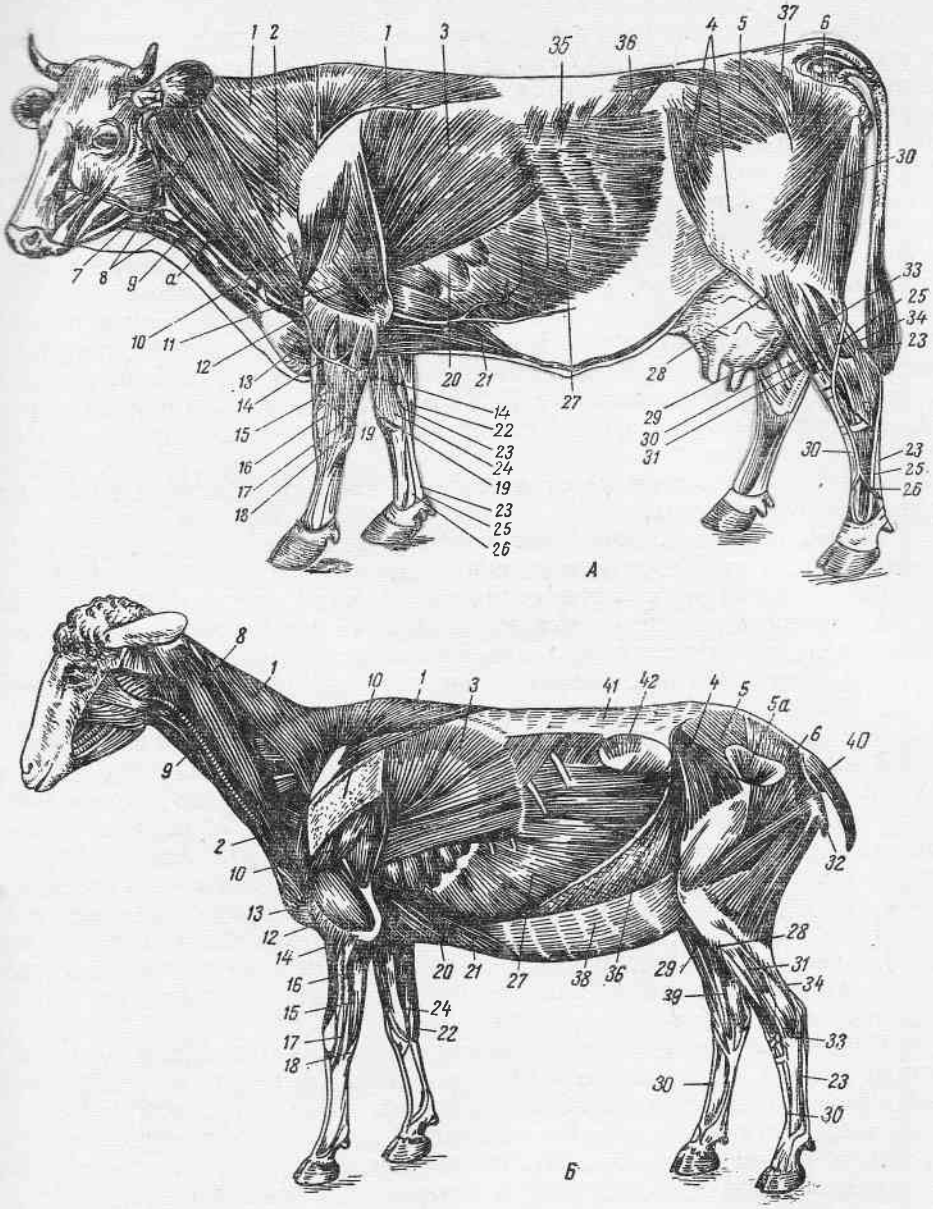


Рис. 146. Поверхностная мускулатура коровы (*А*) и овцы (*Б*):

1 — трапецевидная мышца; *2* — плечеатлантная; *3* — широчайшая спины; *4* — напрягатель широкой фасции бедра; *5* — средняя ягодичная; *5а* — глубокая ягодичная; *6* — двуглавая бедра; *7* — грудино-подъязычная; *8* — плечеголовная; *9* — грудино-головная, а между ними яремный желоб, в котором располагается яремная вена (*а*); *10* — дельтовидная; *11* — трехглавая плеча; *12* — плечевая; *13* — грудная поверхностная м.; *14* — лучевой разгибатель запястья; *15* — общий пальцевый разгибатель; *16* — разгибатель третьего пальца; *17* — боковой пальцевый разгибатель (или собственный разгибатель четвертого пальца); *18* — локтевой разгибатель запястья; *19* — длинная м., отводящая большой палец; *20* — зубчатая вентральная; *21* — глубокая грудная; *22* — локтевой сгибатель запястья; *23* — поверхностный пальцевый сгибатель; *24* — лучевой сгибатель запястья; *25* — глубокий пальцевый сгибатель; *26* — межкостная м.; *27* — косая брюшная наружная; *28* — передняя большеберцовая; *29* — малоберцовая третья; *30* — длинный пальцевый разгибатель; *31* — малоберцовая длинная; *32* — полусухожильная; *33* — боковой пальцевый разгибатель; *34* — ахиллово сухожилие; *35* — дорсальный зубчатый выдыхатель; *36* — косая брюшная внутренняя; *37* — поверхностная ягодичная; *38* — прямая брюшная; *39* — специальный разгибатель третьего пальца; *40* — хвостовые м. м.; *41* — фасция; *42* — *42* — поперечная брюшная м.

Мускулатура конечностей развивается из мышечных почек пятого-седьмого шейных и первого грудного миотомов — у грудной конечности и из первого—шестого поясничных и первого—третьего крестцовых миотомов— у тазовой конечности. Иннервируется она соответствующими вентральными ветвями шейных, грудных, поясничных и крестцовых нервов. Мускулатура, возникшая из отдельных мышечных почек, вскоре теряет очертания и превращается в расплывчатую массу мезенхиматозных клеток, образующих два сплошных слоя по обеим сторонам зачатка конечностей. В дальнейшем из латерального слоя развиваются экстензоры, абдукторы и супинаторы, из медиального — флексоры, аддукторы и пронаторы.

В фетальный период развития мускулатура копытных развивается сначала медленно, затем быстрее. К моменту рождения она у телят, например, достигает 28,8% их массы. В дальнейшем мускулатура быстро нарастает и к возрасту 18 месяцев достигает 36,2% массы животного. Интенсивнее растет мускулатура туловища. У самок мускулатура развита несколько слабее, чем у самцов.

У упитанных животных относительная масса мускулатуры снижается при нарастании жира.

У тренированных животных относительная масса мышц, наоборот, повышается, у старых животных снижается.

Висцеральная мускулатура состоит в основном из гладкой мышечной ткани, частично, заменяющейся в дальнейшем поперечнополосатой. Она входит в состав внутренностей, а на голове преобразуется в лицевую и жевательную мускулатуру, которая иннервируется черепномозговыми нервами. Большая ее часть развивается из нерасчлененного на сегменты спланхнотома и иннервируется вегетативным отделом нервной системы.

В далеком прошлом висцеральная мускулатура, по-видимому, имела вид сплошного пласта, состоявшего из поперечных волокон и охватывавшего весь висцеральный аппарат в нижней его половине, образуя его *общий поверхностный сжиматель*. В дальнейшем от этой мышцы отделился в передней его части ряд более глубоких мышечных пучков, которые, соединившись с висцеральными дугами, стали выполнять более разнообразные функции. Позади жаберного аппарата от общего сжимателя обособился большой мускульный пласт, который частично прикрепился к последним жаберным дугам, а большей частью — к плечевому поясу, где стал называться *трапецевидной мышцей* (рис. 141—*13*, 146—*1*).

У наземных позвоночных изменение поверхностного общего сжимателя пошло дальше. Одни из его частей редуцировались, другие стали более мощными и, в свою очередь, разделились на отдельные пласты или соединились с другими мышцами. Из этих частей поверхностного общего сжимателя в конечном итоге образовались все лицевые и жевательные мышцы, ушные и подкожные мышцы головы, мышцы подъязычной кости, глотки и гортани. Сильно развитая трапецевидная мышца заняла своим началом место от каменистой кости черепа до девятого-десятого грудного позвонка. Из-за отсутствия жаберных дуг окончание его у наземных животных переместилось на ость лопатки, ключицу, грудную кость. Последние же части, отъединившись от основной массы мышцы, стали называться *грудино-ключично-сосцевидной мышцей*, а за основной массой мышцы осталось название трапецевидной. У млекопитающих, утративших ключицу, грудино-ключично-сосцевидная мышца своим окончанием срослась с началом ключичной части дельтовидной и частично с ключичной частью поверхностной грудной мышцы и стала называться *грудино-плечеголовной мышцей*, которая, в свою очередь, делится на две мышцы *плечеголовную* и *грудиноголовную* (*8*, *9*).

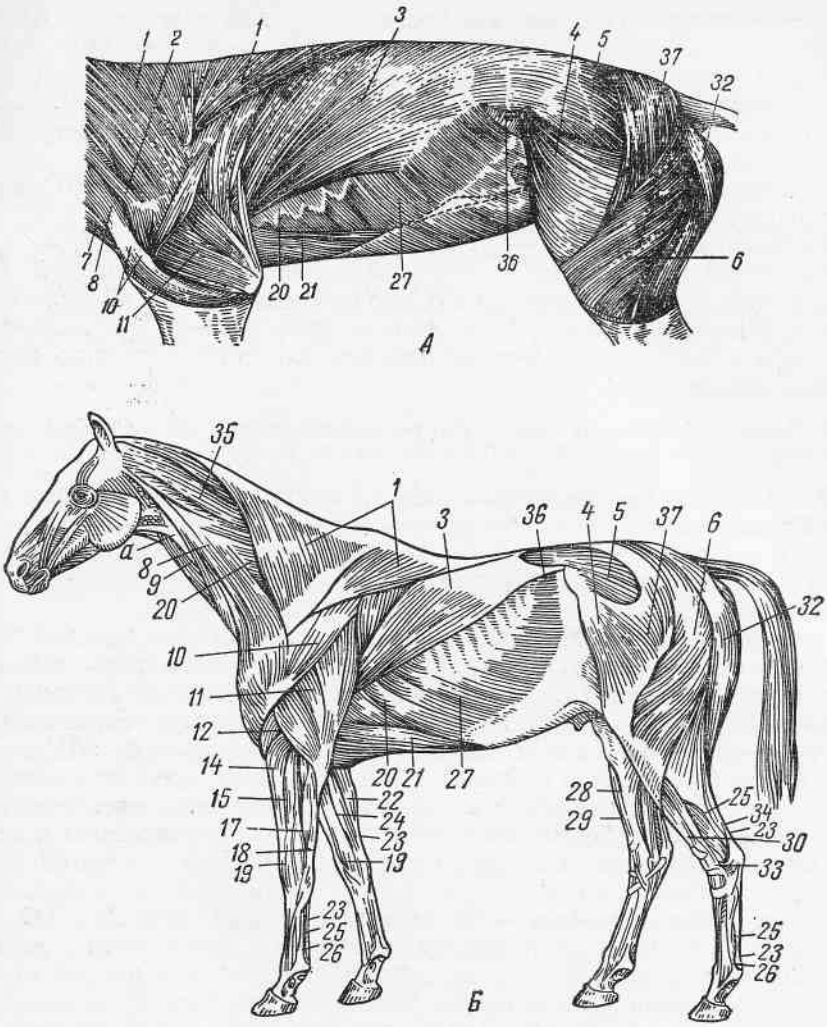


Рис. 147. Поверхностная мускулатура свиньи (*А*) и лошади (*Б*), обозначения те же, что и на рисунке 146.

Грудино-плечеголовная и трапецевидная мышцы вначале, в области головы и шеи, у хищных животных на большем, у парно-копытных животных — на меньшем протяжении сохраняют свою общность (рис. 131, 146). У лошади эти мышцы на всем протяжении разделены (рис. 147—*Б*—*1*).

МЫШЦЫ, СОЕДИНЯЮЩИЕ ГРУДНУЮ КОНЕЧНОСТЬ С ОСЕВОЙ ЧАСТЬЮ ТЕЛА

Мышцы, соединяющие плечевой пояс с головой, шеей и туловищем. Непосредственно под кожей расположена широкая пластинчатая подкожная мышца, в различных участках тела развитая неодинаково (рис. 133). Под этой мышцей в области шеи и холки лежат мышцы, сое-

диняющие грудную конечность с туловищем и действующие на плечевой пояс, плечо, голову, шею и грудной отдел туловища (рис. 146). Данная мускулатура состоит из мышц двух групп: 1) мышц, связывающих плечевой пояс с туловищем, и 2) мышц, связывающих плечо с туловищем. Все эти мышцы основной массой располагаются на шее и грудном отделе туловища, и только окончания их заходят на конечности.

К первой группе относят мышцы: трапецевидную, плечеатлантную, ромбовидную и зубчатую вентральную.

Трапецевидная мышца — m. trapézius (рис. 146—*1*, 147) — располагается более поверхностно и состоит из шейной и спинной частей.

Шейная часть мышцы в основном лежит в области шеи. Начинается она у *рогатого скота* (*А*) и *лошади* (рис. 147—*Б*) от столбиковой части выйной связки на уровне от первого-второго шейного и до третьего грудного позвонка.

У *свиньи* (рис. 147—*А*) начало мышцы простирается от затылочной кости, а у *собаки* на уровне от третьего позвонка до первых грудных позвонков.

Оканчивается шейная часть мышцы на краниальном крае ости лопатки по всей длине ости.

Спинная часть мышцы начинается от надостистой связки на уровне от третьего до десятого (одиннадцатого у лошади) грудного позвонка, а оканчивается на заднем крае верхней трети ости лопатки.

При сокращении шейной части мышцы суставной угол лопатки подается вперед, при сокращении спинной части спинной угол движется назад, а суставной — вперед. При совместном действии обеих частей мышцы лопатка приподнимается вверх, суставной угол ее движется вперед и в сторону, а спинной — назад. Вместе с другими эта мышца обеспечивает отрыв грудной конечности от почвы и более свободное вынесение ее вперед. При фиксированной конечности мышца слегка тянет шею в свою сторону, а при одновременном действии мышц обеих сторон у рогатого скота и свиньи туловище слегка (у собаки значительнее) опускается между лопатками, чего у лошади не бывает.

Плечеатлантная мышца — m. omotransversárius (рис. 146, 147—*2*)— начинается на крыле первого шейного позвонка. Оканчивается у *рогатого скота* и *свиньи* на фасции у дистального конца ости лопатки, у *собаки* — на акромионе; у *лошади* она отсутствует. Мышца является синергистом шейной части трапецевидной мышцы. Действуя с шеи, она тянет суставной угол лопатки вперед, помогая вынесению конечности вперед. Действуя с конечности, вращает голову в свою сторону.

Ромбовидная мышца —m. rhomboideus (рис. 145—*3*, *4*) — располагается под трапецевидной мышцей и делится на шейную и спинную части. У *рогатого скота* шейная часть начинается со столбиковой части выйной связки на уровне от второго шейного до второго-третьего грудного позвонков и оканчивается на медиальной стороне надлопаточного хряща. Спинная часть начинается от надостистой связки на протяжении от третьего до седьмого-восьмого грудных позвонков, оканчивается на медиальной поверхности надлопаточного хряща. Действуя с туловища, мышца приподнимает лопатку вверх и, отводя суставной ее угол в латеральную сторону, тянет шейный угол лопатки вперед, отчего нижний ее конец движется назад.

При фиксированной конечности мышца тянет шею в свою сторону. При одновременном действии ромбовидной мышцы обеих сторон она, как и трапецевидная, опускает туловище между лопатками.

У *свиньи* и *собаки* ромбовидная мышца имеет еще третью часть — ромбовидную мышцу головы. Начало ее простирается от затылочной кости до шестого грудного позвонка. Она принимает участие в движении головы.

У *лошади* в ромбовидной мышце две части — шейная и спинная, простирается до восьмого-девятого грудного позвонка. Опускания туловища между конечностями у лошади она не производит, так как этому препятствует значительная статичность зубчатой вентральной мышцы.

Зубчатая вентральная мышца — m. serratus ventralis (рис. 149—*А—6, 9*) — состоит из двух частей: шейной и грудной. Шейная часть (*б*) у *рогатого скота* начинается отдельными зубцами от поперечнореберных отростков 4—5 последних шейных позвонков. Оканчивается на зубчатой поверхности лопатки. Грудная часть начинается отдельными зубцами от первых 6—7 ребер, оканчивается на каудальной части зубчатой поверхности лопатки (рис. 146, 147—*20*).

У *свиньи* мышца начинается от всех шейных позвонков и первых восьми ребер. Оканчивается, как у рогатого скота (рис. 149—*9*).

У *лошади* шейная часть мышцы начинается от поперечнореберных отростков последних 3—4 шейных позвонков, а грудная часть — от последних 8—9 ребер. Оканчиваются обе части на зубчатой поверхности лопатки. Для некоторых лошадей характерен статический тип строения зубчатой вентральной мышцы (особенно у третьего-четвертого зубцов грудной части); эта мышца является у них мощным держателем туловища между конечностями и препятствует опусканию туловища.

У *собаки* мышца начинается на последних пяти шейных позвонках и первых восьми ребрах, оканчивается на зубчатой поверхности лопатки.

Зубчатая вентральная мышца у копытных — основной держатель туловища между конечностями. У всех копытных она имеет сильно выраженный стато-динамический тип строения.

Мышцы, соединяющие плечо с головой, шеей и туловищем. К этой группе мышц относят грудино-плечеголовную, широчайшую спины и грудные мышцы.

Грудино-плечеголовная мышца — m. stérno-bráchiocephálicus — состоит из двух не полностью разделенных мышц — грудиноголовной и плечеголовной.

Грудиноголовная мышца — m. stérno-cephálicus (рис. 146, 147 — *9*) — начинается на грудной кости, оканчивается у *рогатого скота* на нижнечелюстной и височной костях. При сокращении тянет нижнюю челюсть вниз, обеспечивая открывание рта и легкое повертывание головы в свою сторону.

У *свиньи* она начинается на грудной кости, а оканчивается на височной, у *собаки* — на височной и затылочной костях, а у *лошади* — на нижнечелюстной кости.

Плечеголовная мышца — m. bráchio-cephálicus (рис. 146, 147 — *8*) — начинается у рогатого скота от затылочной, височной и нижнечелюстной костей и выйной связки.

У *свиньи* она идет от затылочной и височной костей; у *лошади*, кроме того, и от поперечнореберных отростков средних шейных позвонков; у *собаки* — от височной и затылочной костей и от выйной связки в области двух-трех первых шейных позвонков.

У всех животных мышца оканчивается на гребне плечевой кости под дельтовидной шероховатостью. В фазу перенесения конечности она разгибает плечевой сустав. Является основной мышцей, выносящей грудную конечность вперед. При действии мышцы с конечности голова и шея поворачиваются в ее сторону. При одновременном действии с конечности плечеголовных мышц обеих сторон шея и голова опускаются вниз.

Между грудиноголовной и плечеголовной мышцами имеется пространство — *яремный желоб*, в котором располагается яремная вена (*а*).

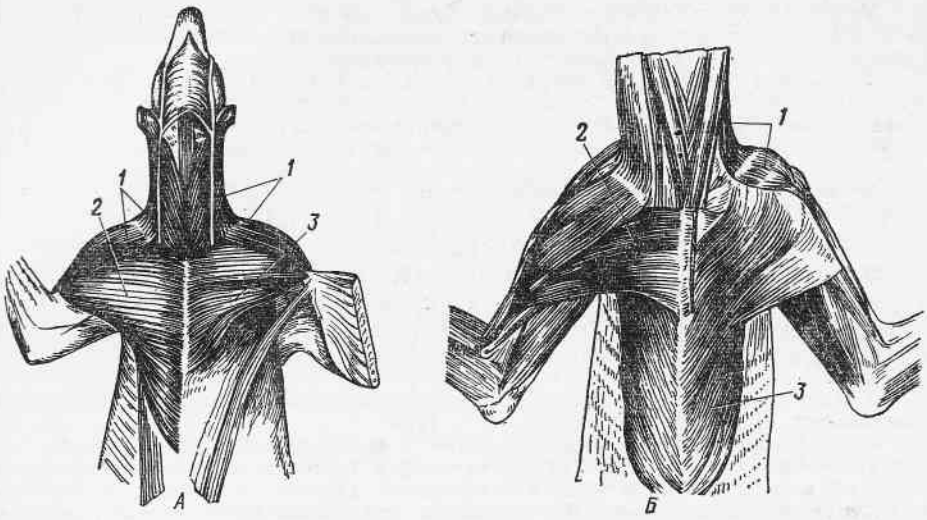


Рис. 148. Грудные мышцы медведя (*А*), собаки (*Б*), лошади (*В*) с вентральной стороны:

1 — плечеголовная м.; *2* — плечевая часть поверхностной грудной м.; *3* — плечевая часть глубокой грудной м.; *4* — предплечная часть поверхностной грудной м.; *5* — предлопаточная часть глубокой грудной м.

Широчайшая мышца спины — m. latissimus dórsi (рис. 146, 147 — *3*) — прикрыта подкожной мышцей. Начинается на протяжении от третьего грудного до последнего поясничного позвонка, сливаясь своим началом с пояснично-спинной фасцией. У рогатого скота, свиньи и собаки она, кроме того, начинается отдельными зубцами от двух-трех последних ребер. Оканчивается мышца у всех животных на круглой шероховатости плечевой кости. По функции она является антагонистом плечеголовной мышцы. Действуя с туловища в фазу перенесения конечности, сгибает плечевой сустав, оттягивая нижний конец плеча назад. Действуя с плеча в фазу опирания конечности о почву, она разгибает плечевой сустав.

Грудные мышцы — m.m. pectoráles (рис. 148) — у всех животных состоят из поверхностной грудной и глубокой грудной мышцы, которые расположены в виде двух пластов.

Поверхностная грудная мышца — m. pectorális superficiális, в свою очередь, имеет две части — плечевую, называемую также ключичной, и предплечную, или грудино-реберную. Плечевая часть начинается от рукоятки грудной кости и оканчивается на гребне плечевой кости под дельтовидной шероховатостью (*2*). Медиальным краем эта часть мышцы граничит с медиальным краем той же мышцы другой стороны. У лошади на месте их соприкосновения ясно выделяется *средняя грудная борозда*. Латеральным краем плечевая часть мышцы каждой стороны граничит с окончанием плечеголовной мышцы. У лошади и рогатого скота на этой границе

образуются два углубления — *боковые грудные борозды*. Предплечная часть начинается от передней половины грудной кости и оканчивается в основном на поверхностной фасции предплечья, а также на глубокой фасции плеча (А. В. Марышев).

Поверхностная грудная мышца участвует в приведении конечности, вынесении плеча вперед, разгибании плечевого, а у лошади и локтевого сустава.

Глубокая грудная мышца — m. pectorális profúndus (рис. 146, 147 — *27*) — у свиньи и лошади состоит из двух частей: плечевой и предлопаточной (рис. 148—*3*, *5*), а у рогатого скота и собаки имеет только плечевую часть. Плечевая часть начинается на нижней стенке живота — от желтой брюшной фасции и от задней половины грудной кости, оканчивается на медиальном и латеральном буграх плечевой кости. Предлопаточная часть наиболее выражена у лошади. У *свиньи* она начинается от двух первых, а у *лошади* — от четырех первых реберных хрящей, а затем поднимается вверх, огибая плечевой сустав; оканчивается впереди лопатки, вплетаясь в фасцию предостной мышцы.

Основная функция глубокой грудной мышцы — сгибание плечевого сустава в фазу перенесения конечности и разгибание вместе с широчайшей мышцей спины плечевого сустава в фазу опирания конечности о почву.

МЫШЦЫ СТВОЛА ТЕЛА (ШЕИ, ТУЛОВИЩА И ХВОСТА)

Мышцы ствола тела состоят из мышц трех групп. Мышцы одной группы располагаются в области позвоночного столба, другой — в области грудной клетки, мышцы третьей группы образуют стенки брюшной полости.

Мышцы позвоночного столба

Мышцы позвоночного столба состоят из ряда отдельных коротких и длинных мышц, местами сросшихся друг с другом, формирующих дорсальную и вентральную мускулатуру позвоночного столба и действующих на него. Кроме того, сюда входит короткая мускулатура, действующая с позвоночного столба на голову и хвост (рис. 149, 150).

Дорсальная мускулатура позвоночного столба располагается сверху над позвонками, вентральная — под телами позвонков. Одновременно двухстороннее сокращение всей дорсальной мускулатуры при фиксированных конечностях обеспечивает разгибание позвоночного столба. Сокращение ее при опущенной голове и фиксированных грудных конечностях способствует перенесению центра тяжести вперед, облегчению и приподниманию задней части тела животного и быстрому перемещению тазовых конечностей вперед (при движении) или, наоборот, назад (при лягании). Сокращение дорсальных мышц позвоночного столба при фиксированных тазовых конечностях приводит к перемещению центра тяжести тела назад, облегчению и приподниманию передней части тела животного, вынесению грудных конечностей вперед (при движении), обеспечивает постановку на дыбы и поднимание лежащего животного. Во всех этих случаях работа дорсальных мышц тесно связана с работой мышц конечностей. Одновременное двухстороннее сокращение вентральной мускулатуры ведет к сгибанию позвоночного столба. Одновременное сокращение дорсальной и вентральной мускулатуры одной стороны обеспечивает поворот позвоночного столба в сторону сократившихся мышц или его вращение.

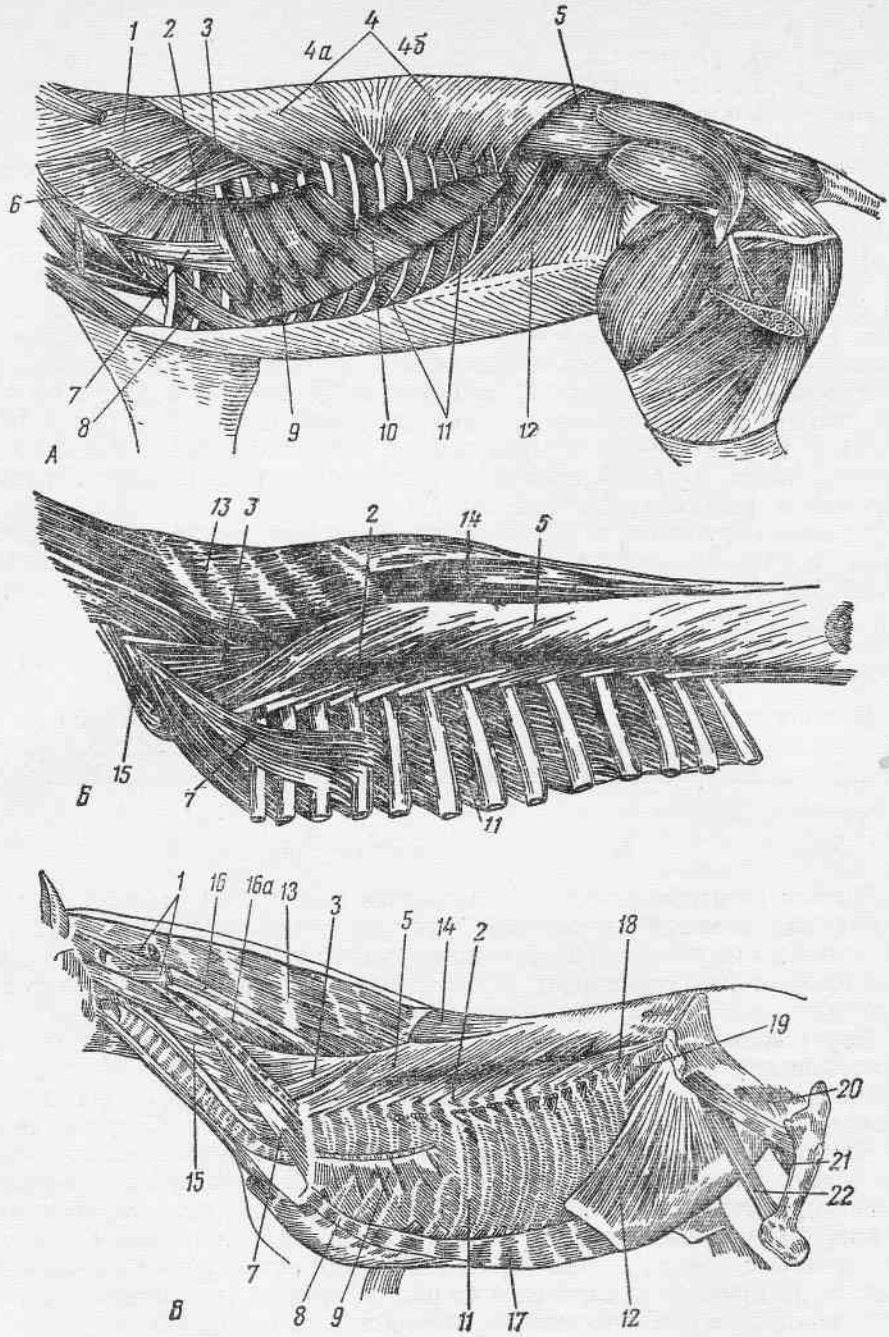


Рис. 149. Глубокая мускулатура туловища:

А — свиньи (после снятия конечности); *Б* — рогатого скота и *В* — лошади (после снятия грудной конечности и зубчатых мышц); *1* — пластыревидная; *2* — подвздошно-реберная; *3* — длиннейшая шеи; *4* — дорсальный зубчатый вдыхатель (*4а*) и выдыхатель (*4б*); *5* — длиннейшая спины; *6* — зубчатая вентральная — шейная часть; *7* — лестничная; *8* — прямая грудная; *9* — зубчатая вентральная — грудная часть; *10* — косая брюшная наружная; *11* — наружные межреберные; *12* — косая брюшная внутренняя; *13* — полуостистая головы; *14* — остистая и полуостистая спины и шеи; *15* — длинная шейноголовная; *16* — длиннейшая головы; *16а* — длиннейшая атланта; *17* — прямая брюшная; *18* — поясничнo-реберная; *19* — поперечная брюшная; *20* — глубокая ягодичная; *21* — гребешковая; *22* — портняжная.

Дорсальная мускулатура позвоночного столба. К числу наиболее мощных дорсальных мышц относят пластыревидную, длиннейшие спины, шеи и головы, остистую и полуостистую спины и шеи, полуостистую головы и подвздошно-реберную.

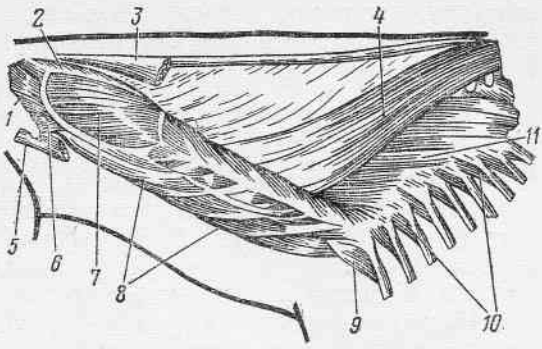


Рис. 150. Глубокие шейные мышцы лошади: *1* — косая краниальная головы; *2* — прямая дорсальная головы; *3* — окончание полуостистой м. головы; *4* — остистая спины и шеи; *5* — длинная головы (обрезана); *6* — прямая латеральная головы; *7* — косая каудальная головы; *8* — длинная шеи; *9* — лестничная; *10* — подниматели ребер; *11* — многораздельная м.

Пластыревидная мышца— m. splénius (рис. 149—*1*) — прикрыта шейной частью трапециевидной и ромбовидной мышц. Начинается в области холки, от наиболее длинных остистых отростков первых трех-четырех грудных позвонков. Оканчивается у *рогатого скота* на затылочной кости и на крыле первого шейного позвонка.

У *свиньи* она оканчивается, кроме того, на сосцевидной части височной кости, у *лошади* — на поперечнореберных отростках средних шейных позвонков (третьего — пятого), у *собаки* — только на затылочной кости.

При одностороннем действии поворачивает шею и голову в сторону сокращающейся мышцы, при одновременном действии мышц обеих сторон разгибает шею и голову.

Длиннейшая мышца — m. longissimus (рис. 149) — располагается от головы до крестца. На этом протяжении он делится на длиннейшую мышцу спины, длиннейшую шеи, длиннейшую головы, а у некоторых животных — и длиннейшую мышцу атланта. Основная масса ее находится в поясничном отделе, откуда по направлению к шее ее мышечные пучки все более и более вытесняются пучками остистой и полуостистой мышцы спины и шеи. В области последних шейных и первых грудных позвонков она дополняется новыми мышечными пучками.

Длиннейшая мышца спины — m. longissimus dórsi — (*5*) начинается от гребня подвздошной кости и от остистых отростков крестцовых, поясничных и последних грудных позвонков. Оканчивается на последнем шейном позвонке, а у *свиньи* доходит до пятого шейного позвонка. Длиннейшая мышца шеи — m. longissimus cérvicis (*3*) — идет от первых пяти—семи грудных позвонков к поперечнореберным отросткам последних четырех-пяти шейных позвонков. Длиннейшая мышца головы — m. longissimus cápitis (*16*) — начинается от первых двух — четырех грудных позвонков, оканчивается на сосцевидной части каменистой кости. Длиннейшая мышца атланта — m. longissimus atlántis (*16а*) — в большинстве случаев начинается вместе с длиннейшей мышцей головы, а оканчивается отдельным зубцом на крыле атланта.

В целом длиннейшая мышца обеспечивает разгибание головы, шеи и поясницы.

Остистая и полуостистая мышцы спины и шеи — m. spinális et semispinális dórsi et cérvicis (*14*). У *рогатого скота* основная масса расположена в области холки. Начинается в области поясницы и последних грудных позвонков, вплетаясь в массивное начало длиннейшей мышцы спины, с зад-

него конца холки постепенно обособляется, увеличивается в объеме и оканчивается на шее. Основное действие — разгибание позвоночного столба.

У свиньи и *лошади* данная мышца располагается так же, как у рогатого скота, но является менее сложной и называется остистой мышцей спины и шеи — m. spinalis dorsi et cervicis. *У собаки* эта мышца сложная, как и у рогатого скота.

Полуостистая мышца головы — m. semispinális cápitis (*13*) — *у рогатого скота* и *лошади* начинается в области холки, от фасции и поперечных отростков первых пяти — восьми грудных и последних шейных позвонков; оканчивается на чешуе затылочной кости, рядом с выйной связкой. У *свиньи* и *собаки* имеет две части. Она разгибает шею и голову.

Подвздошно-реберная мышца — m. iliocostális (*2*) — начинается в области крупа от подвздошной кости и в области поясницы — от поперечнореберных отростков трех первых поясничных позвонков. Оканчивается длинными пучками на впереди лежащих ребрах и на поперечнореберных отростках последних шейных позвонков.

Короткие дорсальные мышцы позвоночного столба. В области шеи, спины и поясницы имеется еще ряд коротких сегментированных дорсальных мышц позвоночного столба. Расположены они между остистыми отростками, поперечнореберными отростками шейных и поясничных позвонков, поперечными отростками одних позвонков и остистыми отростками других позвонков (рис. 150). Эти мышцы также принимают участие в разгибании позвоночного столба, отклонении шеи и поясницы в сторону действующих мышц, разгибании и вращении позвоночного столба.

Вентральная мускулатура позвоночного столба располагается под телами позвонков: это длинная мышца шеи и длинная мышца головы (в области шеи), а также квадратная и малая поясничные мышцы (в области поясницы). Все они — сгибатели позвоночного столба.

Длинная мышца шеи — m. lóngus cólli (рис. 150 —*8*) — начинается сегментированными зубцами на телах пяти-шести первых грудных позвонков и на поперечнореберных отростках последних шейных позвонков. Первые зубцы ее расположены кранио-латерально и оканчиваются на поперечнореберных отростках последних шейных позвонков; последние расположены кранио-медиально и оканчиваются на вентральных гребнях тел шейных позвонков, доходя до вентрального бугра первого шейного позвонка.

Длинная мышца головы — m. lóngus cápitis (*5*) — начинается от поперечнореберных отростков средних шейных позвонков и оканчивается на мускульном бугре основания черепа.

Квадратная поясничная мышца — m. quadrátus lumbórum — лежит на вентральной поверхности поперечнореберных отростков поясничных позвонков, прикрыта большой поясничной мышцей (рис. 151). Начинается она от последних ребер и от поперечнореберных отростков поясничных позвонков и оканчивается на последующих поперечнореберных отростках поясничных позвонков и на вентральной поверхности крыльев крестцовой кости.

Малая поясничная мышца — m. psóas minor — начинается от тел последних грудных и первых поясничных позвонков, оканчивается на поясничном бугорке подвздошной кости. Основная функция — подтягивание таза и сгибание поясницы, что наблюдается особенно хорошо у коров во время мочеиспускания.

Короткие мышцы, действующие с позвоночного столба на голову. В области соединения головы с шеей расположены короткие, но сильные мышцы, обеспечивающие разгибание и сгибание головы (кивательные движения), отклонение ее вправо или влево и, наконец, вращательные движе-

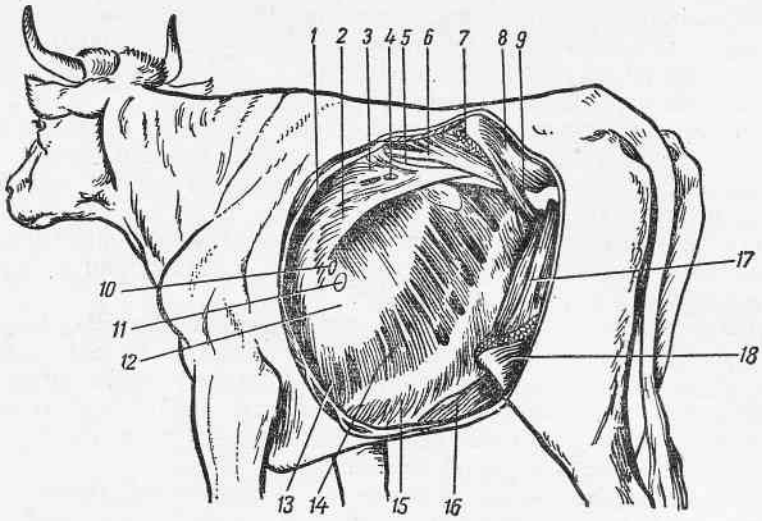


Рис. 151. Диафрагма и лежащие около нее мышцы у крупного рогатого скота (вид со стороны брюшной полости, левая брюшная стенка открыта):

1 — тринадцатое ребро; *2* — левая медиальная и *3* — левая латеральная ножки диафрагмы; *4* — отверстие аорты; *5* — малая поясничная м.; *6* — большая поясничная; *7* — внутренняя косая брюшная; *8* — средняя ягодичная; *9* — латеральная головка подвздошной м.; *10* — пищеводное отверстие; *11* — отверстие каудальной (задней) полой вены; *12* — сухожильный центр диафрагмы; *13* — грудинная часть диафрагмы; *14* — реберная часть диафрагмы; *15* — поперечная брюшная м.; *16* — прямая брюшная; *17* — промежуточная головка четырехглавой м. бедра; *18* — латеральная головка четырехглавой м. бедра (обрезана).

шия ее, способствующие лучшей ориентации животного в окружающей среде и захватыванию корма.

К коротким разгибателям головы относят две мышцы: *прямую дорсальную* (рис. 150—*2*) и *косую краниальную* (*1*) *головы*. Им помогают пластыревидная, длиннейшая и полуостистая мышцы головы. К коротким сгибателям головы относят *прямую вентральную мышцу головы*, которой помогает длинная мышца головы. К мышцам, отклоняющим голову вправо или влево, относят *прямую латеральную головы* (*6*). Ей в ее функции помогают прямая дорсальная и косая краниальная мышцы головы при одностороннем и одновременном их действии. Вращателем головы является *косая каудальная мышца головы* (*7*), которая начинается на гребне второго шейного позвонка и оканчивается на крыле первого шейного позвонка.

Мышцы хвоста

К мышцам, обеспечивающим разнообразные движения хвоста, относятся короткий и длинный подниматели хвоста, короткий и длинный опускатели хвоста, хвостовая мышца. Подниматели и опускатели хвоста, сокращаясь одновременно на правой или левой стороне, отводят хвост в сторону действующих в этот момент мышц, а сокращаясь поочередно, вращают хвост.

Мышцы грудной клетки

Мышцы грудной клетки, входя в состав ее боковых стенок, при сокращении или вызывают увеличение грудной полости, обеспечивая вдох — инспирацию, или, наоборот, уменьшение грудной полости, что ведет к выдоху — экспирации.

Пучки мышц-инспираторов расположены каудо-вентрально и, прикрепляясь к передним краям сзади лежащих ребер, тянут их вперед и в сторону, что увеличивает грудную полость в ширину и глубину и создает условия для расширения легких, всасывания в них воздуха.

Пучки мышц-экспираторов расположены, наоборот, кранио-вентрально и оканчиваются на каудальных краях впереди лежащих ребер. Сокращаясь, они тянут ребра назад, сдавливают грудную клетку, обеспечивая выталкивание воздуха из сдавливаемых легких.

К ***мышцам-инспираторам*** относят зубчатый дорсальный вдыхатель, лестничные мышцы, прямую грудную мышцу, подниматели ребер, межреберные наружные мышцы, диафрагму.

Зубчатый дорсальный вдыхатель — m. serrátus dorsális inspiratórius (рис. 149—*А—4а*) — лежит в области холки под мышцами, соединяющими грудную конечность с туловищем. Прикрывает дорсальную мускулатуру позвоночного столба. Начинается от остистых отростков грудных позвонков области холки и оканчивается на переднем крае ребер, расположенных в средней трети грудной клетки.

Лестничная мышца — m. scalénus (*7*) — у рогатого скота двойная. Начинается на поперечнореберных отростках четырех последних шейных позвонков, оканчивается в мускульном желобе первых четырех-пяти ребер.

У *свиньи* и *собаки* лестничные мышцы две. Начинаются они: у свиньи — на первом и третьем ребрах, у собаки — на первом, третьем и восьмом (девятом) ребрах. У *лошади* мышца одна, и начинается она только на первом ребре.

Прямая грудная мышца — m. réctus thorácis (*8*) — начинается на первом ребре, оканчивается на втором, третьем, четвертом реберных хрящах, переходя на начало прямой брюшной мышцы.

Подниматели ребер — m.m. levatóres costárum (рис. 150 — *10*) — лежат под длиннейшей и подвздошно-реберной мышцами. Начинаются они от сосцевидных отростков грудных позвонков, оканчиваются на вертебральных концах позади лежащих ребер. Более развитые из них располагаются в средней, очень подвижной части грудной клетки, а первый и последний — рудименты.

Межреберные наружные мышцы — m.m. intercostáles extérni (рис. 149—*11*) — расположены между соседними ребрами, закрепляясь на них и образуя мягкую стенку грудной клетки. Это прямые продолжатели поднимателей ребер на нижележащих частях боковых стенок грудной клетки. В функции данных мышц особое значение имеет действие лестничной мышцы (*7*), фиксирующей первые ребра.

Диафрагма — diaphrágma — или грудобрюшная преграда, пластинчатая мышца куполообразной формы. Лежит на границе грудной и брюшной полостей, разделяя их (рис. 151). Имеет выпуклый *сухожильный центр* (*12*) и *мышечную* (периферическую) *часть*, которая по месту прикрепления мышечных пучков к скелету делится на поясничную, реберную и грудинную части. Поясничная часть диафрагмы начинается двумя ножками под телами поясничных позвонков. Правая ножка более длинная, чем левая. Ножки диафрагмы, отходя от тел позвонков, несколько расходятся и образуют *отверстие аорты* (*4*), через которое аорта проходит из грудной полости в брюшную. Реберная часть (*14*) начинается на ребрах, а грудинная часть (*13*) — от мечевидного хряща грудины.

Все мышечные пучки диафрагмы вплетаются в сухожильный центр, в котором на границе с поясничной частью имеется второе отверстие — *пищеводное* (*10*). Через него пищевод из грудной полости переходит в брюшную.

На середине сухожильного центра, несколько ниже и правее от пищеводного отверстия, находится третье отверстие в диафрагме — *отверстие каудальной полой вены* (*11*). Через него из брюшной полости в грудную полость проходит каудальная полая вена.

При сокращении диафрагма уплощается в периферической части, что увеличивает грудную полость в длину. Остальные мускулы-инспираторы, сокращаясь, увеличивают грудную полость в глубину и в ширину. Диафрагма, кроме того, обладает прессорным действием для аорты (И. А. Спирюхов и В. Я. Суетин), а сокращаясь вместе с брюшными мышцами, обеспечивает дефекацию, мочеиспускание и роды.

К ***мышцам-экспираторам*** относят зубчатый дорсальный выдыхатель, межреберные внутренние мышцы, пояснично-реберную и поперечную грудную мышцу.

Зубчатый дорсальный выдыхатель — m. serrátus dorsális expiratorius (рис. 149—*А—4б*) — расположен над мускулатурой позвоночного столба каудальнее зубчатого дорсального вдыхателя, прямым продолжением которого он является. Однако направление мышечных пучков у него иное, чем у зубчатого дорсального вдыхателя, то есть кранио-вентральное. Начинается он от остистых отростков последних грудных и от поясничных позвонков, оканчивается на каудальных краях ребер задней трети грудной клетки.

Межреберные внутренние мышцы — m.m. intercostáles intérni — лежат под межреберными наружными мышцами и имеют обратное с ними, кранио-вентральное, направление мышечных пучков (рис. 145—*10*).

Пояснично-реберная мышца — m. lumbocostális (рис. 149—*18*) — начинается от поперечнореберных отростков первых поясничных позвонков, оканчивается на последнем ребре. Является продолжением с позвоночного столба на грудную клетку межреберных внутренних мышц, оттягивает и фиксирует последнее ребро.

Поперечная грудная мышца — m. transvérsus thorácis (рис. 90 — 6) — расположена поперек дна грудной полости. Начинается от внутренней поверхности грудины или от специальной внутренней грудинной связки, оканчивается на проксимальных концах реберных хрящей.

Мышцам-экспираторам в большой мере помогают мышцы брюшных стенок.

Мышцы брюшных стенок

Стенки брюшной полости в основном образованы мышцами. Мышцы боковых брюшных стенок расположены в три слоя, а нижней стенки — даже в четыре.

Мышечные пучки всех этих слоев перекрещиваются почти под прямыми углами, образуя очень крепкую сетку, обеспечивающую удерживание тяжелых внутренностей, особенно у травоядных животных (рис. 146; 147—*27, 36*; 149—*12, 17, 19*). Брюшные мышцы подкрепляются глубокой грудобрюшной фасцией, которая у травоядных животных содержит большое количество эластичных волокон, отчего принимает желтый оттенок и называется *желтой брюшной фасцией*.

Последняя не только хорошо укрепляет стенки брюшной полости, но благодаря эластичности позволяет им легко растягиваться при заполнении кишечника объемистыми кормами и принимать прежний объем при освобождении кишечника.

Брюшные мышцы принимают большое участие в акте выдоха и имеют ряд других функций (см. ниже).

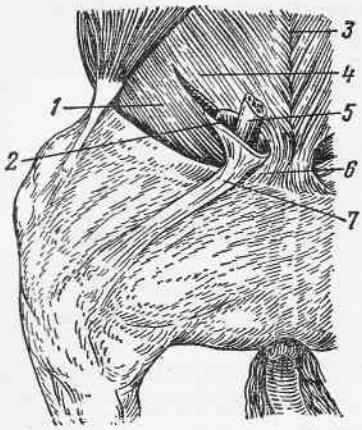


Рис. 152. Подкожное (наружное) кольцо пахового канала:

1 — тазовая пластинка наружной косой брюшной м.; *2* — подкожное (наружное) кольцо пахового канала; *3* — белая линия живота; *4* — брюшная пластинка наружной косой брюшной м.; *5* — семенной канатик (обрезан); *6* — часть сухожилия прямой брюшной м., направляющаяся к головке бедренной кости (так называемая добавочная связка); *7* — бедренная сухожильная пластинка косой брюшной наружной м.

К мышцам брюшной стенки относят косую брюшную наружную, косую брюшную внутреннюю, прямую брюшную, поперечную брюшную мышцы.

Косая брюшная наружная мышца — obliquus abdóminis extérnus (рис. 146, 147—*27*) — начинается зубцами от стернальных концов почти всех реберных костей, кроме первых трех-четырех. В нижней части брюшной стенки она переходит в широкое пластинчатое сухожилие, разделяющееся на три части: брюшную, тазовую и бедренную. *Брюшные пластинки* (рис. 152—*4*) обеих сторон срастаются на середине живота. *Тазовая пластинка* (*1*) оканчивается на подвздошной и лонной костях. В области маклока от нее отщепляется сухожильный тяж — *паховая связка*, оканчивающаяся на лонном бугорке. *Бедренная пластинка* вплетается в фасцию на медиальной стороне бедра (*7*). На месте расхождения брюшной и тазовой пластинок находится наружное отверстие пахового канала — *подкожное паховое кольцо*.

Косая брюшная внутренняя мышца — m. obliquus abdominis intérnus (рис. 149—*12*) — начинается от маклока. Веерообразно расширяясь и переходя в пластинчатое сухожилие, она доходит до ребер и середины живота, где и оканчивается. Мышечные пучки ее перекрещиваются почти под прямым углом с пучками косой брюшной наружной мышцы. Дорсокраниальный край этой мышцы образует нижнюю границу *голодной ямки*. Каудальный край ее расположен параллельно паховой связке, образуя между ними щель — брюшное отверстие пахового канала (*внутреннее* или *брюшное паховое кольцо*).

Прямая брюшная мышца — m. réctus abdóminis (рис. 145—*21*, рис. 149—*17*) — начинается от стернальных концов реберных хрящей средней трети грудной клетки и от грудной кости, оканчивается на лонном гребне. У лошади от каудального ее конца отделяется сухожильный тяж — *добавочная связка*, которая через впадинную вырезку костей таза входит в полость тазобедренного сустава и срастается там с его круглой связкой. У разных животных мышца имеет различное количество поперечных сухожильных прослоек, свидетельствующих о ее сегментации у далеких их предков. У *рогатого скота* чаще отмечают пять таких перемычек. Близ второй перемычки в каждой прямой брюшной мышце различают различной величины отверстие, называемое *молочным колодцем* (рис. 274—*13*). Через это отверстие молочная вена переходит во внутреннюю грудную вену.

Поперечная брюшная мышца — m. transvérsus abdóminis (рис. 149 — *19*) — начинается от поперечнореберных отростков поясничных позвонков, переходит затем в пластинчатое сухожилие, срастающееся с сухожилием другой стороны на середине живота. Со стороны брюшной полости мышца покрыта поперечной брюшной фасцией, к медиальной поверхности которой прилегает серозная оболочка брюшной полости — *брюшина* — peritoneum.

Сухожильные окончания брюшных мышц, срастаясь продольно на середине живота, формируют *белую линию живота* (рис. 152—*3*). Все четыре мышцы брюшной стенки образуют *брюшной пресс*. Сокращаясь, брюшные мышцы давят на внутренности. Если при этом диафрагма находится в расслабленном состоянии, то давление брюшных мышц с внутренностей передается на диафрагму, а через нее — на легкие, вследствие чего грудная полость уменьшается в длину и из легких выталкивается воздух. Косая брюшная наружная мышца при своем сокращении не только давит на внутренности, но одновременно опускает ребра, что также способствует акту выдоха.

Следовательно, брюшные мышцы оказывают активную помощь мышцам-выдыхателям. При сокращении диафрагмы и расслаблении брюшных мышц давление диафрагмы на внутренности передается мышцам брюшной стенки, вследствие чего внутренности перестают давить на легкие, грудная полость увеличивается в длину, и происходит вдох. Одновременное сокращение диафрагмы и брюшных мышц содействует рвоте, дефекации, мочеиспусканию, родам.

Паховой канал и его значение. Брюшные мышцы образуют *паховой канал*, который в виде узкой щели с широким наружным отверстием (подкожное кольцо пахового канала) и более узким внутренним отверстием (брюшное кольцо пахового канала) располагается между наружной и внутренней косыми брюшными мышцами. Через этот канал у самцов в фетальный период развития выходит из брюшной полости семенник и на протяжении всей жизни животного в нем лежит семенной канатик (*5*). Если брюшное кольцо пахового канала широкое, а животное неправильно эксплуатируют, отмечают выпадение внутренностей через паховой канал — паховая грыжа. При широком брюшном паховом кольце возможно выпадение внутренностей во время кастрации животных. Паховой канал у самок обычно рано зарастает.

Значение и особенности строения шеи, холки, спины, поясницы и крупа

В зоотехнической практике в осевой части тела копытных животных выделяют следующие отделы, или стати: голову, шею, холку, спину, поясницу, круп и хвост. Каждый из этих отделов состоит из костей, мышц, кожи и других органов. Костную основу их составляют череп, позвонки соответствующих отделов осевого скелета, а в крупе — кости тазового пояса. Все отделы тела животного имеют различное значение, разную форму, величину и строение. Длина отделов позвоночника показана в таблице 7.

Шея (рис. 78—*18а*) расположена между головой и спинно-грудным отделом туловища. У копытных шея сравнительно длинная. Из сельскохозяйственных животных наиболее длинная шея у быстроаллюрных лошадей. Это связано с их более длинными грудными конечностями. Длина шеи и головы у травоядных животных обычно соответствует длине грудных конечностей, что связано с питанием их подножным кормом. Форма шеи у травоядных овальная, вытянутая в дорсо-вентральном направлении. Мышцы в области шеи располагаются преимущественно над и под телами шейных позвонков, обеспечивая в основном разгибание и сгибание шеи и головы. Такое действие мускулатуры обеспечивает поочередное поднимание и опускание шеи, способствует перемещению центра тяжести тела при передвижении животного. У свиньи, питающейся и животной и растительной пищей, добывающей растительный корм путем разрывания почвы, шея короткая и круглая. Такая же округлая форма шеи и у собаки.

Холка (рис. 75—19) — в анатомии холку называют *межлопаточной областью*— régio interscapulàris. В экстерьере в целях упрощения в состав холки включается и верхний участок области плечевого пояса (лопатки), имеющего, однако, самостоятельное значение. Остистые отростки грудных позвонков, составляющие костную основу холки, в большинстве своем самые длинные. Располагаются они дорсо-каудально, составляя с телом позвонка то более прямой, то более острый угол. Сильное развитие остистых отростков в области холки вызвано прикреплением здесь целого ряда мышц,

идущих к шее и голове и удерживающих на весу эти тяжелые части тела животного. На холке закрепляются также некоторые мышцы, направляющие с поясницы и спины и помогающие удерживать дугу позвоночного столба, выпуклую кверху. Под этой дугой находятся и в значительной степени ею удерживаются внутренности животного.

Но холка имеет, по-видимому, и другое значение. В. Я. Бровар считал ее «органом жесткости», который противодействует толчку, идущему к позвоночному столбу со стороны грудных конечностей. Этот толчок, передаваясь позвоночному столбу через ребра, связанные с грудной частью зубчатой вентральной мышцы, идущей от лопатки, ведет к изгибу позвоночного столба. Расположенные в передней части грудного отдела третий — седьмой зубцы грудной части зубчатой вентральной мышцы отвесно опускаются с лопатки на соответствующие ребра (рис. 140—*9*) и являются по структуре наиболее стато-динамическими, а четвертый и пятый зубцы у многих лошадей — даже статическими.

При движении лошади, особенно быстрыми аллюрами (рысью, галопом), часть позвоночного столба, главным образом в области четвертого и пятого грудных позвонков, где расположена менее эластичная мускулатура, испытывает более сильный толчок со стороны грудной конечности. Если бы этому толчку не было соответствующего противодействия («органа жесткости»), позвоночный столб в этом месте сильно сгибался бы, а грудные позвонки и преимущественно их остистые отростки расходились бы.

ТАБЛИЦА 7

Длина отделов позвоночника (в %) к общей длине скелета шеи и туловища
(по П. П. Преображенскому)

Вид животного	Отдел позвоночника			
	шейный	грудной	поясничный	крестцовый
Кошка	20,94	36,04	36,04	6,98
Собака	24,5	37,0	32,4	6,1
Свинья	16,0	47,4	23,7	12,9
Рогатый скот	24,2	40,0	22,1	13,7
Лошадь	31,5	41,5	16,3	10,7

Длинные остистые отростки, резко выступающие в области холки, соединенные межостистыми мышцами статического типа, сильно развитой надостистой связкой и рядом дорсальных мышц стато-динамического типа, не допускают резких изгибов позвоночного столба, особенно у лошади.

Такое понимание значения холки подтверждается тем, что наиболее высокая холка бывает у скаковых и рысистых лошадей, у которых остистые отростки области холки испытывают в процессе тренинга и эксплуатации наибольшее напряжение. Поэтому, очевидно, остистые отростки четвертого и пятого грудных позвонков наиболее высокие и образуют высшую точку холки, от которой обычно измеряют высоту (рост) животного.

В экстерьере животных различают длину, высоту и ширину холки. Длина холки зависит от количества и длины тел грудных позвонков и толщины межпозвоночных хрящей, входящих в состав холки, а частично и от степени наклона остистых отростков в каудальном направлении. Высота холки зависит от длины и наклона остистых отростков и степени статичности зубчатой вентральной мышцы, не позволяющей у лошади опускать туловище между лопатками. Ширина холки находится в тесной связи с площадью свободных концов остистых отростков, с формой излома вертебрального конца ребер и с массивностью дорсальной мускулатуры позвоночного столба.

Спина — dórsum (рис. 78—*20*) — вместе с поясницей является передатчиком толчка, идущего при движении животного от тазовых конечностей к грудным. Широкая спина тесно связана не только с мощным развитием дорсальной мускулатуры туловища, удерживающей спину от излишнего прогибания и обеспечивающей более свободное перенесение центра тяжести тела животного назад, а и с круторебристостью животного. Последнее свойство зависит от объема грудной клетки. Грудные позвонки, составляющие остов спины, образуют крышу грудной полости. В грудной полости находятся легкие и сердце. Наиболее длинный грудной отдел туловища у лошади и свиньи.

Поясница расположена между спиной и крупом (*21*). Ее краниальной границей считают последнее ребро, а каудальной — начало крестца, которое лежит приблизительно на уровне латерального бугра (маклока) подвздошной кости. Поясница является крышей брюшной полости и удерживает наиболее тяжелые внутренние органы животно-

го. Поэтому она подвержена наибольшему из всех отделов позвоночника провисанию. При ослаблении связочных приспособлений позвонков у старых животных, особенно у лошади, появляются экзостозы в виде шарообразных утолщений вдоль вентральной продольной связки позвонков, что ведет иногда к окостенению межпозвоночных хрящей в области поясницы. Поясница — первый передатчик толчков, идущих при движении животного от тазовых к грудным конечностям. Чем короче и шире поясница, тем лучше развиты связки и мышцы этой области, тем более она будет крепкой, но менее гибкой.

Широкую и сравнительно длинную поясницу *рогатого скота* обеспечивает достаточно развитой костный остов, состоящий из поясничных позвонков с длинными и широкими поперечнореберными отростками. Он образует крышу весьма объемистой брюшной полости животного, поедающего огромные массы растительного корма. Крепость длинной поясницы рогатого скота обеспечивается своеобразной формой суставных отростков, позволяющей каудальным суставным отросткам впереди лежащего позвонка вдвигаться в краниальные суставные отростки другого позвонка. Такое строение отростков поясничных позвонков рогатого скота при наличии крепких связок и сильной мускулатуры в области поясницы не допускает большого прогибания поясницы под влиянием тяжести кишечника.

ТАБЛИЦА 8

Отношение физиологического поперечника к анатомическому поперечнику дорсальной мускулатуры поясничной области
(по П. П. Преображенскому)

Кошка	Собака	Свинья	Крупный рогатый скот	Лошадь
3,03:1	3,25:1	4,31:1	4,09:1	5,3:1

Объем брюшной полости у *всеядных*, особенно у мясоядных, животных меньше, чем у травоядных, поэтому и поперечнореберные отростки поясничных позвонков у них короче и опущены книзу, образуя длинную, но неширокую крышу для брюшной полости округлой формы. Большая длина поясницы свиней является, с одной стороны, результатом того, что свинья — животное всеядное, а с другой стороны, результатом направленного выращивания свиней. Желая получить от них большее количество мяса, люди и стремились удлинить тело животного и тем увеличить его объем и массу.

Короткая, но широкая поясница *лошади* создает крепкую крышу довольно емкой брюшной полости. У наиболее резвых лошадей поясница часто укорочена и в своей основе имеет не шесть, а пять позвонков, из которых два, а иногда и три последних позвонка между собой срастаются. Последний поясничный позвонок в норме никогда не срастается с крестцовой костью. Мускулатура копытных, особенно лошади, в области поясницы является более статичной, а следовательно, и более сильной, что еще больше укрепляет поясницу. О статичности мускулатуры, как сказано выше, судят по отношению физиологического поперечника к анатомическому (табл. 8).

Круп начинается от каудальной границы поясницы и является задней частью тела животного. Крупом у копытных животных называют область, костную основу которой составляет крестцовая кость, кости тазового пояса и первые хвостовые позвонки (рис. 78—*22*, *23*, *31*). Граница его с соседними областями проходит по маклоку, тазобедренному суставу одной стороны, седалищным буграм, тазобедренному суставу и маклоку другой стороны. Все кости, входящие в состав крупа, связываются в единое целое связками и расположенной в данной области мускулатурой, а также кожей. Крупу, как и холке, в зоотехнии придается большое значение. Поэтому при жизни животного измеряют кранио-дорсальную ширину крупа (в маклоках), среднюю ширину его (в тазобедренном суставе), каудо-вентральную его ширину (в седалищных буграх) и косую длину (от маклока до седалищных бугров). Эти измерения дают представление о размерах тазовой полости, о длине и массе располагающихся здесь мышц. Большая или меньшая их величина, в силу определенных соотношений частей организма, в некоторой степени характеризует развитие всего организма.

Крестец, входящий в состав крупа, выполняет функцию, сходную с функцией холки в грудном отделе, то есть является также «органом жесткости». Толчок, идущий от задних конечностей, в первую очередь воспринимается крестцовыми позвонками. Но если в отделе холки толчок со стороны грудных конечностей направлен только на изгиб

позвоночного столба вверх, то толчки, идущие с тазовых конечностей, направлены, кроме того, и на движение его вперед. Поэтому крестцовые позвонки срослись в одну кость. Крестец имеет и другое значение. Чем он длиннее и крепче, тем в более выгодных условиях находится мускулатура, действующая с тазовых конечностей на туловище и обеспечивающая перенос центра тяжести животного назад. Вместе с тем вдоль длинного крестца, а у рогатого скота и лошади, заходя даже в область поясницы, располагаются длинные мышцы. А чем длиннее мышца, тем на большую величину она сокращается, тем больше размах конечностей в тазобедренном суставе.

МЫШЦЫ ГОЛОВЫ

Мускулатура головы делится на лицевую (мимическую) и жевательную. Первая лежит в области лицевого отдела черепа, вторая — частично в той же области, частично в области мозгового отдела черепа.

Лицевые мышцы. **Круговая мышца рта**—m. orbicularis óris (рис. 153—*6*) — составляет основу губ, снаружи покрыта кожей, с которой плотно срастается, изнутри — слизистой оболочкой. Является сфинктером ротового отверстия.

В эту мышцу вплетаются мышцы-дилятаторы (начинаются от костей черепа), которые при сокращении раскрывают ротовое отверстие. К ним относят: специальный подниматель верхней губы (*9*), опускатель нижней губы (*7*), подкожную мышцу губ (*18*), скуловую (*12*), носогубный подниматель (*1*), клыковую мышцу (*8*) (все они лучше развиты у лошади и мелкого рогатого скота, обладающих более подвижными губами).

Щечная мышца — m. buccinátor — (*10*) — составляет основу щек, имеет перистое строение, расположен в два слоя на наружной поверхности верхнечелюстной и нижнечелюстной костей. При сокращении удерживает растираемую пищу на зубах, а при попадании ее в защечное пространство выдавливает ее оттуда.

Жевательные мышцы. **Большая жевательная мышца**— m. masséter (*13*) — начинается от скуловой дуги и скулового гребня (лицевого бугра) верхнечелюстной и скуловой костей, оканчивается на нижнечелюстной кости, в ямке жевательной мышцы. Состоит из двух слоев: латерального и медиального. У травоядных животных, особенно у лошадей, имеет резко выра-

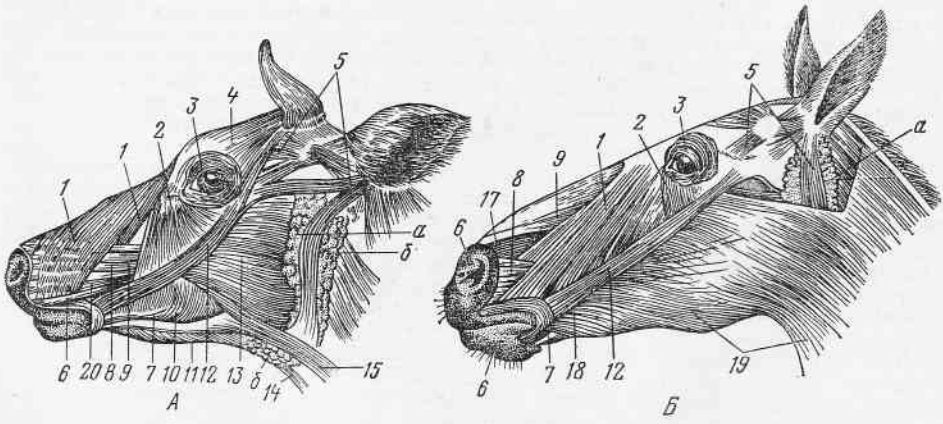


Рис. 153. Мускулатура головы коровы (*А*) и лошади (*Б*):

1 — носогубный подниматель; *2* — опускатель нижнего века; *3* — круговая м.; *4* — лобная м.; *5* — ушные м.; *6* — круговая м. рта; *7* — опускатель нижней губы; *8* — клыковая м.; *9* — специальный подниматель верхней губы; *10* — щечная; *11* — межчелюстная; *12* — скуловая; *13* — большая жевательная; *14* — грудино-подъязычная; *15* — грудино-челюстная; *16* — поперечная м. носа; *17* — расширитель носа (боковая м носа); *18* — подкожная м. губ; *19* — подкожные м. м. головы и шеи; *20* — опускатель верхней губы; *а* — околоушная железа; *б* — подчелюстная железа.

женный стато-динамический тип строения, является очень сильной и массивной. Способствует максимальному раздавливанию и растиранию растительных кормов, смещая сомкнутую нижнюю челюсть в боковые стороны. У жвачных два слоя этой мышцы, поочередно сокращаясь, обеспечивают совместно с другими жевательными мышцами жерновообразные движения нижней челюсти, что наиболее ярко выражено у верблюда.

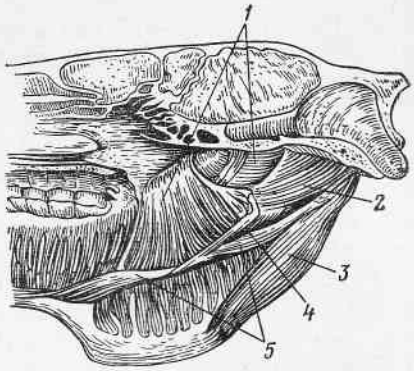


Рис. 154. Мышцы медиальной поверхности головы лошади:
1 — крыловая; *2* — яремно-подъязычная; *3* — яремно-челюстная; *4* — подчелюстная; *5* — двубрюшная.

Крыловая мышца — m. pterygoidéus (рис. 154—*1*) — расположена на медиальной стороне нижней челюсти и состоит из двух слоев: латерального и медиального. Начинается от крыловидной кости, крыловидного отростка клиновидной кости и частично от нёбной кости и оканчивается веерообразно почти по всей поверхности крыловой ямки и ветви нижнечелюстной кости. Действие в основном то же, что и большой жевательной мышцы, с тем различием, что при отведении нижней челюсти в правую сторону одновременно действуют правый массетер и левая крыловая мышца, при отведении в левую, наоборот, — левый массетер и правая крыловая мышца.

Височная мышца — m. temporális — наиболее сильно развита у хищных животных. Начинается от всей поверхности височной ямки и от скулового отростка височной кости, оканчивается на венечном отростке нижней челюсти. Это сильная мышца ярко выраженного стато-динамического типа строения, обеспечивающая смыкание челюстей. Действуя по сегментальной оси, она производит сильные дробящие действия, обеспечивающие хищникам не только разрывание на куски мяса, но и разгрызание костей.

Двубрюшная мышца — m. digástricus (*5*) — у *рогатого скота* начинается от яремного отростка затылочной кости, затем первое брюшко мышцы переходит в сухожилие, от которого, в свою очередь, отходит второе мышечное брюшко, заканчивающееся на медиальной поверхности нижнечелюстной кости, на протяжении от сосудистой вырезки и почти до подбородочного угла.

У *лошади* первое брюшко мышцы состоит из двух частей. Вторая его часть, начинаясь совместно с первой на яремном отростке, оканчивается отдельно на углу нижнечелюстной кости и называется яремночелюстной мышцей (рис. 153—*3*). У *свиньи* и *собаки* двубрюшная мышца имеет одно брюшко.

При сокращении этих мышц нижняя челюсть опускается, рот открывается. В этом им помогает грудиноголовная мышца.

МЫШЦЫ ГРУДНОЙ КОНЕЧНОСТИ

Мышцы, лежащие в области плечевого пояса (лопатки) и действующие на плечо через плечевой сустав

Плечевой сустав относится к типу простых многоосных суставов. Следовательно, на этот сустав действуют мышцы по трем осям, и в нем различают экстензоры и флексоры, абдукторы и аддукторы, супинаторы и прона-

торы. По сегментальной оси в сагиттальной плоскости на плечевой сустав действуют предостная коракоидоплечевая, дельтовидная и круглые малая и большая мышцы.

Экстензоры. **Предостная мышца** — m. supraspinátus (рис. 157—*1*) — начинается от предостной ямки лопатки, оканчивается двумя ветвями на латеральном и медиальном мышечных буграх плечевой кости, огибая плечевой сустав с краниальной стороны. Такое положение мышцы у копытных животных очень благоприятно для прямолинейного разгибания сустава, но ограничивает его движение в других направлениях (рис. 155—*3*). У копытных, а особенно у лошадей, ослов и мулов, пронизана большим количеством сухожильных прослоек, имеет огромное количество коротких косо расположенных мышечных пучков и является очень сильной мышцей стато-динамического типа.

Коракоидоплечевая мышца — m. coracobrachiális (рис. 157—*19*) — начинается от коракоидного отростка лопатки, оканчивается возле круглой шероховатости плечевой кости.

Кроме указанных мышц, в разгибании плечевого сустава принимают участие плечеголовная и грудные мышцы, а в определенных случаях и широчайшая мышца спины.

Флексоры. **Дельтовидная мышца** — m. deltoideus у *рогатого скота, свиньи* и *собаки* (рис. 147—*А—10*; рис. 157—*А—9*) — имеет две части: акромиальную и лопаточную. Первая начинается от акромиона, вторая — от каудального края лопатки и от заостной мышцы. Оканчиваются обе части на дельтовидной шероховатости плечевой кости.

У *лошади* (рис. 147—*10*) есть только лопаточная часть. Начинается она от ости лопатки и от заостной мышцы, с которой плотно срастается своим началом.

Круглая малая мышца — m. téres mínor — начинается от каудального края нижнего конца лопатки, оканчивается на локтевой линии плечевой кости, расположена между заостной (рис. 157—*А—8*) и дельтовидной (*9*) мышцами с одной стороны и треглавой мышцей плеча — с другой стороны (*10*).

Круглая большая мышца — m. téres májor (рис. 157 — *13*) — начинается от каудального верхнего края лопатки, оканчивается на круглой шероховатости плечевой кости.

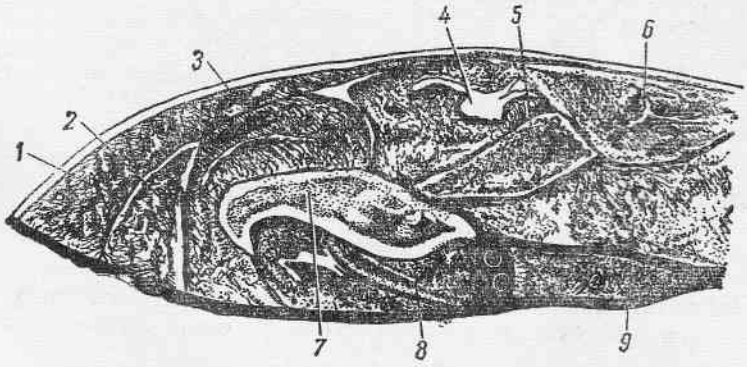


Рис. 155. Поперечный разрез через дистальную треть области плечевого пояса лошади:
1 — плечеголовная м.; 2 — предлопаточная часть грудной глубокой м.; 3 — предостная м.; 4 — заостная м.; 5 — малая круглая м.; 6 — дельтовидная м.; 7 — лопатка; 8 — подлопаточная м.; 9 — длинная головка трехглавой мышцы плеча.

Эти мышцы являются флексорами только при совместном их действии. Их синергистом будет широчайшая мышца спины.

Абдуктор и аддуктор. По сагиттальной оси в сегментальной плоскости действуют в качестве абдуктора (отводящего) заостная мышца, в качестве аддуктора (приводящего) — подлопаточная мышца.

Заостная мышца—m. infraspinátus (рис. 157—*А—8*)—начинается мощным сухожилием на латеральном мышечном бугре плечевой кости. Внутри него находятся сильно выраженные сухожильные прослойки и огромное количество коротких, косо расположенных мышечных пучков (рис. 156).

Подлопаточная мышца — m. subscapularis (рис. 157—*Б—18*) — начинается от подлопаточной ямки лопатки, оканчивается на медиальном мышечном бугре плечевой кости. По внутренней структуре она близка к заостной мышце.

Эти две мышцы у лошади выполняют роль боковых связок в плечевом суставе, резко ограничивая боковые движения плеча.

Супинаторы и пронаторы. Конечности копытных приспособились в результате эволюции к одностороннему маятникообразному движению. У них утрачена разносторонность движения, многоосность плечевого сустава. Хотя мышцы, действующие по вертикальной оси, остались, но у них изменились функция и структура. К супинаторам, действующим по этой оси, относятся дельтовидная и малая круглая мышцы, к пронаторам — большая круглая и широчайшая мышцы спины, которые у копытных сохранили групповое действие — сгибание, утратив изолированное (супинацию и пронацию).

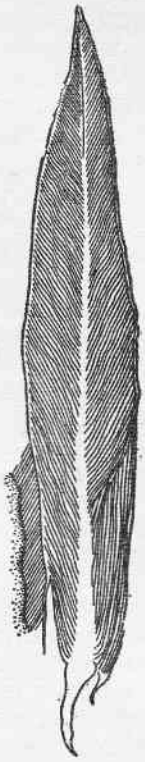


Рис. 156. Продольный разрез заостной мышцы с сухожильным тяжем в ней.

Мышцы, лежащие в области плеча и действующие на предплечье через локтевой сустав

В области плеча расположена основная масса мышц, действующих на предплечье через локтевой сустав. К мышцам, действующим на локтевой сустав, относят трехглавую мышцу плеча, локтевую, напрягатель фасции предплечья, двуглавую плеча и плечевую.

Экстензоры. **Трехглавая мышца плеча** — m. triceps bráchii (рис. 157—*А, Б, Г*) — начинается тремя головками: 1) от каудального края лопатки — длинная головка (*10*); 2) от локтевой линии плечевой кости — латеральная головка (*11*); 3) от нижней половины медиальной стороны плечевой кости — медиальная головка (*15*).

Все три головки срастаются у дистального конца плечевой кости и оканчиваются на локтевом бугре. Это самая массивная мышца свободной грудной конечности.

Локтевая мышца — m. anconéus — сравнительно небольшая. Начинается над локтевой ямкой плечевой кости, оканчивается на локтевом бугре и прикрыта трехглавой мышцей плеча.

Напрягатель фасции преплечья — m. ténsor fásciae antebráchii (Б — *14*) — начинается от каудального края лопатки, оканчивается более ком-

пактной массой на локтевом бугре и широкой пластинчатой частью вплетается в фасцию предплечья.

Флексоры. **Двуглавая мышца плеча** —m. biceps bráchii (*А, Б, Д —2*)— начинается от бугра лопатки, оканчивается на лучевой шероховатости лучевой кости.

У *лошади* мышца пронизана большим количеством сухожильных пучков. В дистальной трети от нее отделяется особый сухожильный тяж, срастающийся с сухожилием лучевого разгибателя запястья. В силу этого создается непрерывное сухожильное образование, идущее от бугра лопатки через плечевой и локтевой суставы к проксимальному концу пястной кости. Таким образом, плечевой, локтевой и запястный суставы оказываются связанными в одно целое сплошным сухожильным тяжем.

Плечевая мышца — m. brachiális (*3*) — начинается под головкой плечевой кости, оканчивается у дистального конца лучевой шероховатости лучевой кости.

У *собаки*, кроме перечисленных мышц, на локтевой сустав действуют два супинатора — плечелучевая мышца и m. supinator, имеющийся и у свиньи, и два пронатора — круглый и квадратный.

Мышцы, лежащие в области предплечья и действующие на лапу через запястный сустав

В области предплечья в основном расположены две группы мышц: 1) действующие на запястье и пясть и 2) более длинные, действующие через запястье и пясть на суставы пальцев.

Мышцы первой группы, расположенные на латеральной поверхности предплечья, это лучевой разгибатель запястья, длинный абдуктор первого пальца и локтевой разгибатель запястья.

На медиальной поверхности конечности лежат лучевой и локтевой сгибатели запястья.

Экстензоры. **Лучевой разгибатель запястья** — m. exténsor cárpi radiális (*4*) — начинается от латерального надмыщелка плечевой кости, оканчивается на пястной шероховатости третьей пястной кости.

У *лошади* к дистальному концу сухожилия лучевого разгибателя запястья подходит специальный сухожильный тяж от сухожилия двуглавой мышцы плеча. Этот тяж хорошо прощупывается у стоящего животного.

Длинный абдуктор первого (большого) пальца — m. abdùctor dìgiti prìmi lóngus (m. abductor póllicis lóngus) (*В, Г—21*) — начинается от латерального края лучевой кости и, направляясь косо через запястный сустав, оканчивается на проксимальном конце второй пястной кости.

У *хищных* животных, а особенно у *приматов*, он имеет иное окончание, его функция соответствует названию. У *копытных* же животных из-за отсутствия разносторонности движения грудной конечности и первого пальца данная мышца, переходя через вершину сустава, изменила свое окончание и стала синергистом лучевого разгибателя запястья.

Флексоры. **Локтевой разгибатель запястья** — m. exténsor càrpi ulnàris (*А, Г—12*) — у *рогатого скота* начинается на латеральном надмыщелке плечевой кости, оканчивается двумя ветвями: более мощной — на добавочной запястной кости, более слабой — на проксимальном конце пятой пястной кости.

У *свиньи* мышца состоит из двух частей, начинающихся от разгибательного надмыщелка плечевой кости. Одна часть имеет статический тип строения и оканчивается на запястной добавочной и пятой пястной костях. Ее некоторые авторы относят к глу-

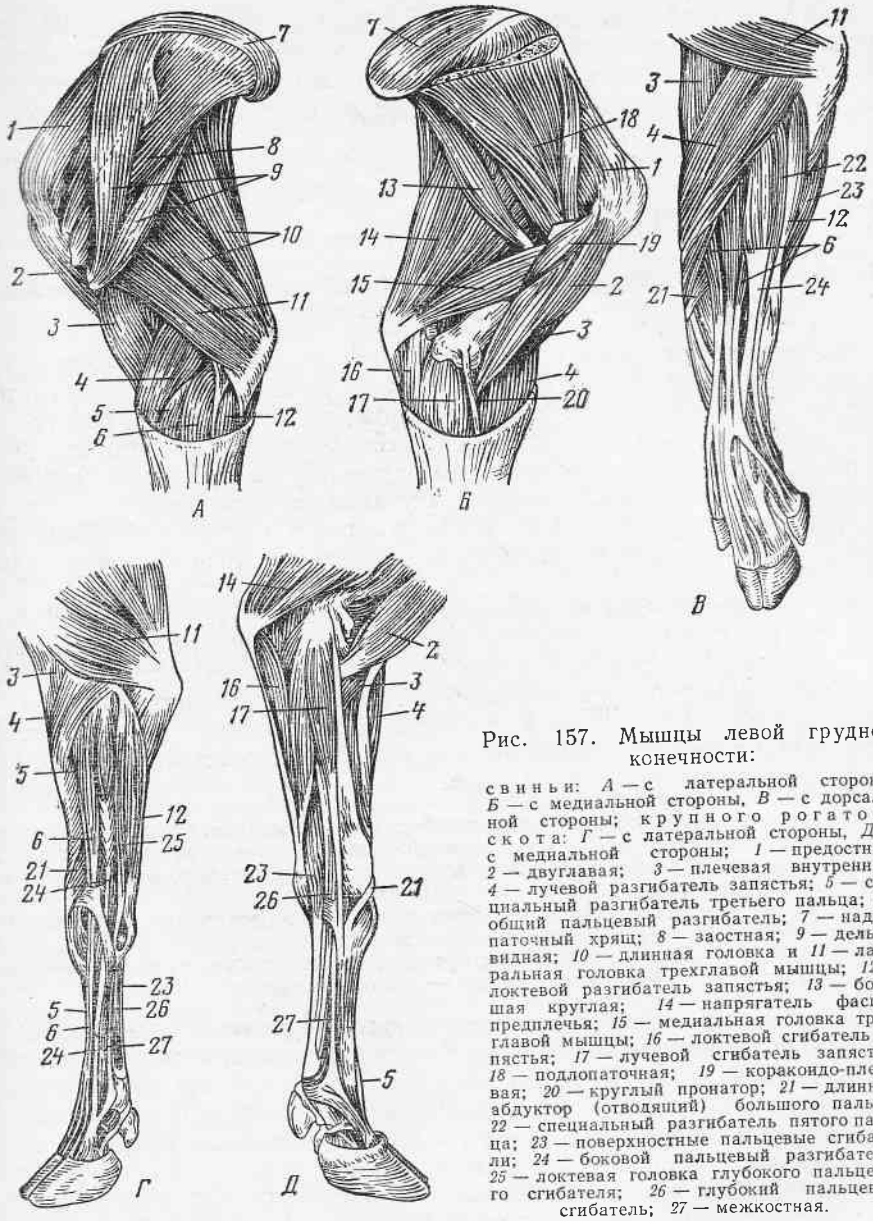


Рис. 157. Мышцы левой грудной конечности:

свиньи: *А* — с латеральной стороны, *Б* — с медиальной стороны, *В* — с дорсальной стороны; крупного рогатого скота: *Г* — с латеральной стороны, *Д* — с медиальной стороны; *1* — предостная; *2* — двуглавая; *3* — плечевая внутренняя; *4* — лучевой разгибатель запястья; *5* — специальный разгибатель третьего пальца; *6* — общий пальцевый разгибатель; *7* — надлопаточный хрящ; *8* — заостная; *9* — дельтовидная; *10* — длинная головка и *11* — латеральная головка трехглавой мышцы; *12* — локтевой разгибатель запястья; *13* — большая круглая; *14* — напрягатель фасции предплечья; *15* — медиальная головка трехглавой мышцы; *16* — локтевой сгибатель запястья; *17* — лучевой сгибатель запястья; *18* — подлопаточная; *19* — коракоидо-плечевая; *20* — круглый пронатор; *21* — длинный абдуктор (отводящий) большого пальца; *22* — специальный разгибатель пятого пальца; *23* — поверхностные пальцевые сгибатели; *24* — боковой пальцевый разгибатель; *25* — локтевая головка глубокого пальцевого сгибателя; *26* — глубокий пальцевый сгибатель; *27* — межкостная.

бокой фасции. Вторая часть — динамо-статического типа строения, более близкого к динамическому, оканчивается на пятой пястной кости.

У *лошади* локтевой разгибатель запястья сходен с соответствующей мышцей рогатого скота.

У животных с подвижной кистью (*хищники, приматы*) в локтевом разгибателе сильнее развита вторая конечная ветвь, которая оканчивается дорсальнее. Функции этой мышцы у них соответствуют ее названию. У далеких предков копытных мышца также имела, очевидно, функцию разгибания, о чем можно судить по ее началу и иннервации, поэтому за данной мышцей и у копытных сохраняется название разгибателя, хотя действует она, как сгибатель.

Локтевой сгибатель запястья — m. tléxor cárpi ulnáris (*Б, Д—16*) — начинается двумя головками: одной от сгибательного надмыщелка плечевой кости, другой — от локтевого бугра и оканчивается на запястной добавочной кости. Хорошо прощупывается на животном с медио-волярной стороны предплечья.

Лучевой сгибатель запястья — m. flèxor carpi radiális (*Б, Д—17*) — начинается от медиального надмыщелка плечевой кости, оканчивается на второй пястной кости.

Мышцы, расположенные в области предплечья и действующие на лапу через суставы пальцев

Мышцы, действующие на пальцы, делят на две группы — длинные и короткие. Длинные мышцы основной массой расположены в области предплечья и обеспечивают через длинные сухожильные окончания работу пальцев. Короткие мышцы основной своей массой лежат в области пясти. Длинные пальцевые мышцы в том или ином количестве имеются у всех животных, короткие наиболее хорошо выражены у хищных животных.

К длинным пальцевым мышцам относят общий, боковой и специальные пальцевые разгибатели, поверхностный и глубокий пальцевые сгибатели.

Экстензоры. **Общий пальцевый разгибатель** — m. exténsor digitális commúnis (*А, Г—6*). У животных, имеющих несколько пальцев, его сухожильное окончание делится на ряд ветвей, идущих к отдельным пальцам и обеспечивающих одновременное их разгибание. У *рогатого скота* (*Г—6*) мышца начинается от латерального надмыщелка плечевой кости и оканчивается двумя сухожильными ветвями на разгибательных отростках копытных костей третьего и четвертого пальцев.

У *свиньи* (*А—6*) разгибатель имеет три брюшка: медиальное, среднее и латеральное, которые начинаются от латерального надмыщелка, а затем переходят в сухожилия и оканчиваются мощными ветвями на третьем и четвертом пальцах, более слабыми — на втором и пятом пальцах.

У *лошади* (рис. 147—*15*) оканчивается одной веерообразно расходящейся сухожильной ветвью на венечном отростке копытной кости.

У *собаки* разгибатель имеет четыре брюшка, которые своими сухожилиями оканчиваются на дистальной фаланге второго — пятого пальцев.

У *многопалых* животных различают еще специальные длинные пальцевые разгибатели, действующие на каждый палец в отдельности. Из копытных животных такие разгибатели наиболее развиты у свиньи и рогатого скота. У рогатого скота имеется боковой пальцевый разгибатель (есть и у лошади) и специальный разгибатель третьего пальца, а у свиньи, кроме того, и специальный разгибатель второго пальца.

Боковой пальцевый разгибатель — m. exténsor digitális laterális — у *рогатого скота* (*Г—24*) начинается от проксимального конца лучевой и локтевой костей, оканчивается на костях второй и частично третьей фаланги четвертого пальца. Предполагают, что он соответствует специальному разгибателю четвертого пальца.

У *свиньи* (*В*) разгибатель начинается в области латеральной связки локтевого сустава и имеет два брюшка. Более мощное из них — специальный разгибатель пятого пальца (*24*).

У *лошади* (рис. 147—*17*) боковой пальцевый разгибатель, или специальный разгибатель пятого пальца, начинается в основном на латеральной поверхности костей предплечья и оканчивается на проксимальном конце путовой кости, сливаясь в области пясти с рудиментарным разгибателем четвертого пальца.

У *собаки* боковой пальцевый разгибатель состоит из двух брюшков. Одно из них переходит в два сухожилия, которые направляются к третьему и четвертому пальцам, а сухожилие второго брюшка идет к пятому пальцу. Первое брюшко составляет специальный разгибатель пятого пальца.

Специальный разгибатель третьего пальца — m. exténsor digiti tértii próprius — у *рогатого скота* начинается на латеральном надмыщелке плечевой кости и оканчивается на третьем пальце (рис. 157—*Г—5*).

У *свиньи* он входит в состав общего пальцевого разгибателя (*В—6*), а у *собаки* находится в составе бокового пальцевого разгибателя. Начинается на локтевой кости и у свиньи оканчивается чаще в области пясти, а у собаки двумя ветвями на первом и втором пальцах. У *свиньи* и *собаки*, кроме того, имеется **специальный разгибатель второго пальца**, который начинается на локтевой кости, оканчивается чаще в области пясти. У собаки он оканчивается двумя ветвями на первом и втором пальцах.

Флексоры. **Поверхностный пальцевый сгибатель** — m. flexor digitális superficialis — у *рогатого скота* (*Г—23*) начинается от медиального надмыщелка плечевой кости, делится на два брюшка, которые вскоре переходят в сухожилия. В дальнейшем сухожилия соединяются то с лежащими под ними сухожилиями глубокого пальцевого сгибателя и с межкостной мышцей, то между собой. Слившись на середине пясти вместе, общее сухожилие обоих брюшков сгибателя затем вновь делится на два сухожилия, идущих к третьему и четвертому пальцам. В области путового сустава каждое из этих сухожилий разделяется на две конечные короткие ветви, из которых две закрепляются на венечной кости третьего пальца и две на той же кости четвертого пальца. Из-под расходящихся конечных сухожилий поверхностного пальцевого сгибателя на каждом пальце выходит сухожильное окончание глубокого пальцевого сгибателя, продолжающегося до копытной кости.

У *свиньи* (*В—23*) сгибатель начинается и оканчивается в основном там же, где и соответствующая мышца рогатого скота.

У *лошади* сгибатель начинается также на медиальном надмыщелке плечевой кости (рис. 147—*23*); но имеет одно сильное сухожильное брюшко и одно сухожильное окончание. Последнее разделяется, как и у рогатого скота, на две короткие ветви, между которыми проходит сухожильное окончание глубокого пальцевого сгибателя, и закрепляется на венечной кости. Мышца имеет *добавочную сухожильную головку* — идет от дистального конца лучевой кости и вплетается в сухожильное окончание мышцы, превращающейся вследствие этого в самостоятельный сухожильный тяж. При стоянии лошади и во время движения, при опирании конечности о почву этот сухожильный тяж вместе с межкостной третьей мышцей, волярными связками и сухожильным тяжем глубокого пальцевого сгибателя, приняв на себя тяжесть передней половины тела животного, удерживает путовый и венечный суставы от переразгибания. Мышечное брюшко поверхностного пальцевого сгибателя не затрачивает усилий на эту механическую работу, сохраняя длительное время свою энергию, что дает возможность лошади не только долго стоять на передних конечностях, но и спать стоя.

У *собаки* в сгибателе различают четыре сухожилия, которые оканчиваются на средних фалангах второго, третьего, четвертого и пятого пальцев, пропуская между своими раздваивающимися ветвями сухожилия глубокого пальцевого сгибателя.

Глубокий пальцевый сгибатель — m. flexor digitalis profúndus (рис. 157—*26*) — у рогатого скота имеет три головки: плечевая состоит из трех брюшков, начинается от медиального надмыщелка плечевой кости, лучевая берет начало от лучевой кости, локтевая — от локтевой кости. Все три головки сливаются в одно мощное сухожилие, которое у дистального конца путового сустава делится на два сухожилия. Последние, пройдя через расщепления конечных ветвей поверхностного пальцевого сгибателя, оканчиваются на копытцевой кости третьего и четвертого пальцев.

У *свиньи* сгибатель также имеет три головки: плечевую (с двумя брюшками), лучевую и локтевую. Начинаются они там же, где и у рогатого скота. Образующееся пос-

ле слияния головок общее брюшко переходит в сухожилие, делящееся на четыре ветви, из которых две боковые оканчиваются на копытцевых костях второго и пятого пальцев, а две средние — на тех же костях третьего и четвертого пальцев, прободая соответствующие конечные сухожилия поверхностного пальцевого сгибателя (*В—23*).

У *лошади* в сгибателе также три головки: плечевая (с тремя брюшками), лучевая и локтевая (рис. 147—*В—25*). Начинаются они от медиального надмыщелка плечевой кости, от проксимального конца лучевой и локтевой костей. Конечное сухожилие, выйдя из-под поверхностного сгибателя пальцев, оканчивается в сгибательной ямке копытцевой кости.

В мышце различают также добавочную сухожильную головку, которая, начинаясь от запястья, вплетается в сухожильное окончание данной мышцы. Эта головка вместе с сухожильным окончанием глубокого пальцевого сгибателя имеет то же значение, что и сухожильный тяж поверхностного пальцевого сгибателя.

У *собаки* в сгибателе пять брюшков (три из них у плечевой головки). Начинается он, как и у свиньи. Общее сухожилие делится на четыре сухожилия, оканчивающиеся на дистальной фаланге второго, третьего, четвертого и пятого пальцев, проходя между ветвями поверхностного пальцевого сгибателя, как и у других животных.

К наиболее выраженным коротким пальцевым мышцам относят межкостные мышцы.

Межкостная средняя мышца — m. interósseus médius (или межкостная третья мышца) — у *рогатого скота* (рис. 157—*Г—27*) начинается преимущественно на проксимальном конце пястных костей. В нижней трети делится на три ветви — две боковых и среднюю. Средняя ветвь оканчивается на внутренних, а боковые ветви — на наружных сторонах сезамовидных костей проксимальной фаланги. Частично окончания боковых ветвей простираются дальше и, переходя на переднюю поверхность пальца, сливаются с сухожильными окончаниями специальных пальцевых разгибателей. Ответвляющийся ранее от межкостной средней мышцы сухожильный пучок остается на волярной поверхности и срастается с поверхностным пальцевым сгибателем. Межкостная мышца по строению относится к статическому типу, но содержит внутри и мышечные пучки, которых больше у молодых животных.

У *свиньи* имеются третий и четвертый межкостные мускулы, по началу и окончанию несколько схожие с межкостным мускулом рогатого скота.

У *лошади* (рис. 147—*В—26*) мышца начинается в основном на проксимальном конце третьей пястной кости. Конечная часть ее разделяется на две ветви, которые закрепляются на наружных краях сезамовидных костей проксимальной фаланги, а частично переходят на переднюю поверхность пальца и вплетаются в сухожильное окончание общего пальцевого разгибателя (*В—15*). В межкостной средней мышце копытных на филогенетическом пути утратилась бóльшая часть мышечных пучков, заменившихся соединительнотканными образованиями. У лошади в этой мышце все мышечные пучки заменились сухожильными. Она превратилась в сильную связку, удерживающую сезамовидные кости в определенном положении. Межкостные мышцы всех копытных выполняют большую работу при стоянии и в момент опоры конечности о почву в фазу движения животного.

У *собаки* четыре хорошо выраженных межкостных мышцы, с сильно развитыми брюшками. Каждая мышца делится на два сухожилия, направляющихся к соответствующим сезамовидным костям, а частично вплетающихся в сухожилия пальцевых разгибателей. Все они — сгибатели пальцев. Кроме длинных пальцевых мышц, у собаки есть много специальных коротких, выполняющих функцию сгибателей аддукторов и абдукторов.

МЫШЦЫ ТАЗОВОЙ КОНЕЧНОСТИ

Мышцы, лежащие в области крупа и действующие на бедро через тазобедренный сустав

Тазобедренный сустав у всех сельскохозяйственных животных относится к типу многоосных. В нем различают мышцы, действующие по всем трем осям, то есть экстензоры и флексоры, абдукторы и аддукторы, супи-

наторы и пронаторы. При этом у копытных основные движения — разгибание и сгибание.

Экстензоры — у всех животных сравнительно многочисленны и состоят из двух групп. Одни из них, располагаясь латерально, занимают ягодичную область и принадлежат к группе ягодичных мышц; вторые лежат медиально и относятся к группе заднебедренных мышц. В первую группу входят три ягодичных мышцы — поверхностная, средняя и глубокая.

Поверхностная ягодичная мышца — m. glutáeus superficiális (рис. 146, 147—*37*) — у *рогатого скота* срастается отдельными частями с напрягателем широкой фасции бедра и с двуглавой мышцей бедра, поэтому не является самостоятельной (*А—4, 6*).

У *свиньи* выделяется только задняя (медиальная) часть, также срастающаяся с двуглавой мышцей бедра.

У *лошади* мышца (*В—37*) более обособлена и начинается от ягодичной фасции, от маклока и крестцовой кости, часть ее тесно прилежит к напрягателю широкой фасции бедра и к двуглавой мышце бедра. Оканчивается она на третьем вертеле, прикрывая собой среднюю ягодичную мышцу.

У *собаки* мышца имеет две части. Одна из них сливается с напрягателем широкой бедренной фасции, а другая, начинаясь от крестцовой кости и первых хвостовых позвонков, оканчивается на проксимальном конце бедренной кости.

При изолированном действии данной мышцы происходит пронация бедра (И. Ф. Мокров). При совместном действии с мышцами заднебедренной группы она разгибает тазобедренный сустав, который при этом слегка пронирует.

Средняя ягодичная мышца — m. glutáeus médius (*5*) — начинается от маклока и крестцового бугра подвздошной кости. У лошади и рогатого скота она длиннее, чем у свиньи и собаки, и ее начало заходит в область поясницы, где врастает в длиннейшую мышцу спины. Основная масса мышцы оканчивается на большом вертеле бедренной кости. У лошади это самая массивная мышца. У рогатого скота она уступает первое место четырехглавой мышце бедра. У всех животных она является в основном экстензором тазобедренного сустава.

Глубокая ягодичная мышца — m. glutáeus profúndus (рис. 149—*В — 20*) — начинается от седалищной ости безыменной кости, оканчивается на большом вертеле бедренной кости (у лошади — на большом краниальном вертеле). При обособленном действии является абдуктором бедра. При совместном действии с экстензорами она слегка отводит конечность и обеспечивает лучшие условия для выполнения экстензорами их функции. То же происходит и при его совместном действии с флексорами.

При действии ягодичной группы мышц со стороны бедра, когда животное опирается тазовой конечностью о почву, они, особенно у копытных, не только разгибают тазобедренный сустав, но через среднюю ягодичную мышцу приподнимают переднюю часть позвоночного столба. При этом центр тяжести животного перемещается назад, и на тазовую конечность падает вся тяжесть туловища, толкаемого вперед мышцами тазобедренного сустава.

К группе заднебедренных мышц относят двуглавую бедра, полусухожильную, полуперепончатую и квадратную бедра. Эти мышцы наиболее массивные, окончание их достигает костей заплюсны.

Двуглавая мышца бедра — m. bìceps fémoris (рис. 146, 147—*6*) — имеет две головки — крестцовую и седалищную. Крестцовая головка у *рогатого скота* начинается от остистых отростков последних крестцовых позвонков и крестцово-седалищной связки, седалищная — от седалищного

бугра седалищной кости. Массивное брюшко, образованное этими головками, сливается с поверхностной ягодичной мышцей и оканчивается пластинчатым сухожилием на гребне большой берцовой кости и на бугре пяточной кости с латеральной стороны. Называется она у них ягодично-двуглавой мышцей.

У *свиньи* мышца сходна с соответствующей у рогатого скота (*А—6*).

У *лошади* она имеет в основном такое же начало, как у рогатого скота, но брюшко ее не сливается с поверхностной ягодичной мышцей, а делится на три короткие ветви — коленную, большеберцовую и пяточную. Первая ветвь закрепляется на коленной чашке, вторая — на гребне большой берцовой кости, третья — на бугре пяточной кости. Все ветви лежат на латеральной стороне конечности (*Б—6*).

У *собаки* в мышце различают две головки, одно общее брюшко и две конечные ветви — переднюю (широкую) и заднюю (узкую).

При обособленном действии двуглавая мышца бедра у всех животных является супинатором и отводящей бедро. У лошади эта функция весьма ограничена круглой связкой тазобедренного сустава. При совместном действии с другими мышцами той же группы и с ягодичными мышцами, особенно в фазу опирания конечности о почву, двуглавая мышца бедра оказывается сильнейшим экстензором трех суставов — тазобедренного, коленного и заплюсневого.

Полусухожильная мышца — m. semitendinósus — у рогатого скота (*А—32*) — начинается от седалищной кости, оканчивается на гребне большеберцовой кости и на бугре пяточной кости с медиальной стороны.

У *свиньи* мышца начинается двумя головками: одной от фасции в области крупа, второй от седалищной кости. Оканчивается она на гребне большеберцовой кости и на пяточном бугре.

У *лошади* мышца начинается двумя головками: одной от остистых отростков последних крестцовых и первых хвостовых позвонков, второй от седалищного бугра седалищной кости; оканчивается она на медиальной стороне конечности двумя ветвями — на гребне большеберцовой кости и на бугре пяточной кости.

У *собаки* мышца начинается только на седалищном бугре, оканчивается на медиальной поверхности гребня большеберцовой кости и фасции голени, доходя до пяточного бугра.

При обособленном действии мышца пронирует и приводит конечность; в некоторых случаях она принимает участие в сгибании коленного сустава; при совместном действии с мышцами заднебедренной группы в фазу опирания конечности о почву разгибает тазобедренный и заплюсневый суставы, укрепляя их с боковой стороны.

Полуперепончатая мышца — m. semimembranósus (рис. 158, — *А*, *Б*, *Д—4*). У *рогатого скота* начинается от седалищной кости, оканчивается на медиальных мыщелках бедренной и большеберцовой костей.

У свиньи и собаки она в основном сходна с такой же мышцей у крупного рогатого скота.

У *лошади* мышца начинается двумя головками: одной от крестцово-седалищной связки и от первых хвостовых позвонков, второй от седалищной кости; оканчивается двумя ветвями на медиальных мыщелках бедренной и большеберцовой костей.

При обособленном действии полуперепончатая мышца приводит бедро, разгибает коленный сустав, пронируя при этом конечность. При совместном действии с двуглавой мышцей бедра и с полусухожильной мышцей в фазу опирания конечности о почву она разгибает тазобедренный и коленный суставы.

Квадратная мышца бедра — m. quadrátus fémoris (*Г—22*) — начинается от вентральной поверхности седалищной кости, оканчивается на задней поверхности бедренной кости. Является экстензором тазобедренного сустава. Размер мышцы небольшой.

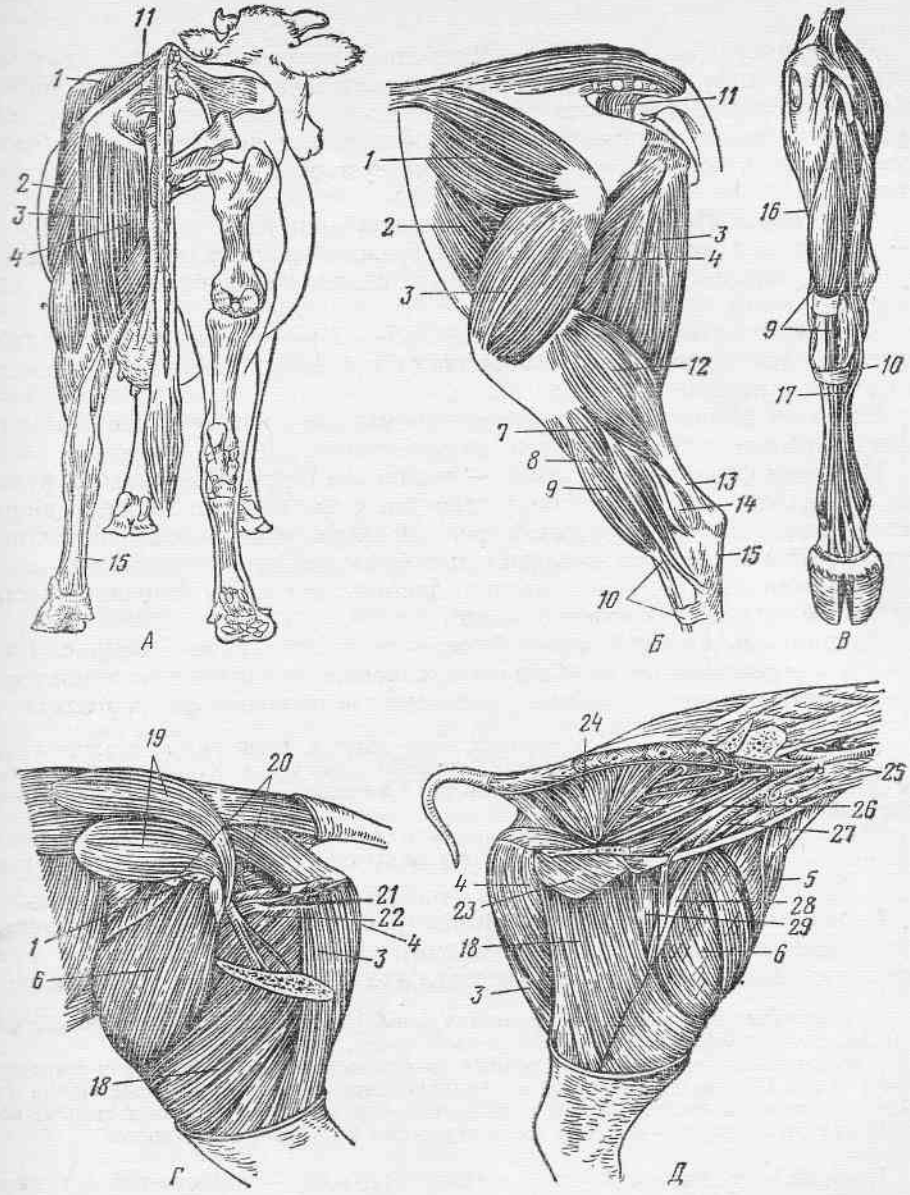


Рис. 158. Мышцы тазовой конечности крупного рогатого скота сзади (*А*), с латеральной стороны (*Б*), спереди (*В*) и свиньи с латеральной стороны (*Г*) и с медиальной стороны (*Д*):

1 — средняя ягодичная; *2* — двуглавая бедра; *3* — полусухожильная; *4* — полуперепончатая; *5* — напрягатель широкой фасции бедра; *6* — четырехглавая бедра; *7* — передняя большеберцовая; *8* — малоберцовая длинная; *9* — длинный пальцевый разгибатель и малоберцовая третья; *10* — поперечные связки мышц; *11* — хвостовая; *12* — икроножная; *13* — ахиллово сухожилие; *14* — глубокий пальцевый сгибатель; *15* — сухожилие поверхностного пальцевого сгибателя; *16* — специальный разгибатель третьего пальца; *17* — специальный разгибатель четвертого пальца; *18* — приводящая (аддуктор); *19* — средняя ягодичная; *20* — глубокая ягодичная; *21* — двойничная; *22* — квадратная бедра; *23* — стройная (обрезана); *24* — внутренняя запирающая; *25* — большая поясничная; *26* — малая поясничная; *27* — подвздошная; *28* — портняжная; *29* — гребешковая.

По структуре все мышцы заднебедренной группы относятся к динамостатическому типу, но по сравнению с соответствующими мышцами плечевого сустава они оказываются более близкими к динамическому типу. Эта группа массивных мышц-экстензоров обеспечивает не только разгибание тазобедренного, коленного и заплюсневого суставов, но и толкание туловища вперед.

Флексоры. **Поясничная большая мышца** — m. psoas májor (рис. 158—*Д—25*) — у всех животных начинается в брюшной полости от тел последних грудных и первых поясничных позвонков, оканчивается на малом вертеле бедренной кости.

Подвздошная мышца — m. iliacus (*Д—27*) — начинается в тазовой полости двумя головками от подвздошной и крестцовой костей, оканчивается на малом вертеле бедренной кости.

Большая поясничная и подвздошная мышцы сливаются окончаниями и потому обычно описываются как подвздошно-поясничная мышца.

Побочная функция этих мышц — супинация бедра. Основная их функция проявляется при совместном действии с флексорами тазобедренного сустава, когда они сгибают тазобедренный сустав и одновременно супинируют его. Это одновременно главное и побочное действие указанных мышц при движении животного не позволяет дистальному концу бедренной кости с коленной чашкой ударяться о живот.

Напрягатель широкой фасции бедра — m. ténsor fásciae látae (рис. 146, 147—*4*) — у *рогатого скота* и *свиньи* начинается от маклока, соединяется с поверхностной ягодичной мышцей и врастает в широкую фасцию бедра.

У *лошади* он начинается от маклока, оканчивается, расширяясь, пластинчатым сухожилием на коленной чашке и гребне большеберцовой кости. Конечным пластинчатым сухожилием сливается с широкой бедренной фасцией и частично с поверхностной ягодичной мышцей.

У *собаки* напрягатель широкой фасции бедра состоит из двух частей. Начинается он на латеральном бугре подвздошной кости и на ягодичной фасции. Обе части вплетаются в широкую фасцию бедра.

Портняжная мышца — m. sartórius (рис. 158—*Д—28*) — у *рогатого скота* и *свиньи* начинается на сухожилии малой поясничной мышцы и на теле подвздошной кости, оканчивается возле коленной чашки, на фасции.

У *лошади* она начинается на сухожилии малой поясничной мышцы, оканчивается на медиальной поверхности большеберцовой кости.

У *собаки* мышца имеет две части. Одна из них лежит впереди напрягателя широкой фасции бедра. Обе части вплетаются в широкую фасцию бедра. Начинается она от крыла подвздошной кости. Первая головка оканчивается на медиальной стороне коленной чашки, а вторая — на той же поверхности большеберцовой кости.

Гребешковая мышца — m. pectineus (*Д—29*) — начинается на подвздошно-лонном возвышении, оканчивается на медиальной поверхности бедренной кости. При стоянии животного портняжная и гребешковая мышцы являются аддукторами, а при движении в фазу висения конечности в воздухе, действуя совместно со сгибателями, они приводят конечность, выполняют и функцию флексоров.

Аддукторы. **Стройная мышца** — m. grácilis (*Д—23*) — начинается на вентральной поверхности лонных костей, оканчивается на медиальной поверхности гребня большеберцовой кости. Располагается поверхностно с медиальной стороны бедра.

Приводящая мышца — m. addúctor (*Д—18*) — находится под стройной мышцей. Начинается от лонных костей, оканчивается на медиальной поверхности дистальной половины бедренной кости. Стройной и приводя-

шей мышцам при движении животного помогают приводить конечность портняжная и гребешковая мышцы.

Абдукторы. Функцию абдукторов выполняет глубокая ягодичная мышца, которой помогает двуглавая мышца бедра, особенно своей передней частью.

Супинаторы. **Наружная запирающая мышца**—m. obturátor extérnus—начинается от наружной поверхности запертого отверстия, оканчивается в вертлужной впадине.

Внутренняя запирающая мышца — m. obturátor internus (*Д—24*) — начинается на внутренней поверхности запертого отверстия и тела подвздошной кости, оканчивается в вертлужной ямке. Запирающим мышцам в супинации тазобедренного сустава помогают подвздошная и большая поясничная мышцы.

Пронаторы. Функцию пронаторов наряду с основной функцией разгибания тазобедренного сустава выполняют поверхностная ягодичная, полусухожильная и полуперепончатая мышцы.

Мышцы, лежащие в области бедра и действующие на голень через коленный сустав

Все нижележащие суставы копытных животных являются одноосными, поэтому здесь различают только экстензоры и флексоры.

Экстензоры. **Четырехглавая мышца бедра** — m. quádriceps fémoris (*Б, Г—6*) — имеет четыре головки. Прямой головкой она начинается от ямки подвздошной кости, латеральной — от латеральной поверхности бедренной кости, медиальной — от медиальной поверхности той же кости, промежуточной — от передней поверхности бедренной кости. Все четыре головки, сливаясь у окончания, закрепляются на коленной чашке, которая прикрепляется тремя прямыми связками к проксимальному концу большеберцовой кости. Эти связки, по предположению А. Ф. Климова, — конечные ветви четырехглавой мышцы бедра; коленная же чашка выполняет функцию сезамовидной кости.

У взрослого крупного рогатого скота четырехглавая мышца самая массивная. У лошади по массивности она уступает место только средней ягодичной мышце.

При стоянии животного на нее приходится значительная часть работы по сдерживанию тяжести задней половины тела.

Четырехглавая мышца бедра, головки которой имеют разный тип строения, затрачивает большое количество энергии, и потому ей требуется определенное время для отдыха. Поэтому лошадь не стоит одновременно на обеих тазовых конечностях, как на грудных, а обычно опирается на одну конечность, а другую держит согнутой. Четырехглавой мышце бедра в разгибании коленного сустава помогает группа заднебедренных мышц, особенно двуглавая бедра и полуперепончатая.

Флексоры. **Подколенная мышца** — m. popliteus —начинается от ямки подколенной мышцы бедренной кости, оканчивается на шероховатости плантарной поверхности большеберцовой кости.

Мышцы, лежащие в области голени и действующие на заплюсну и плюсну через заплюсневый сустав

К группе мышц, действующих на заплюсну и плюсну, относят: трехглавую голени, заднюю большеберцовую, переднюю большеберцовую и малоберцовые мышцы — длинную, короткую и третью.

Экстензоры. **Трехглавая мышца голени** — m. triceps súrae — состоит из двух слившихся мышц, из которых одна, икроножная, имеет две головки, вторая, пяточная, — одну головку. **Икроножная мышца** — m. gastrocnémius (*Б—12*) — очень сильная и мощная. Начинается двумя головками по краям плантарной ямки бедренной кости. **Пяточная мышца** — m. sóleus — у *рогатого скота* начинается на головке малоберцовой кости. Икроножная и пяточная мышцы срастаются окончаниями в одно мощное сухожилие трехглавой мышцы голени — *ахиллово сухожилие*, которым оканчиваются на бугре пяточной кости.

У *свиньи* пяточная мышца начинается от бедренной кости, оканчивается, сливаясь с икроножной, на бугре пяточной кости.

У *лошади* эта мышца сходна с соответствующей мышцей рогатого скота, но выражена слабее.

У *собаки* она отсутствует.

К экстензорам заплюсневого сустава относят также двуглавую мышцу бедра и полусухожильную мышцу, оканчивающиеся пяточной ветвью на пяточном бугре заплюсневой малоберцовой кости (рис. 147—*6*, *32*).

Большеберцовая задняя мышца — m. tibiális postérior — самостоятельно выражена только у собаки. Начинается на латеральном мыщелке и гребне большеберцовой кости. Оканчивается на двух первых плюсневых костях.

Флексоры. **Передняя большеберцовая мышца** — m. tibiális antérior (рис. 158—*Б—7*) — у *рогатого скота* начинается двумя головками на проксимальном конце и на гребне большеберцовой кости, оканчивается на первой заплюсневой, третьей и четвертой плюсневых костях.

У *свиньи* и *собаки* она начинается на большеберцовой кости, оканчивается у свиньи на первой заплюсневой и второй плюсневой костях, у собаки — на первой и второй плюсневых костях.

У *лошади* мышца (рис. 147—*Б—28*) начинается от проксимального конца большеберцовой и частично от малоберцовой костей, оканчивается двумя расходящимися сухожильными ветвями на костях заплюсны и второй и третьей плюсневых костях, проходя между конечными ветвями малоберцовой третьей мышцы.

Малоберцовая третья мышца — m. peronaeus tertius — у *рогатого скота* начинается вместе с длинным пальцевым разгибателем (рис. 158—*Б—9*) в разгибательной ямке бедренной кости, оканчивается на второй и третьей заплюсневых и третьей и четвертой плюсневых костях.

У *свиньи* она начинается от латерального мыщелка бедренной кости, оканчивается на первой и второй заплюсневых и на второй плюсневой костях.

У *лошади* данная мышца (рис. 147—*Б—29*) превратилась в сплошной сухожильный тяж. Начинается в разгибательной ямке бедренной кости вместе с длинным пальцевым разгибателем и оканчивается тремя сухожильными ветвями на третьей и четвертой заплюсневых костях, на второй и третьей плюсневых костях. Между расходящимися конечными сухожилиями проходят конечные ветви большеберцовой передней мышцы.

У *собаки* мышца превратилась в сплошной сухожильный тяж, ограничивающий разгибание заплюсневого сустава.

Малоберцовая длинная мышца — m. peronaéus lóngus (рис. 158—*Б—8*) — начинается у *рогатого скота* на латеральном мыщелке большеберцовой кости и оканчивается на первой заплюсневой кости.

У *свиньи* сходна с той же мышцей рогатого скота. У *лошади* она не развита.

У *собаки* мышца начинается на обеих берцовых костях, оканчивается на рудиментарной первой плюсневой кости. Кроме того, у собаки различают еще малоберцовую короткую мышцу — начинается в нижней половине обеих берцовых костей, а оканчивается на пятой плюсневой кости.

Мышцы, лежащие в области голени и действующие на пальцы через путовый, венечный и копытный суставы

У мышц данной группы имеется много общего с соответствующими (гомодинамными) мышцами грудной конечности как в названиях, так и в прикреплении и положении. К этой группе мышц относят экстензоры и флексоры пальцев.

Экстензоры. **Длинный пальцевый разгибатель** — m. exténsor digitális longus (*Б—9*) у *рогатого скота* начинается в разгибательной ямке бедренной кости и имеет два брюшка, переходящие в сухожилия. Одно из них оканчивается на венечной кости третьего пальца. Второе брюшко, в свою очередь, делится на две ветви, которыми оканчивается на разгибательных отростках копытцевых костей третьего и четвертого пальцев. В области заплюсны мышца удерживается в своем положении поперечными связками, образованными фасциями (*Б—10*).

У *свиньи* он начинается от латерального мыщелка бедренной кости, брюшко его делится на три сухожильных окончания, которые закрепляются преимущественно на копытцевой кости второго, третьего, четвертого и пятого пальцев.

У *лошади* разгибатель начинается в разгибательной ямке бедренной кости, но не делится на ветви, а оканчивается одним сухожилием на разгибательном отростке копытной кости (рис. 147—*Б—30*). В области заплюсны он имеет три поперечные связки, укрепляющие мышцу в ее положении.

У *собаки* мышца сходна с соответствующей мышцей свиньи. Делится на четыре ветви, оканчивающиеся на когтевых костях всех четырех пальцев.

Боковой пальцевый разгибатель — m. exténsor digitális laterális (рис. 146—*А—33*) — у *рогатого скота* начинается на латеральном мыщелке большеберцовой кости и оканчивается на венечной кости четвертого пальца, являясь его специальным разгибателем.

У *свиньи* он начинается на латеральной связке коленного сустава и на малоберцовой кости и имеет два брюшка. Одно из них является специальным разгибателем пятого пальца, второе— специальным разгибателем четвертого пальца. На этих пальцах они и оканчиваются.

У *лошади* разгибатель (рис. 147—*Б—33*) начинается от латеральной поверхности малоберцовой кости и, располагаясь на передней поверхности плюсны, срастается с сухожилием длинного пальцевого разгибателя (*30*) и становится разгибателем третьего пальца.

У лошади в процессе филогенеза утратились все пальцы, кроме третьего; одна часть мышц утраченных пальцев редуцировалась, другая часть сохранилась в виде слабых рудиментов.

Некоторые из них, изменив окончание, стали выполнять иную функцию. К таким мышцам относится и боковой пальцевый разгибатель.

У *собаки* разгибатель идет от головки малоберцовой кости к пятому пальцу.

Флексоры. **Поверхностный пальцевый сгибатель** — m. flexor digitális pédis superficiális (рис. 158—*15*) — у *рогатого скота* начинается от плантарной ямки бедренной кости, в области заплюсневого сустава выходит из-под сухожилия икроножной мышцы (*13*) на плантарную поверхность стопы, оканчивается, как и на грудной конечности, четырьмя ветвями на проксимальных концах венечных костей третьего и четвертого пальцев, пропуская между конечными ветвями сухожильные окончания глубокого пальцевого сгибателя.

У *свиньи* и *собаки* он начинается от дистального конца бедренной кости и оканчивается более мощными ветвями на кости средней фаланги третьего и четвертого пальцев, а более слабыми — на кости той же фаланги второго и пятого пальцев.

У *лошади* сгибатель начинается в плантарной ямке бедренной кости (рис. 147—*23*), отдельными пучками прикрепляется к бугру пяточной кости и оканчивается, как

и на грудной конечности, двумя ветвями на путовой и венечной костях третьего пальца, также пропуская между ветвями сухожильные окончания глубокого пальцевого сгибателя.

Глубокий пальцевый сгибатель — m. flexor digitalis pedis profundus (рис. 146, 147—*25*) — у *рогатого скота* начинается тремя головками: двумя — на латеральном мыщелке большеберцовой кости и третьей — на том же мыщелке и на плантарной поверхности большеберцовой кости (рис. 158—*Б—14*). Их общее сухожильное окончание делится на две ветви и, выйдя из-под поверхностного пальцевого сгибателя между его конечными ветвями, оканчивается на костях дистальной фаланги третьего и четвертого пальцев.

У *свиньи* он имеет три головки. Начинаются они на костях голени, оканчиваются, как и на грудной конечности, двумя мощными ветвями на костях дистальной фаланги, третьего и четвертого пальцев и двумя меньшими — на костях дистальной фаланги второго и пятого пальцев.

У *лошади* сгибатель начинается тремя отдельными головками от латерального мыщелка и от плантарной поверхности большеберцовой кости, а также от малоберцовой кости (рис. 147—*Б—25*). Окончания всех головок сливаются в одно общее сухожилие, которое, выйдя из-под поверхностного пальцевого сгибателя между его конечными ветвями, оканчивается на сгибательной ямке копытной кости.

У *собаки* мышца имеет две головки, которые начинаются от большеберцовой и малоберцовой костей. Окончание делится на четыре сухожилия, закрепляющиеся на когтевых костях всех четырех пальцев.

Межкостные мышцы — m. m. interossei (рис. 146, 147—*26*) тазовой конечности в основном устроены так же, как и на грудной конечности. Короткие пальцевые мышцы у свиньи и рогатого скота, а особенно у лошади значительно редуцировались и не имеют существенного значения.

СИСТЕМА ОРГАНОВ КОЖНОГО ПОКРОВА И ЕГО ПРОИЗВОДНЫХ

Общий кожный покров — integumentum commune — наружный слой тела животного, непосредственно соприкасающийся с внешней средой. Разнообразие среды, в которой живут животные, сказывается на формировании и строении кожного покрова и его производных. Так, кожный покров млекопитающих сильно отличается от кожного покрова рыб, живущих в воде, и от кожного покрова птиц, приспособленных к полетам. Различные участки кожного покрова млекопитающих, выполняя разнообразные функции, имеют ряд особенностей в развитии и строении.

Систему органов кожного покрова млекопитающих составляют собственно кожа и производные кожного покрова: волосы, потовые и сальные железы, молочные железы (вымя), кожные ушные складки (ушная раковина), рога (у рогатого скота), мякиши (у всех животных), когти (у мясоядных), копыта или копытца (у всеядных и растительноядных копытных), ногти (у приматов), кожные перепонки на конечностях (у летучих мышей и бобров).

Из кожного покрова развиваются слюнные железы и зубы. Некоторые важные части органов зрения также образуются за счет кожного покрова (веки, конъюнктива, роговица, хрусталик).

Кожный покров объединяет лежащие под ним органы в единое целое и защищает тело животного от вредных внешних воздействий. Он является посредником между животным и окружающей средой.

Связь организма с внешней средой осуществляется нервной системой, которая находится в теснейшей генетической и функциональной связи с кожным покровом. Центральная нервная система, возникнув в эмбриональ-

ный период из эктодермы, сохраняет тесную связь с кожным покровом посредством огромного количества рецепторных окончаний нервных клеток. Через эти окончания животное воспринимает разнообразные ощущения: холод, боль, зуд и т. д., на которые оно соответствующим образом реагирует.

Кожный покров принимает большое участие в терморегуляции животных.

Имеет он определенное значение и в зоологии. При систематике животных, например, выделение класса млекопитающих, выделение из него отрядов копытных животных, а из последнего подотрядов рогатого скота и мозоленогих основывается на особенностях строения кожного покрова и его производных.

Кожный покров животных и его производные имеют большое практическое значение. Из них вырабатывают ряд ценных для человека предметов: из шкур — меха и кожи, из шерсти — различные шерстяные изделия. Из копыт и рогов делают гребешки, пуговицы и другие предметы, из волос — щетки, матрацы. Секрет молочных желез — молоко — ценнейший продукт питания человека. Кожный покров, снятый с животного, называется *шкурой*. Освобожденный при выделке от подкожного слоя, кожный покров пушных зверей называют *мехом* (овчиной — с овцы); освобожденный от эпидермиса и подкожного слоя называется — *собственно кожей* или выделанной кожей. Из нее делают обувь, кожаную одежду и различные предметы для промышленности и домашнего обихода. Качество кожи зависит от вида животных, их пола и др. Например, наибольшая толщина кожи отмечается у крупного рогатого скота, у старых животных кожа толще, чем у молодых; у самцов толще, чем у самок. Самые толстые участки кожи на спине и на латеральных поверхностях туловища и конечностей.

У овец по сравнению с другими сельскохозяйственными животными кожа наиболее тонкая.

Установлено, что тонкая, плотная, эластичная кожа свойственна молочному скоту, быстроаллюрным лошадям, тонкорунным овцам. У овец некоторых типов (мериносы, рамбулье) наблюдается бóльшая или меньшая складчатость кожи и на разных участках тела. На этих складках развивается и большее количество шерсти.

В подкожном слое при хорошем питании животного откладывается большое количество жира (шпик у свиней). Последний является запасным питательным материалом и хорошо защищает животное от холода. Из жирового пота овец вырабатывают ценное лекарственное средство—ланолин.

Волосы гигроскопичны, плохо проводят тепло, являются защитным образованием. У сельскохозяйственных животных волосы отсутствуют лишь на мякишах пальцев, носовом (у овец) и носо-губном (у крупного рогатого скота) зеркальцах. Слабый волосяной покров имеется на вымени коров культурных пород. У свиней некоторых пород он отсутствует совсем. Волосы бывают различной длины, толщины, строения и значения. Длинные, сравнительно толстые, с развитым мозговым веществом волосы образуют у лошадей челку, гриву, хвост, щетки (под пястью и плюсной), которые имеют преимущественно защитное значение. Волосы с синусами в волосяной сумке, снабженной многочисленными нервными окончаниями, называют *осязательными*. Они находятся на губах, возле ноздрей и глаз.

Основная масса волос предохраняет тело животного от колебаний окружающей температуры и называется *кроющими* волосами. Кроющие, или покровные, волосы составляют шерсть. Она включает в себя остевой (ость), более длинный, толстый, грубый волос и пуховой (подшерсток, пух),

тонкий, без сердцевины (или со слаборазвитой сердцевиной) волос. У свиньи волосы образуют щетину. У овец различных пород отдельные шерстинки различаются по длине, толщине, эластичности, прочности и гистологическому строению. В наиболее тонких шерстинках мозговой слой отсутствует, шерсть обладает извитостью (у тонкорунных овец). Снятая с овцы шерсть в виде целого пласта называется *руном*.

Определенный цвет волосяного покрова сельскохозяйственных животных в зоотехнии называют мастью. Так, у крупного рогатого скота различают следующие основные масти: рыжая, пестрая, черная и др.; у лошадей: рыжая, серая, вороная, гнедая, пегая, чалая, буланая и др.

Волосы периодически выпадают (линька), на их месте вырастают новые. Периодическая смена волос свойственна диким животным и происходит преимущественно весной и осенью. У сельскохозяйственных животных, поставленных человеком в иные условия существования, периодичность смены волос выражена не так четко.

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О РАЗВИТИИ КОЖНОГО ПОКРОВА И ЕГО ПРОИЗВОДНЫХ

Кожный покров предков позвоночных состоял, по-видимому, как у ланцетника, из однослойного эпидермиса, построенного из цилиндрического эпителия. Последний располагался на слабо выраженном слое соединительной ткани, из которой формировался второй слой кожи — собственно кожа (рис. 159—*А—2, 3*).

В дальнейшем развитии кожного покрова уже ясно обозначились два слоя, возникших из разных зародышевых листков. Наружный — *эпителиальный*, или *эпидермис*, развился из эктодермы, а более глубокий, соединительнотканный слой — *собственно кожа*, или *дерма*, возник из мезодермы. Эпидермис на этой стадии развития состоял уже из двух слоев клеток: глубокого— *росткового* и поверхностного — *рогового*. Между ними позже образовались *зернистый* и *блестящий слои* (рис. 163). У эмбрионов позвоночных эпидермис также вначале бывает двухслойным, а позднее становится четырехслойным. В клетках эпидермиса, преимущественно более глубоких слоев его, в процессе филогенеза появились особые красящие вещества — *пигменты*, обусловливающие окраску кожи животного.

Основа кожи, дерма, в филогенезе претерпела значительные изменения. У предков позвоночных она была еле выражена, как у ланцетника, и представлялась в виде студенистой ткани, затем в ней появились клеточные элементы, располагающиеся непрерывным слоем, как у личинок круглоротых и амфибий; после этого образовалось *промежуточное вещество* с коллагеновыми и эластическими волокнами. Эти волокна имели определенное закономерное расположение. Так, у рыб горизонтальные волокна пронизаны почти перпендикулярными пучками волокон, которые являются путями прохождения сосудов и нервов. У птиц и млекопитающих эта закономерность направления волокон совершенно утратилась.

Волосы — pili — образуются путем впячивания в кожу эпителиальных клеток — эпидермиса с последующим выходом производных этих эпителиальных клеток наружу (рис. 165). При этом у овец из общего волосяного мешка шерстинки, лишенные мозгового вещества, выходят группами, а не по одной.

Кожные железы также образуются путем впячивания эпителиальных клеток эпидермиса в основу кожи и даже в подкожный слой.

Среди клеток эпидермиса, по-видимому, еще на ранней стадии развития кожного покрова появились железистые клетки, выполнявшие функции выделения слизи на поверхность кожи. Наиболее распространенный тип их — бокаловидные слизистые клетки, выделяющие секрет, предохраняющий кожу от высыхания. При дальнейшем развитии кожного покрова такие клетки заменились многоклеточными железами, как у амфибий (рис. 159—*12*). У личинок амфибий железы одноклеточные, а у взрослых амфибий — многоклеточные альвеолярные.

К кожным железам относят сальные (рис. 164—*7*), потовые и молочные железы. Все они, по-видимому, развились из неспециализированных кожных желез предков млекопитающих. Некоторые авторы молочные железы генетически объединяют с потовыми.

Молочные железы — glándulae lactiferae — у млекопитающих развились, по-видимому, из боковых утолщений эпидермиса на животе животного и прошли сложный

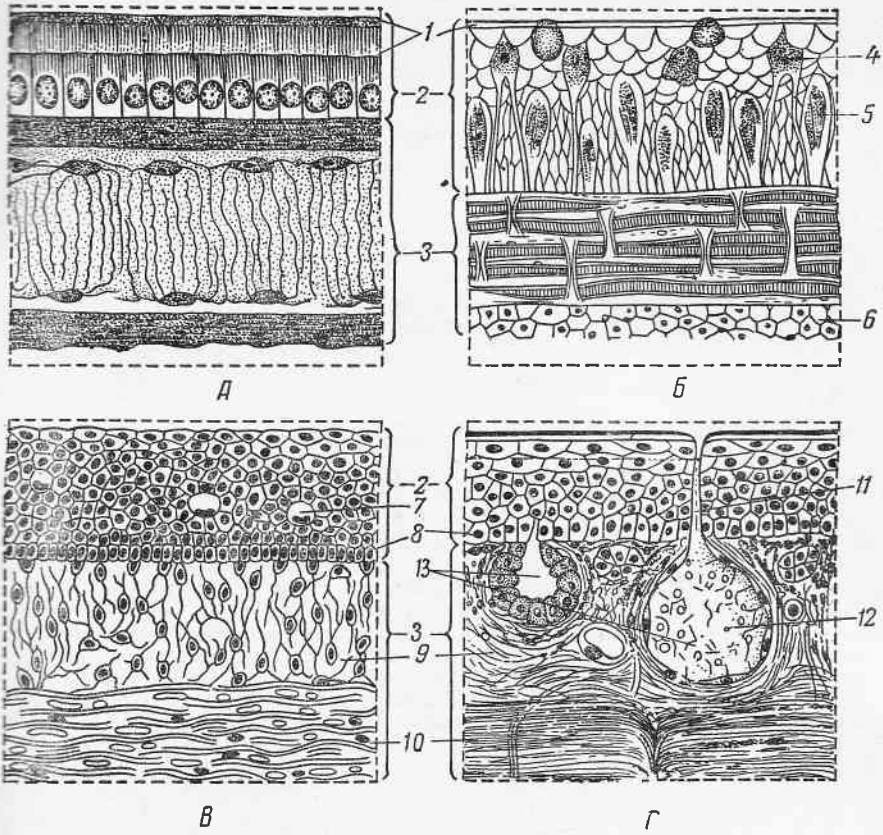


Рис. 159. Разрез через кожу хордовых:

А — ланцетника; *Б* — миноги; *В* — акулы; *Г* — лягушки; *1* — кутикула; *2* — эпидермис; *3* — дерма; *4* — зернистые клетки; *5* — колбовидные клетки; *6* — подкожная соединительная ткань; *7* — слизистые клетки; *8* — базальный слой; *9* — рыхлая соединительная ткань; *10* — плотная соединительная ткань; *11* — проток железы; *12* — слизистые железы; *13* — полости желез.

путь развития (рис. 160, 161). На парных утолщениях эпидермиса брюшной стенки появились затем зачатки железистого поля вместе с многочисленными волосами и трубчатыми железами наподобие потовых. Слизывание стекающего по волосам железистого поля секрета желез, по-видимому, содействовало дальнейшему их развитию, концентрации их в наиболее доступном для детеныша участке, стимулировало образование *молочных холмов* и *сосков*. У сумчатых молочные железы уже более сложного строения и относятся к *альвеолярному типу*. Они концентрируются в определенных участках брюшной стенки, образуя хорошо выраженные соски, к одному из которых и присасывается донашиваемый в сумке детеныш.

У плацентарных млекопитающих строение и положение молочных желез изменилось еще больше. У свиньи и других многоплодных животных основная масса желез с сосками расположена отдельными парными холмиками вдоль грудной и брюшной стенок и формирует *множественное вымя*. У копытных животных молочные железы (*вымя*) находятся только в задней части живота. У летучих мышей, слонов, приматов молочные железы располагаются только в грудном отделе и называются *грудными железами*. Число молочных холмов и сосков у многоплодных животных достигает 25, в большинстве же случаев их бывает от одной до восьми пар. У свиней насчитывают до восьми пар, у одноплодных копытных животных функционирующих сосков обычно бывает 1—2, редко три пары. Большое число сосков у некоторых одноплодных млекопитающих свидетельствует о былой многоплодности их далеких предков.

Онтогенетически молочные железы — производные эпидермиса кожи и подтверждают путь их филогенетического преобразования. Закладываются они у животных обоих полов на ранней стадии эмбриогенеза. Вначале у зародыша по боковым сторонам

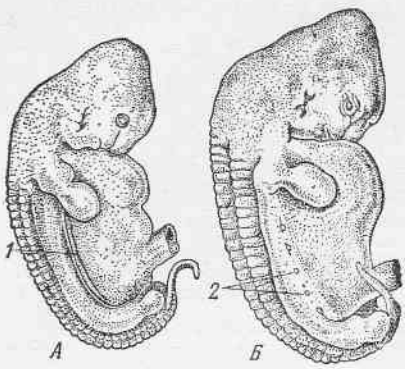


Рис. 160. Развитие молочных желез у свиньи:

А — свиной зародыш длиной 1,5 см и *Б* — длиной 1,9 см; *1* — млечная полоска; *2* — зачатки сосков.

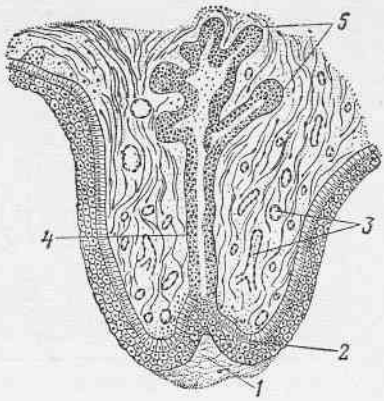


Рис. 161. Развитие молочной железы у плода коровы:

1 — пробка из ороговевших клеток; *2* — железистое поле; *3* — кровеносные сосуды; *4* — главный эпителиальный зачаток; *5* — вторичные выросты на главном зачатке.

вентральной части брюшной стенки появляются утолщения эпидермиса — *млечные полоски*, которые тянутся продольно от грудных до тазовых конечностей (рис. 160). Затем на месте будущих молочных желез на каждой из этих полосок образуется ряд *шарообразных утолщений*, переходящих в *колбообразные*. Число их соответствует числу будущих сосков. На остальных участках млечная полоска редуцируется.

Каждый первичный колбообразный железистый зачаток дает ряд *вторичных выростов*, которые постепенно углубляются в основу кожи и на конце булавовидно расширяются (рис. 161). Из этих выростов и образуются отдельные *сложные трубчато-альвеолярные железы*. У сельскохозяйственных животных первичные зачатки обрастают кожей и превращаются в соски. У самцов молочные железы остаются в недоразвитом состоянии.

У новорожденных особей женского пола имеются слабо выраженные молочные железы.

Твердые производные кожного покрова встречаются на кисти, стопе и голове млекопитающих (рис. 162). Они выполняют весьма разнообразную функцию. К ним относят: мякиши (у всех животных), когти (у хищников), ногти (у приматов), копыта (*А*, *Б*, *В*, *Г*) и рога.

Мякиши — pulvini, располагаясь на концах конечностей, выполняют две функции — органов осязания и смягчения толчков, испытываемых животными со стороны почвы при движении. Мякиши бывают трех видов: на грудной конечности — запястные, пястные и пальцевые, на тазовой — заплюсневые, плюсневые и пальцевые.

В зависимости от различия в способе наступания на землю мякиши у разных животных развиты неодинаково.

У стопоходящих наиболее развитыми оказались *запястные* и *заплюсневые мякиши*, так как ими в первую очередь животное соприкасается с почвой. У пальцеходящих животных наиболее выражены *пястные* и *плюсневые*, а у копытных — *пальцевые мякиши*. При этом у последних

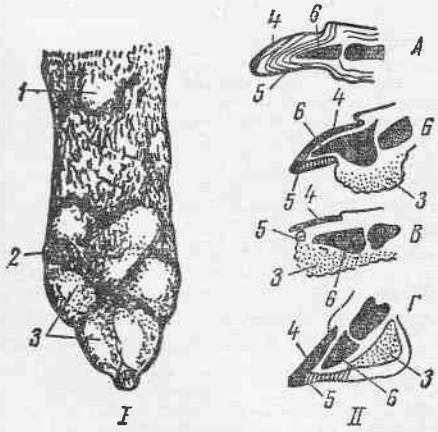


Рис. 162. *I* — мякиши собаки; *II* — твердый кожный наконечник пальца (коготь, ноготь, копыто)

1 — запястный мякиш (каштан лошади); *2* — пястный мякиш (шпора лошади); *3* — пальцевые мякиши (подушка и стрелка лошади). Роговые слои твердого кожного наконечника пальцев: *А* — когтя крокодила; *Б* — когтя хищных млекопитающих; *В* — ногтя обезьяны; *Г* — копыта лошади; *4* — роговая стенка; *5* — роговая подошва; *6* — кость дистальной фаланги пальца (копытной кости у копытных животных).

запястные и заплюсневые, пястные и плюсневые мякиши подвергаются редукции. У лошади редуцированные остатки запястных мякишей в виде овальных роговых образований расположены на дистальном конце предплечья с медиальной его стороны — *каштаны* (рис. 135—*а*). Заплюсневые мякиши (*г*), также называемые каштанами, располагаются на медиальной стороне проксимального конца плюсны. Иногда они отсутствуют. Пястные и плюсневые мякиши у лошади имеют вид конусообразных. с острой вершиной роговых выступов, располагаются под щеткой и называются *шпорами* (*б*, *д*). Наиболее развитые у лошади пальцевые мякиши (рис. 173—*10*—*14*).

Копыто — úngula — твердый кожный наконечник пальца тех млекопитающих, конечности которых в процессе филогенеза приобрели способность к маятникообразным поступательным движениям, утратив хватательные (*I*, *II*, *III*, *IV*). По своему развитию копыто соответствует когтю хищных, ногтю приматов. Поэтому в состав копыта нельзя включать мякиши, а тем более кости, связки, мышцы и т. д.

СТРОЕНИЕ КОЖНОГО ПОКРОВА И ЕГО ПРОИЗВОДНЫХ

СТРОЕНИЕ КОЖИ

Кожа — corium — млекопитающих в основном состоит: из надкожницы, или эпидермиса, и основы кожи, или дермы. Там, где кожа легко смещается и собирается в складки, имеется подкожный слой, при помощи которого кожа связывается с нижележащими органами (рис. 163).

Эпидермис — epidérmis — наружный слой кожи (*I*). У млекопитающих эпидермис образован многослойным плоским эпителием. В местах, где кожа не покрыта волосами, эпидермис обычно составляет около 1—2% по отношению ко всей толщине кожи. В нем можно различить несколько слоев. Наиболее глубокими слоями являются базальный и шиповатый. Базальный слой представлен одним слоем высоких, призматических, энергично размножающихся клеток, среди которых встречаются содержащие пигмент меланоциты, обусловливающие окраску кожи. В местах соприкосновения с нижележащими слоями базальные клетки несут микроворсинки, благодаря которым улучшаются условия обмена веществ. Шиповатый слой слагается из нескольких пластов (около 10) клеток, которые образуются из более старых призматических клеток, потерявших связь с базальной мембраной и вытесненных сюда благодаря давлению молодых, энергично растущих базальных клеток. Шиповатые клетки размножаются менее активно, соприкасаются друг с другом при помощи протоплазматических отростков, в месте их

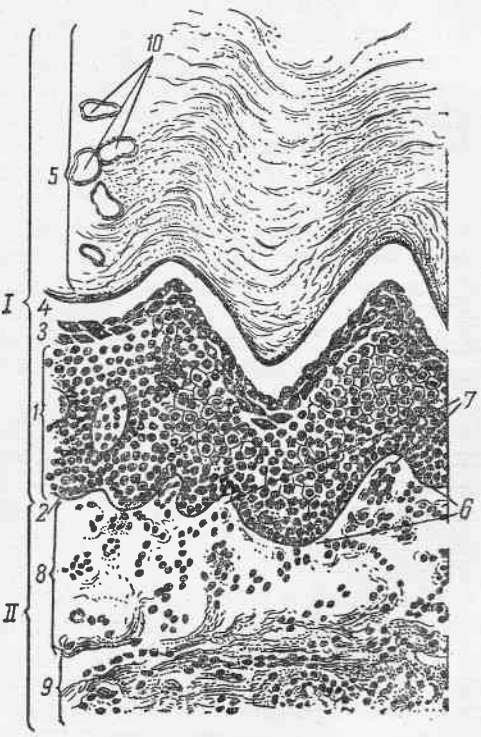


Рис. 163. Разрез кожи без волос:

I — эпидермис; *II* — дерма; *1* — шиповатый слой; *2* — базальный слой; *3* — зернистый слой; *4* — блестящий слой; *5* — роговой слой; *6* — гребешки эпидермиса; *7* — сосочки дермы; *8* — сосочковый слой дермы; *9* — сетчатый слой дермы; *10* — выводной проток потовой железы.

встречи лежат десмосомы, разделенные пространством, заполненным тканевой жидкостью. Через нее происходит обмен веществ, а благодаря присутствию вязких мукополисахаридов тканевая жидкость прочно связывает клетки друг с другом. В цитоплазме шиповатых клеток имеются тонофибриллы, которые заканчиваются в десмосомах; они придают упругость эпидермису.

Зернистый слой (*3*) образован 2—4 слоями клеток, которые образовались из шиповатых. Это живые клетки, в их цитоплазме имеются крупные гранулы кератогиалина, хорошо красящиеся ядерными красителями. Зернистые клетки смещаются к поверхности кожи, формируя следующий блестящий слой ее.

Блестящий слой (*4*) слагается из 2—3 пластов уже мертвых уплощенных клеток, лишенных ядер. Их цитоплазма вытеснена элеидином, образовавшимся из кератогиалина зернистых клеток. Границ клеток в данном слое не видно. Изменяясь, эти клетки постепенно смещаются в самый наружный роговой слой кожи.

Роговой слой (*5*) самый толстый и состоит из нескольких десятков слоев совершенно мертвых клеток, приобретающих вид роговых чешуек. В каждой чешуйке есть оболочка, состоящая из настоящего рогового вещества — кератина и полости, заполненной воздухом или жироподобной массой. В силу такого строения чешуйки обладают упругостью и малой теплопроводностью. Поверхностные чешуйки рогового слоя теряют связь с глубоколежащими клетками эпидермиса и отторгаются от кожи, заменяясь вновь возникающими клетками. Задержка отторгаемых клеток в волосяном покрове сельскохозяйственных животных ведет к нарушению многообразной функции кожи. Поэтому необходимо кожный покров животных систематически чистить и мыть.

Там, где кожа покрыта волосами, эпидермис значительно тоньше и состоит только из базального, шиповатого и рогового слоев (рис. 164).

Основа кожи, или собственно кожа — dermis, cutis, s. corium — развивается из дерматома мезодермы и состоит из соединительной ткани. В ней различают сосочковый и сетчатый слои (рис. 163—*II*—*8*, *9*).

Сосочковый слой расположен под базальной мембраной, отделяющей основу кожи от эпидермиса. На поверхности его имеются сосочки (*7*), лежащие между гребешками эпидермиса. Этот слой состоит из ретикулярной и рыхлой соединительной ткани. В нем находятся отдельные пучки гладкой мышечной ткани и пигментные клетки, определяющие цвет кожи. В коже, несущей волосы, сосочковый слой основы кожи или совсем не образует сосочков, или они очень незначительны, и тогда граница между эпидермисом и основой кожи представляется в виде прямой или слегка волнистой линии. Сосочковый слой без резкой границы переходит в сетчатый.

Сетчатый слой (*9*) состоит из плотной соединительной ткани. Клеток в нем мало, зато много эластических волокон и мощных коллагеновых пучков, переплетающихся между собой в виде плотной сетки. Дерма придает коже прочность. Именно из этого слоя изготовляют различные кожевенные изделия.

Подкожная основа (клетчатка) — tela subcutanea — (рис. 164—*III*) состоит из рыхлой соединительной или ретикулярной ткани и содержит большое количество жировых долек (*17*). Благодаря этому подкожный слой является важнейшим жировым депо, смягчает механические воздействия и обеспечивает возможность смещения кожи. У полусальных свиней жировой слой в области 6—7-го грудного позвонка достигает толщины 4—5 см,

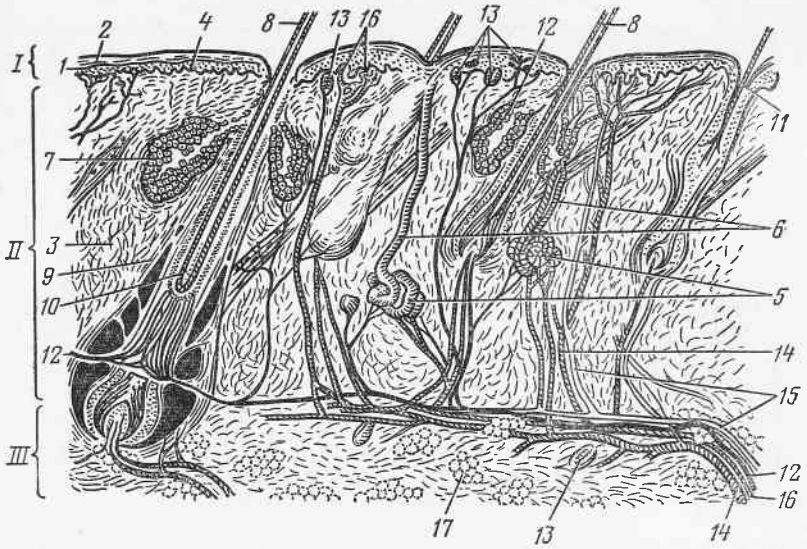


Рис. 164. Разрез кожи с волосами:

I — эпидермис; *1* — базальный и *2* — роговой слои; *II* — дерма; *3* — сетчатый слой дермы; *4* — сосочки дермы; *5* — потовые железы; *6* — их выводные протоки; *7* — сальные железы; *8* — стержень волоса; *9* — волосяная сумка; *10* — волосяные влагалища; *11* — сменяющийся волос; *III* — подкожный слой; *12* — нервы; *13* — кожные рецепторы; *14* — артерии; *15* — вены; *16* — лимфатические сосуды; *17* — жировая ткань.

а у сальных свыше 7 см и называется шпиком. У курдючных овец жир откладывается на ягодицах и у корня хвоста, формируя курдюк. У верблюда отложения жира образуют горб.

Хорошо развитый подкожный слой обусловливает большую подвижность кожи. Отсутствие или малая прослойка подкожного слоя, наоборот, ведет к плотному соединению основы кожи с подлежащими частями тела животного, к отсутствию или очень слабой подвижности кожи.

Сосуды кожи в сетчатом и сосочковом слоях образуют сплетения, причем ветвями последнего в каждом сосочке формируется густая капиллярная сеть, которая диффузно осуществляет питание эпидермиса. Между артериями и венами кожи имеются анастомозы, участвующие в терморегуляции.

Лимфатические сосуды особенно развиты в подкожном слое.

Нервы кожи представлены большим количеством чувствительных нервных окончаний и волокон. Последние образуют густое сплетение в сосочковом слое дермы. Нервные окончания многочисленны и неравномерно распределены. Благодаря им кожа в организме играет роль органа осязания.

Кожа образует ряд производных. Главные из них волосы, сальные и потовые железы, а также молочная железа, пальцевые мякиши, копыто, рога.

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ВОЛОСА

Развитие и рост волоса (pilus) начинается с утолщения эпителия, затем благодаря усиленному размножению клеток образуется зачаток, который в виде клеточного тяжа, все увеличивающегося в размере, погружается в дерму кожи (рис. 165). На конце клеточного тяжа образуется утолщение, формирующее *луковицу* (*5*). Внутрь луковицы врастает мезенхима, образу-

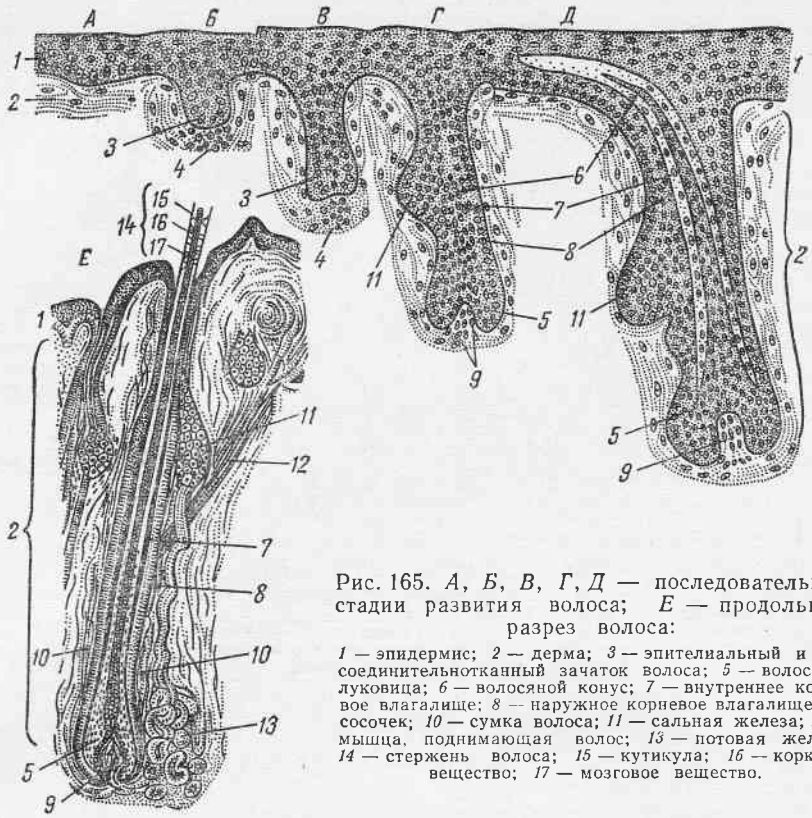


Рис. 165. *А*, *Б*, *В*, *Г*, *Д* — последовательные стадии развития волоса; *Е* — продольный разрез волоса:

1 — эпидермис; *2* — дерма; *3* — эпителиальный и *4* — соединительнотканный зачаток волоса; *5* — волосяная луковица; *6* — волосяной конус; *7* — внутреннее корневое влагалище; *8* — наружное корневое влагалище; *9* — сосочек; *10* — сумка волоса; *11* — сальная железа; *12* — мышца, поднимающая волос; *13* — потовая железа; *14* — стержень волоса; *15* — кутикула; *16* — корковое вещество; *17* — мозговое вещество.

ющая *сосочек волоса* (*9*). Из средней части эпителиального зачатка образуется выпячивание, дающее начало сальной железе. В области луковицы клетки усиленно размножаются и дают начало *стержню* волоса, который, раздвигая клетки эпителиального тяжа, пробивает себе путь к поверхности кожи.

Под давлением молодых клеток, непрерывно образующихся в луковице, стержень продолжает удлиняться. Клетки эпителия, расположенные около внутрикожной части стержня, формируют *наружное* (*8*) и *внутреннее* (*7*) *корневые влагалища*. Из окружающей мезенхимы, кроме волосяного сосочка, вокруг корня волоса развивается соединительнотканная сумка волоса (*10*), а также гладкая мускулатура (*12*).

Строение волоса. Сложившийся волос состоит из стержня и корня.

Стержень (*14*) имеет надкожную часть (шерсть, или «волос») и часть, скрытую в коже, входящую в состав корня волоса. На поперечном разрезе стержня видно, что он состоит из мозгового и коркового вещества, а также кутикулы (*15*). *Сердцевина*, или *мозговое вещество* (17), занимает центральное место в стержне. Это сплошной или прерывистый продольный тяж, состоящий из одного или нескольких рядов многоугольных (полигональных) живых, частично ороговевших клеток эпителиального происхождения. В цитоплазме клеток отлагается кератогиалин, который ближе к наружному слою стержня превращается в элеидин, а последний в кератин. Внутри клеток и между ними обнаруживают пузырьки воздуха, поэтому волос обладает небольшой теплопроводностью, защищая тело животного от охлаждения. В сердцевине находится пигмент, придающий цвет волосу. Самые неж-

ные волосы овец — пух, волосы молодых животных и некоторые другие не имеют мозгового вещества. Наоборот, у оленя оно развито очень сильно. *Корковое вещество* (*16*) — основная масса стержня, придает ему механическую прочность, растяжимость, гибкость и упругость. Волосы, лишенные этого слоя (северный олень), легко рвутся. В корневой части, около луковицы, стержень состоит из живых клеток с округлыми ядрами и слабыми признаками ороговения. По мере удаления от луковицы клетки становятся удлиненными и более ороговевшими, причем роговое вещество образуется сразу в виде твердого кератина, обусловливающего механические свойства стержня. В надкожной части сильно вытянутые клетки коркового слоя обычно уже лишены ядер, но содержат пигмент. С возрастом в корковом веществе увеличивается количество пузырьков газа, из-за чего волос седеет. *Кутикула волоса* (*15*) состоит из плоских, ороговевших, налегающих одна на другую, подобно черепице, или тесно прилегающих друг к другу безъядерных клеток. От конфигурации границ клеток кутикулы зависит разнообразный рисунок волоса, неодинаковый у животных различных пород. Кутикула защищает волос от действия влаги, света, химических веществ и механических повреждений. От ее свойств зависят прядильные качества шерсти.

К о р е н ь в о л о с а состоит: из внутрикожной части стержня, окутывающего его волосяного фолликула, луковицы с волосяным сосочком, а также сальных желез и мышцы. Внутри кожи часть стержня вблизи луковицы состоит из живых, малоороговевших клеток. Ближе к поверхности кожи он построен так же, как и наружный стержень.

Волосяной фолликул окутывает внутрикожную часть стержня и, подобно коже, состоит из эпителия и соединительной ткани. Из эпителия образуются внутреннее и наружное корневые влагалища, а из соединительной ткани — волосяная сумка. Внутреннее корневое влагалище (*7*) прилегает к стержню. Оно начинается с луковицы и доходит обычно лишь до места впадения сальных желез. У коров оно достигает поверхности кожи и является продолжением рогового слоя ее. Данное влагалище слагается из нескольких слоев клеток. Самый внутренний слой — кутикула влагалища, состоящая из одного ряда ороговевших клеток. Следующий слой — гранулосодержащий эпителиальный, представлен 1—2 рядами светлых клеток с небольшим количеством трихогиалина. За этим слоем идет бледный эпителиальный слой, в котором при обычной окраске ядра различить невозможно. Наружное корневое влагалище (*8*) является прямым продолжением базального слоя эпидермиса кожи и имеется на всем протяжении корня волоса. Количество составляющих его клеток по направлению к луковице постепенно уменьшается. Самые наружные, более высокие клетки влагалища — производящие. Благодаря им образуются остальные клетки наружного влагалища.

Волосяная сумка (*10*) образована соединительной тканью с хорошо выраженными внутренними циркулярными и наружными продольными коллагеновыми и эластическими волокнами. Сумка хорошо развита в толстых волосах. От волосяной сумки к эпидермису кожи направляются под тупым углом пучки гладких мышечных клеток, которые, сокращаясь, поднимают волосы, а также содействуют выведению секрета сальных желез.

Луковица волоса (*5*) слагается из живых, усиленно размножающихся эпителиальных клеток. Они дают материал для образования стержня и внутреннего корневого влагалища.

Волосяной сосочек (*9*) состоит из соединительной ткани с массой кровеносных сосудов и нервов. Первые доставляют необходимые для жизнедея-

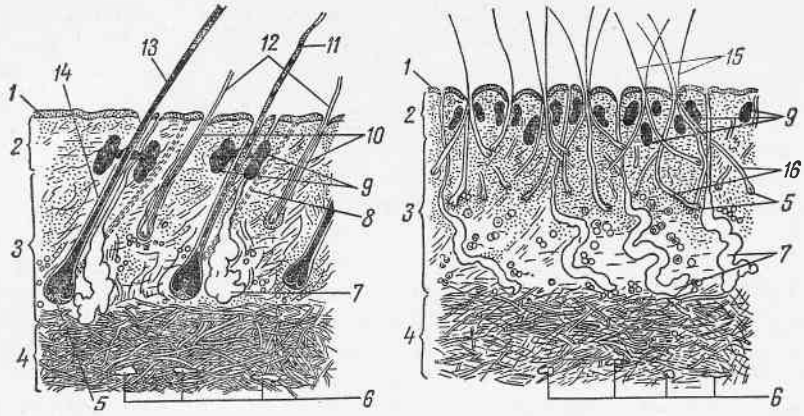


Рис. 166. Схема расположения волос в коже грубошерстных (слева) и тонкорунных овец (в продольном разрезе):

1 — эпидермис; *2* — подэпидермальная зона сосочкового слоя; *3* — промежуточная зона сосочкового слоя; *4* — ретикулярный слой; *5* — луковица и сосочек; *6* — кровеносный сосуд; *7* — секреторные отделы потовых желез; *8* — мышца; *9* — дольки сальных желез; *10* — вторичные фолликулы; *11* — переходный волос; *12* — пух; *13* — ость; *14* — первичный фолликул; *15* — шерстяные волокна; *16* — фолликул.

тельности волоса питательные вещества, а нервы обеспечивают связь волоса с организмом.

Корень с поверхностью кожи образует некоторый угол, поэтому стержень ложится более или менее параллельно поверхности кожи. Если волосяной мешок зигзагообразно изогнут, то выдвигающийся из него наружу стержень имеет бóльшую или меньшую извитость. У тонкорунных овец из полости мешка может выходить несколько стержней (рис. 166—*5*), которые склеиваются секретом кожных желез в косички, а последние объединяются в штапель.

Периодически происходит *смена волос*. При этом производящие клетки луковицы начинают получать из сосочков меньше питательных веществ, они перестают делиться, часть их ороговевает и вместе со стержнем отделяется от живых клеток луковицы. Оказавшись свободным, стержень вместе с участком луковицы выдвигается из волосяного мешка наружу и отпадает. Из остатка сосочка и живых клеток луковицы развивается новый волос, помещающийся в том же волосяном мешке.

СТРОЕНИЕ САЛЬНЫХ И ПОТОВЫХ ЖЕЛЕЗ

Сальные железы — glándulae sebáceae — располагаются преимущественно в основе кожи; по строению они относятся к простым, часто разветвленным альвеолярным железам (рис. 166 и 167—*А*, *Б*). *Секреторные отделы* их не имеют полостей. Наружные клетки их плоские или кубические, являются производящими. Энергично размножаясь, они постепенно оттесняются к центру альвеолы. По мере приближения к центру в них все больше и больше накапливается вязкий жирный секрет. В результате ядро и часть цитоплазмы редуцируются, и такие переродившиеся клетки по протоку выделяются на поверхность кожи (кожное сало). Некоторые клетки стенки альвеолы уплощаются, ороговевают и в виде чешуек примешиваются к секрету.

Таким образом, по типу секреции эти железы — типично голокриновые. *Протоки* сальных желез в большинстве случаев открываются

в волосяные фолликулы и изредка самостоятельными отверстиями на поверхности кожи (например, на головке полового члена самца). Протоки выстланы многослойным плоским эпителием. Сальных желез нет в соске вымени коровы, в коже носового зеркальца хищников и мелких жвачных, на мякишах, рогах, копытах и некоторых других местах тела животного.

Потовые железы — glandulae sudoríferae (рис. 167—*В,Д*) — участвуют в терморегуляции и выведении продукта азотистого обмена — мочевины. Они лежат в глубоких слоях дермы, заходя частично в подкожный слой (рис. 164—166). По своему строению относятся к простым, иногда ветвящимся, трубчатым железам, по типу секреции — к мерокриновым, а железы отдельных участков тела (например, паховой области) — к апокриновым железам. *Секреторный отдел* железы у коровы слабо изогнут, у лошади и свиньи он не ветвится, но очень длинен и свернут в клубочек (рис. 167—*В, Г, Д*). Стенки этого отдела имеют два слоя клеток: в наружном находятся миоэпителиальные клетки, а внутренний составляют кубические железистые клетки. Выводные *протоки желез* слегка извитые и также имеют два слоя клеток. Открываются они в большинстве случаев в волосяные фолликулы, реже — возле волосяных воронок, а в некоторых безволосых местах — прямо на поверхности кожи потовыми порами.

Кроме сальных и потовых желез, в некоторых местах кожного покрова сельскохозяйственных животных лежат другие железы. Так, у крупного

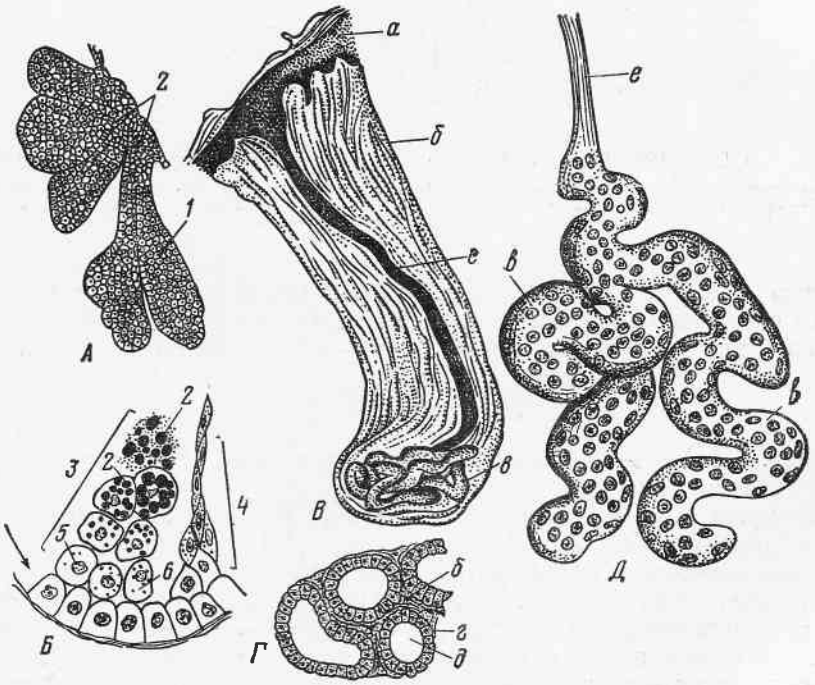


Рис. 167. Кожные железы млекопитающего:

Продольный разрез сальной железы при слабом (*А*) увеличении и образование жирового секрета в участке концевого отдела (*Б*); *1* — концевой отдел железы; *2* — секрет; *3* — последовательные стадии образования жирового секрета; *4* — образование роговых чешуек; *5* — ядро железистой клетки; *6* — цитоплазма ее; *В* — общий вид потовой железы; *Г* — концевой отдел (клубочек) потовой железы лошади (поперечный разрез); *Д* — общий вид потовой железы коровы; *а* — эпидермис кожи; *б* — соединительная ткань кожи; *в* — концевой отдел; *г* — эпителий концевого отдела; *д* — просвет концевого отдела; *е* — выводной проток железы.

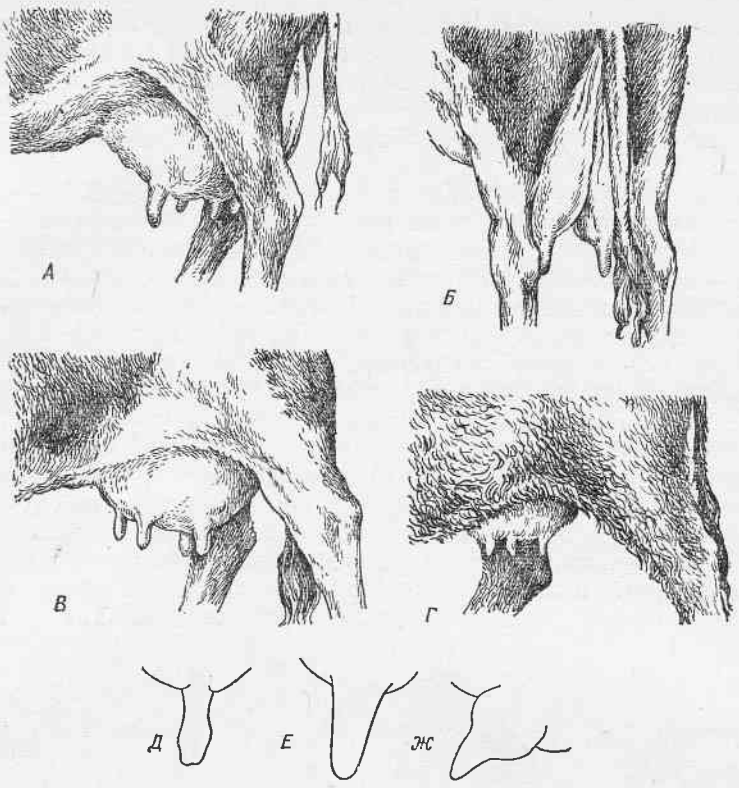


Рис. 168. Вымя и форма сосков крупного рогатого скота:

А — равномерно развитое «бедренное вымя»; *Б* — оно же, сзади; *В* — равномерное «брюшное вымя»; *Г* — примитивное вымя; *Д* — цилиндрический (мясной) сосок; *Е* — конический сосок; *Ж* — сосок, расширенный у основания.

рогатого скота в носо-губном зеркальце имеются серозные железы, у свиньи специфические железы находятся в «пятачке», у лошади — в пальцевом мякише железы стрелки, у овцы — межпальцевые железы и т. д.

СТРОЕНИЕ ВЫМЕНИ

Вымя — uber — крупного рогатого скота (рис. 168) простое, расположено в лонной области между бедрами.

Снаружи вымя одето кожей, которая у животных, содержащихся на холоде, покрыта волосами. Каудальная поверхность вымени с ясно выступающими отвесными складками кожи и заметными линейными потоками волос называется *молочным зеркалом*. Под кожей вымени располагается *поверхностная фасция* (рис. 169—*2*), а под ней — *глубокая фасция вымени* (*3*), являющаяся продолжением желтой брюшной фасции. Глубокая фасция, отдавая на середине вымени два эластических листка, идущих от белой линии живота к основанию вымени, разделяет вымя на правую и левую половины и поддерживает его. Эти листки глубокой фасции составляют *подвешивающую связку* вымени (*4*). Поперечно, между сосками, вымя разделяется условно на переднюю и заднюю половины, то есть имеет четыре четверти, нерезко разграниченные между собой. Каждая четверть вымени

имеет свои *выводные протоки* (7) и отдельный *сосок*. Иногда бывает шесть сосков. Чаще добавочные соски встречаются на задней половине вымени. Эти соски иногда функционируют. Железистая часть вымени — *паренхима* (9) построена по типу сложной альвеолярно-трубчатой железы и одета собственной соединительнотканной капсулой со скоплением жировых клеток и эластических волокон. От капсулы внутрь вымени направляется ряд пластинок и тяжей, разделяя его на отдельные железистые участки — *дольки вымени*. От междольковых соединительнотканных пластинок внутрь дольки идут нежные пучки, оплетающие конечные *трубочки* и *альвеолы*, или *альвеолотрубки* железы. Соединительнотканный остов вымени называется *стромой* или *интерстицией*. По ней проходят сосуды и нервы внутрь железы.

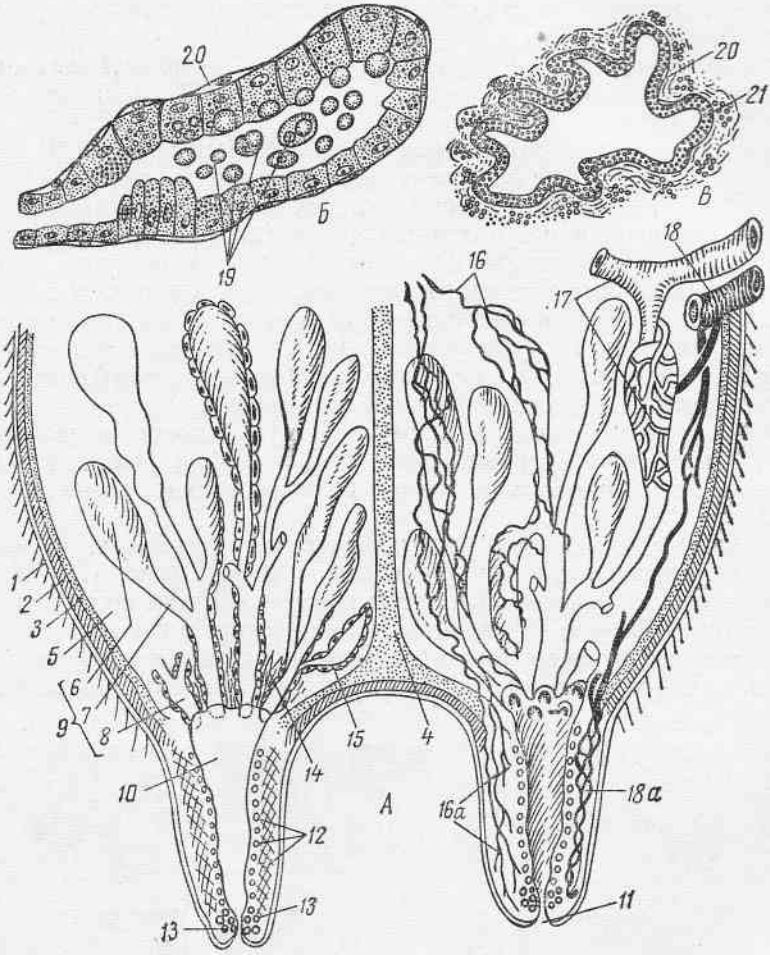


Рис. 169. Строение вымени коровы:

А — общая схема вымени в разрезе; *Б* — концевой отдел железы; *В* — крупный выводной проток; *1* — кожа; *2* — поверхностная фасция; *3* — глубокая фасция; *4* — подвешивающая связка; *5* — строма; *6* — концевые отделы; *7* — мелкие выводные протоки; *8* — молочные ходы; *9* — паренхима; *10* — молочная цистерна; *11* — сосковый проток; *12* — гладкие мышечные клетки вокруг соска; *13* — кольцевые мышцы, образующие сфинктер соскового канала; *14* — пучки гладких мышц, сопровождающие крупные выводные каналы; *15* — миоэпителий, окружающий концевые отделы и выводные протоки; *16* — нервы; *16а* — нервные окончания; *17* — артерия и ее ветвь, оплетающая концевой отдел железы; *18* — вена вымени; *18а* — венозное сплетение соска; *19* — элементы молока; *20* — миоэпителий; *21* — эпителий выводного протока.

Стенка молочных альвеол состоит из: однослойного кубического эпителия, слоя миоэпителиальных (корзинчатых) клеток, базальной мембраны и периальвеолярной соединительной ткани, содержащей кровеносные и лимфатические капилляры и нервные волокна. Молочные железы секретируют по апокриновому типу, каждая секретирующая клетка выделяет сразу все составные части молока.

У секретирующих клеток мутная цитоплазма и округлое ядро и на свободной поверхности имеются микроворсинки.

Из альвеолотрубок (*6*) молоко переходит в тончайшие *выводные протоки*, выстланные однослойным кубическим эпителием, которые, соединяясь между собой, образуют видимые простым глазом *молочные каналы* (протоки), соединяющиеся в *молочные ходы* (в них эпителий становится двухслойным), которые, расширяясь около основания соска, открываются в полость — *молочную цистерну* (*10*).

Выводные протоки и концевые отделы молочной железы густо оплетаются сетью кровеносных капилляров (*17*, *18а*) и нервными окончаниями (*16а*).

Сосок имеет молочную цистерну (*10*) и сосковый проток (*11*). Внутренний слой стенки молочной цистерны — слизистая оболочка — состоит из двухслойного призматического эпителия, слоя миоэпителия и собственной оболочки, снаружи от нее находятся пучки гладких мышечных волокон. Слизистая оболочка молочной цистерны образует много продольных складок, расправляющихся при наполнении цистерны молоком. Нижний конец молочной цистерны суживается и переходит в короткий *сосковый проток* (*11*), стенки его выстланы плоским многослойным эпителием. Гладкая мускулатура соска состоит из четырех слоев (*12*): продольного (глубокого), кольцевого, смешанного и радиального (поверхностного).

Кольцевой слой, сильно развиваясь вокруг соскового канала, образует *сфинктер* соска (*13*). Снаружи сосок одет кожей, в нем нет ни сальных, ни потовых желез, ни волос, но имеется большое количество нервных окончаний (*16а*).

Форма вымени и *сосков* у разных животных неодинакова. В известных случаях она связана с продуктивностью животных (рис. 170). У овцы и козы вымя состоит из правой и левой половин с одним соском на каждой половине (рис. 171—*А*). У *крупного рогатого* скота в каждой половине вымени имеется два соска с одним отверстием в каждом соске (*Б*). Вымя лошади имеет по одному соску на каждой половине, но в каждом соске две цис-

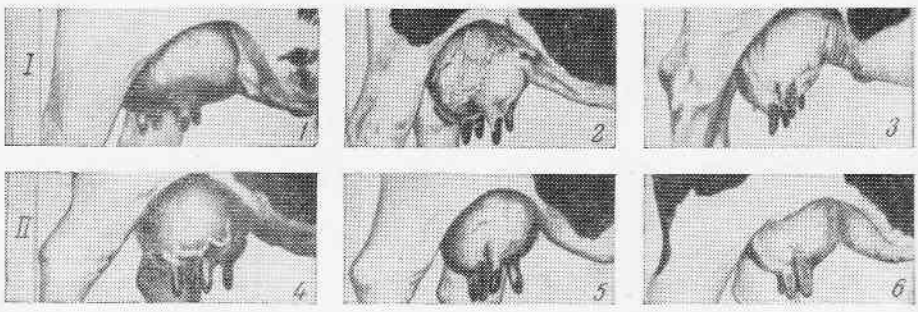


Рис. 170. Различные формы вымени рогатого скота (*I*):
1 — чашеобразное вымя; *2* — округлая форма вымени; *3* — козье вымя; *II* — формы округлого вымени; *4* — нормальное без пороков; *5* — задние соски сближены; *6* — задние и передние соски сближены.

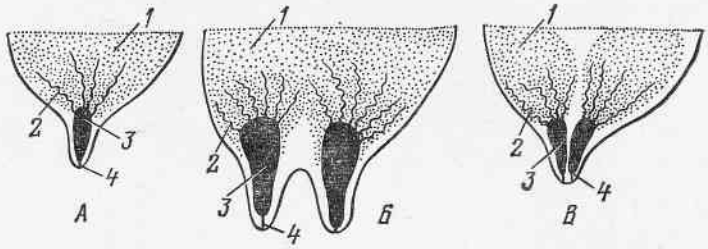


Рис. 171. Различие в строении молочных желез у мелких жвачных (*А*), коровы (*Б*), лошади (*В*).

1 — железистая масса; *2* — выводные протоки; *3* — молочная цистерна; *4* — сосковый проток.

терны и два отверстия (*В*). Молочные железы (множественное вымя) свиньи состоят из 10—16, чаще 12 холмов со стольким же количеством сосков. В каждом соске по одной, чаще по две, молочной цистерне с сосковыми каналами.

Изменение железистой ткани вымени в различные периоды жизни рогатого скота. Состояние железистой ткани вымени разных животных и даже у одного и того же животного в разные периоды его жизни, при разном уровне кормления бывает различным (рис. 172). До половой зрелости железистая ткань вымени не развивается. Развитие этой ткани происходит в тесной взаимосвязи с развитием соединительнотканного остова вымени. При этом увеличение паренхимы вымени вызывает относительное уменьшение его стромы, и, наоборот, уменьшение железистой ткани обусловливает некоторое увеличение соединительнотканного остова вымени. При наступлении половой зрелости животного кровеносные сосуды и нервы вымени сильно разрастаются и густо оплетают железистые элементы. Железистая и соединительная ткани начинают усиленно развиваться. Однако строма вымени развивается быстрее, чем паренхиматозные элементы, которые уже принимают форму альвеол. Только с наступлением беременности железистая ткань начинает обгонять в развитии соединительнотканный остов; в некоторых отделах железы появляются в это время полости, формируется их стенка; железа по строению приближается к состоянию, обеспечивающему ее функцию.

К концу беременности молочные железы полностью развиваются и начинают продуцировать молозиво.

Наибольшего развития и наивысшей функциональной деятельности молочные железы достигают в период лактации. В это время просветы альвеолотрубок расширяются, заполняются секретом, а соединительнотканный остов их относительно уменьшается (*А*). К концу лактационного периода в железе наблюдаются обратные явления: альвеолотрубки постепенно прекращают свою работу, сжимаются, а соединительнотканный остов разрастается, и при хорошем питании животного в нем образуются жировые отложения (*Б*).

С наступлением новой беременности в вымени вновь начинает преобладать железистая ткань.

У высокомолочных коров соединительнотканный остов нежен, а трубочки и альвеолы тесно прилежат друг к другу, занимая большую часть дольки вымени. У малопродуктивных коров, наоборот, строма развита сильно, железистые же образования выражены слабее и лежат на значительном расстоянии одно от другого, отделяемые толстыми соединительнотканными прослойками.

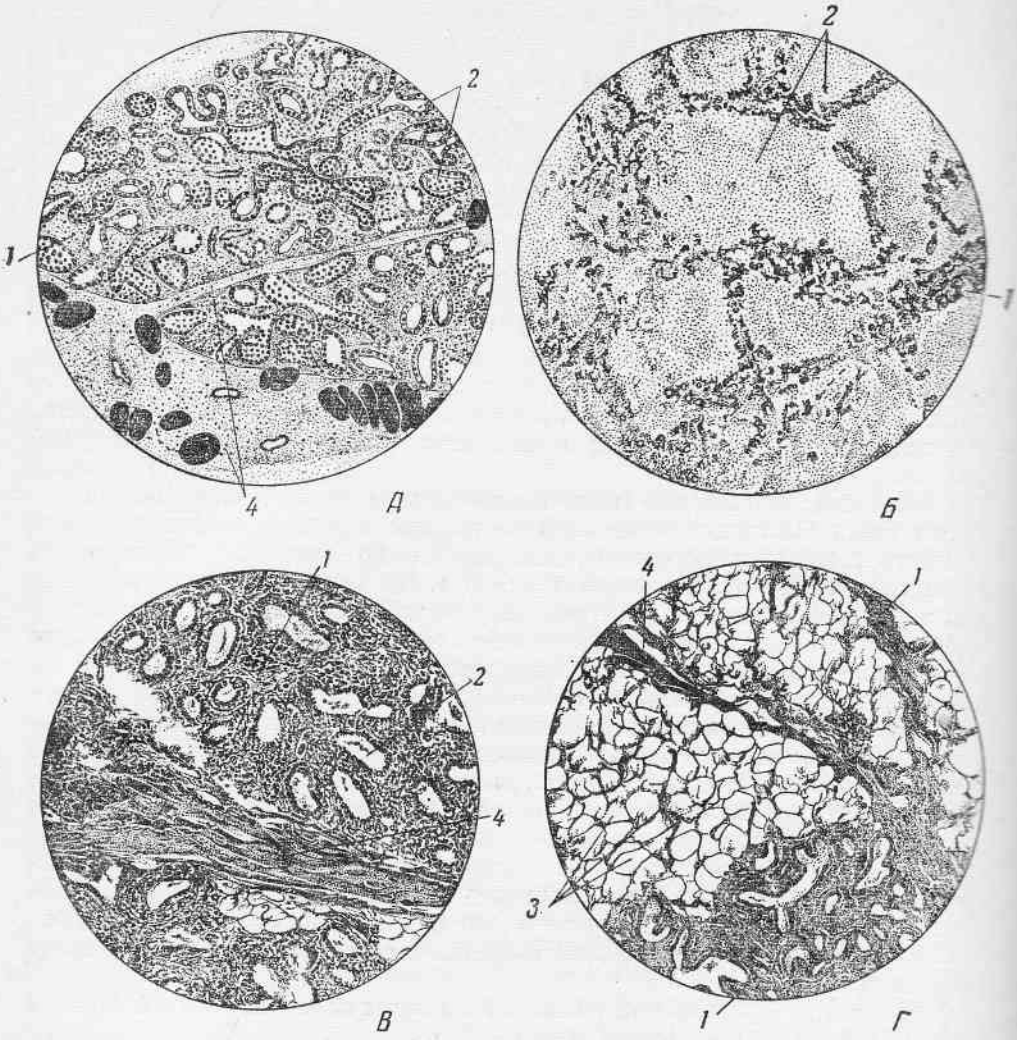


Рис. 172. Молочная железа коровы в состоянии лактации (*А*) и сухостоя (*Б*) и молочная железа телки при обычном (*В*) и обильном (*Г*) кормлении:

1 — внутридольковая соединительная ткань; *2* — трубчатые альвеолы; *3* — жировые клетки; *4* — междольковая соединительная ткань.

У телок и старых коров строма также преобладает над паренхимой (*В*). У хорошо упитанных животных строма увеличивается за счет отложения жира (жировое вымя) (*Г*).

СТРОЕНИЕ МЯКИШЕЙ

Мякиши — pulvini — бывают запястные (заплюсневые), пястные (плюсневые) и пальцевые (рис. 162). Наибольшее практическое значение имеют пальцевые мякиши лошади. Поэтому они подробнее и описываются.

Пальцевый мякиш лошади — pulvinus digitális (рис. 173—*I*, *III*) — форма раздвоенного у основания треугольника, вклинивающегося своей вершиной в подошву копыта (*II*). Его задняя, более эластичная часть со-

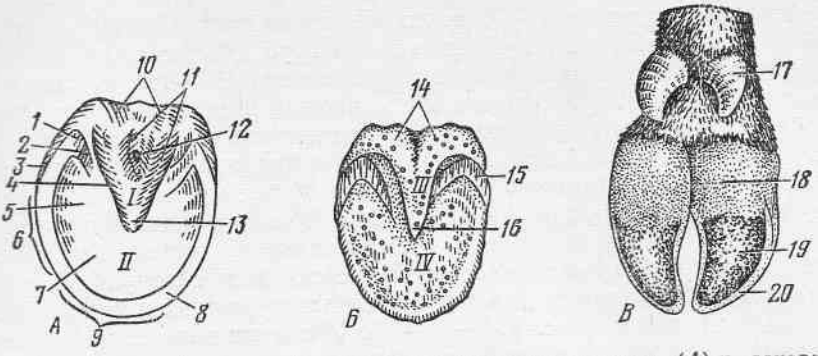


Рис. 173. Роговой слой копытной подошвы и пальцевого мякиша (*А*) и основа кожи копытной подошвы и пальцевого мякиша лошади (*Б*), роговой слой подошвы копытец и пальцевых мякишей крупного рогатого скота (*В*):

I — роговой слой пальцевого мякиша; *II* — роговой слой копытной подошвы; *III* — основа кожи пальцевого мякиша; *IV* — основа кожи копытной подошвы; *1* — угол копытной стенки; *2* — заворотная часть копытной стенки; *3* — задние части копытной стенки; *4* — боковые борозды; *5* — ветви копытной подошвы; *6* — боковые части копытной стенки; *7* — тело копытной подошвы; *8* — подошвенный край копытной стенки; *9* — зацепная часть копытной стенки; *10* — подушка мякиша; *11* — ножки стрелки; *12* — межножковый желоб; *13* — верхушка стрелки; *14* — основа кожи подушки мякиша; *15* — основа кожи заворотной части копытной стенки; *16* — основа кожи стрелки пальцевого мякиша; *17* — висячие (*2* и *5*) пальцы; *18* — пальцевый мякиш; *19* — копытцевая подошва; *20* — копытцевая стенка.

ставляет *подушку мякиша* (*10*), а острая, более упругая, с массивным роговым слоем передняя часть — *стрелку* (*11*). Острый конец стрелки называют верхушкой (*А—13*). Выступающие на подошвенной поверхности роговые валики пальцевого мякиша это *ножки стрелки* (*11*), а находящееся между ними углубление — *межножковый желоб* (*12*). С внутренней стороны рогового слоя мякиша межножковой борозде соответствует *гребень стрелки*.

Пальцевый мякиш, являясь производным кожного покрова, состоит из трех слоев: эпидермиса, основы кожи и подкожного слоя мякиша. *Эпи-*

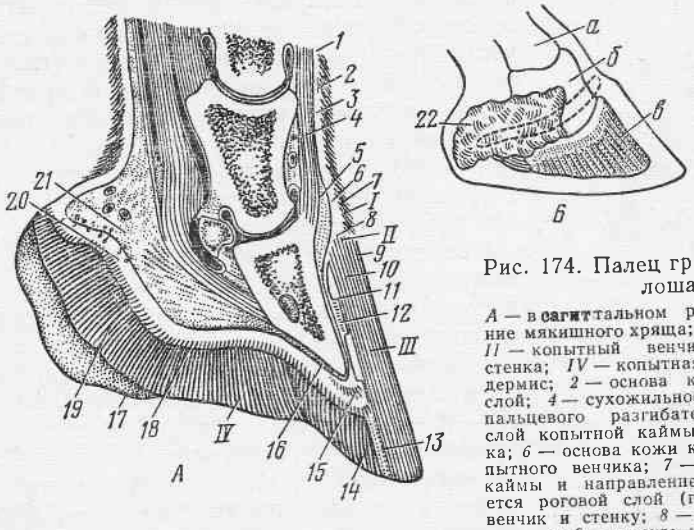


Рис. 174. Палец грудной конечности лошади:

А — в сагиттальном разрезе; *Б* — положение мякишного хряща; *I* — копытная кайма; *II* — копытный венчик; *III* — копытная стенка; *IV* — копытная подошва; *1* — эпидермис; *2* — основа кожи; *3* — подкожный слой; *4* — сухожильное окончание общего пальцевого разгибателя; *5* — подкожный слой копытной каймы и копытного венчика; *6* — основа кожи копытной каймы и копытного венчика; *7* — эпидермис копытной каймы и направление, в котором опускается роговой слой (глазурь) с каймы на венчик и стенку; *8* — эпидермис копытного венчика; *9* — глазурь копытной стенки; *10* — трубчатый рог и направление, в котором он опускается с венчика на стенку копыта; *11* — листочковый рог копытной стенки; *12* — листочковый слой основы кожи копытной стенки; *13* — белая линия; *14* — роговой слой копытной подошвы; *15* — основа кожи копытной подошвы; *16* — надкостница; *17* — роговой слой стрелки пальцевого мякиша; *18* — основа кожи стрелки пальцевого мякиша; *19* — роговой слой подушки пальцевого мякиша; *20* — основа кожи подушки пальцевого мякиша; *21* — подкожный слой подушки пальцевого мякиша; *22* — мякишный хрящ; *а* — путовая кость; *б* — венечная кость; *в* — копытная кость.

дермис пальцевого мякиша — безволосый, имеет роговой, блестящий, зернистый и ростковый слои. В нем находятся трубчатые, свернутые клубком железы, выделяющие секрет жирового характера (*10—13*). В *основе кожи* пальцевого мякиша хорошо развиты сосочковый и сетчатый слои (*14—16*). *Подкожный слой* пальцевого мякиша от подкожного слоя кожного покрова отличается тем, что в нем в большом количестве присутствует жировая и эластическая ткани. Особенно много ее в подушке мякиша, выполняющей преимущественно рессорную функцию. Своеобразным видоизменением подкожного слоя пальцевого мякиша лошади являются парные (латеральный и медиальный) *мякишные хрящи*, прочно сросшиеся с подушкой мякиша. Форма их в виде выпуклых пластинок и одним краем они плотно прирастают к копытной кости (рис. 174—*Б—22*). У старых животных, особенно у тяжеловозов, при неправильной их эксплуатации эти хрящи иногда окостеневают. Мякишные хрящи, охватывая с боков подушку мякиша, доходят проксимальным краем почти до половины венечной кости и хорошо прощупываются с волярной поверхности конечности. С близлежащими костями (копытной, челночной, венечной и путовой) хрящи соединены связками.

У *рогатого скота* и *свиньи* пальцевые мякиши стрелок не имеют, а подушки мякиша у них выражены хорошо (рис. 173—*В—18*). В остальном пальцевые мякиши рогатого скота и свиньи имеют то же строение, что и у лошади. У *собаки* пальцевые мякиши имеются на каждом пальце. Они сильно наплывают на коготь с подошвенной стороны.

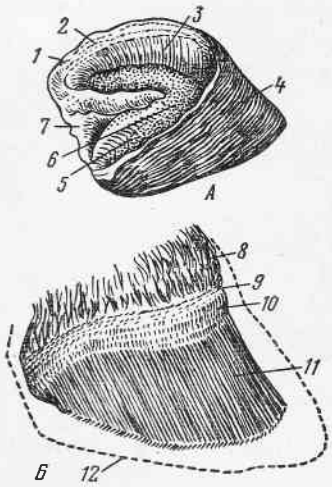


Рис. 175. Роговая капсула копыта и роговая капсула пальцевого мякиша (*А*), основа кожи копыта (*Б*, роговой башмак снят):

1 — роговая кайма; *2* — роговой слой копытного венчика и венечный желоб; *3* — листочковый рог и *4* — трубчатый рог копытной стенки; *5* — заворотная часть роговой стенки; *6* — роговая подошва; *7* — гребень стенки; *8* — волосатая кожа ноги; *9* — основа кожи копытной каймы; *10* — основа кожи копытного венчика, образующая валик; *11* — листочковый слой основы кожи копытной стенки; *12* — контур роговой капсулы копыта.

СТРОЕНИЕ КОПЫТА И РОГА

Копыто — úngula — лошади делят на копытную кайму, копытный венчик, копытную стенку и копытную подошву (рис. 174).

Копытная кайма в виде узкой полосы, около 0,5 см ширины, составляет переход от волосатой кожи конечности к безволосой ее части (*А—I*). *Копытный венчик* шириной около 1,5 см располагается полукольцом ниже копытной каймы, составляя проксимальный край безволосой поверхности копыта (*А—II*). На его роговом слое с внутренней стороны имеется *венечный желоб* (рис. 175—*2*), которому на основе кожи копытного венчика соответствует *венечный валик* (*Б—10*). *Копытная стенка* (рис. 174—*А—III*) — наиболее массивная часть копыта. Составляет переднюю и боковую поверхности копыта, частично заходит на подошвенную поверхность копыта и делится на непарную *зацепную* (рис. 173—*А—9*), парные *боковые передние* (*6*), *боковые задние* (*3*), *заворотные* (*2*) части и *заворотные углы* (*1*). На копытной стенке, доходящей до дистального конца конечности, различают также *подошвенный край* (*8*). На *копытной подошве* (*А—II*), непосредственно опирающейся о почву, различают *тело* (*7*) и подошвенные *ветви* (*5*), между которыми вклинивается пальцевый мякиш, отделяю-

щийся от подошвенных ветвей и заворотных частей копытной стенки *боковыми бороздами*.

Гистологическое строение копыта имеет много общего со строением кожи, но существуют и некоторые отличия, связанные с функциональным различием их.

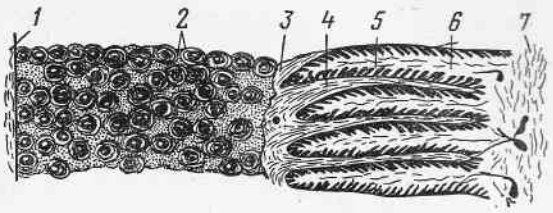


Рис. 176. Схема поперечного разреза стенки копыта:

1 — глазурь; *2* — трубчатый рог, перерезанный поперек; *3* — надлисточковый участок листочкового рога; *4* — листочковый рог; *5* — ростковый слой эпидермиса; *6* — листочковый слой основы кожи; *7* — сетчатый слой основы кожи.

Копытная кайма (рис. 174—*А*—*I*) состоит из эпидермиса, основы кожи и подкожного слоя. *Эпидермис* имеет роговой, зернистый и ростковый слои. Роговой слой безволосый. Опускаясь на копытную стенку, он формирует тонкий блестящий слой — *глазурь копытной стенки* (*А*—*9*; 176—*1*). *Основа кожи* состоит из сосочкового и сетчатого слоев (рис. 174—*А*—*6*). Сосочки сосочкового слоя опущены книзу. *Подкожный слой* каймы развит незначительно (*А*—*5*).

Копытный венчик (*А*—*II*) также имеет эпидермис, основу кожи и подкожный слой. *Эпидермис* безволосый и состоит из рогового, зернистого и росткового слоев. Роговой слой очень толстый, трубчатого строения, наиболее крепкий в копыте и почти непроницаем для воды. Растет он по направлению к подошве копыта, формируя *трубчатый рог* стенки копыта (рис. 176—*2*).

На внутренней поверхности рогового слоя эпидермиса есть углубление — *венечный желоб* (рис. 175 — *А* — *2*). *Основа кожи* копытного венчика (рис. 174—*А*—*6*; 175—*Б*—*10*) имеет сосочковый и сетчатый слои. Сосочки в этой части копыта наиболее длинные, опущены вниз, вследствие чего и роговой слой копытного венчика растет вниз. В основе кожи венчика разветвляется огромное количество сосудов и нервов, обеспечивающих прекрасное кровоснабжение всего этого участка и хорошее ощущение неровностей почвы, на которую ступает копыто. *Подкожный слой* копытного венчика (рис. 174—*А*—*5*) вместе с основой кожи венчика образует *венечный валик* (рис. 175—*Б*—*10*).

Копытная стенка (рис. 174—*III*) по строению значительно отличается от кожного покрова. *Эпидермис* ее лишен волос и состоит из росткового и рогового слоев. Зернистого и блестящего слоев в нем нет (С. Н. Кревер). Ростковый слой эпидермиса основной массой располагается в проксимальной ее части, на границе с венчиком. Продуцируемый им рог в форме листочков — *листочковый рог* (рис. 176—*4*). В ростковом слое эпидермиса копытной стенки находятся не цилиндрические клетки, а кубические, и роговые листочки не являются их производными. Предполагают, что кубические клетки способствуют сползанию сверху вниз рогового слоя, образующегося на границе венчика и копытной стенки. Цвет листочкового рога белый. Его конечный участок на копытной подошве вместе с внутренним пластом трубчатого рога формирует *белую линию*. По ее расположению определяют, где при ковке животного надо забивать гвозди, чтобы они шли в трубчатый рог (латерально от белой линии), а не в основу кожи копытной стенки, богатой сосудами и нервами. Таким образом, копытная стенка имеет три роговых слоя. Листочковый рог (*4*) находится под трубчатым рогом, идущим от копытного венчика, а трубчатый рог (*2*) прикрывается глазурью (*1*), спускающейся с копытной каймы. При этом глазурь у старых животных и у животных, содер-

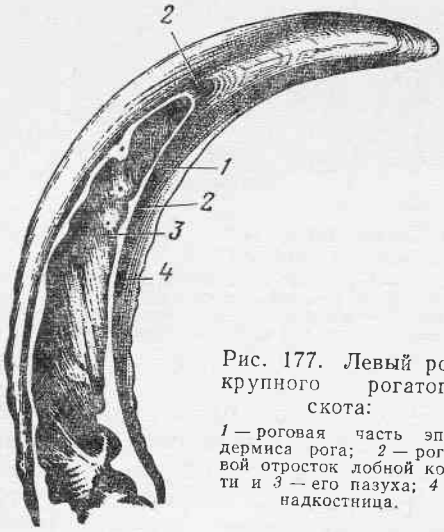


Рис. 177. Левый рог крупного рогатого скота:

1 — роговая часть эпидермиса рога; *2* — роговой отросток лобной кости и *3* — его пазуха; *4* — надкостница.

жащихся в плохих условиях, обычно разрушается, и тогда наружным слоем копытной стенки остается трубчатый рог.

Основа кожи копытной стенки вместо сосочкового слоя имеет листочковый слой (*6*), каждый листочек которого представляет собой как бы слияние ряда сосочков. Между листочками основы кожи копытной стенки и продвигаются роговые листочки ее эпидермиса. На поверхности каждого листочка с обеих сторон располагается ряд более мелких вторичных листочков. Это увеличивает поверхность всех листочков до одного квадратного метра, чем обеспечивается прочное соединение листочкового слоя основы кожи копытной стенки с листочковым рогом ее. *Сетчатый слой* основы кожи копытной стенки (*7*) из-за отсутствия подкожного слоя непосредственно соприкасается с копытной костью. Его внутренняя поверхность, срастаясь с костью, образует *периостальный слой* копытной стенки. Такое прочное соединение основы кожи копытной стенки с копытной костью обеспечивает при действии мышц на копытную кость одновременное и сочетанное движение ее вместе с копытом.

Подкожного слоя копытная стенка не имеет. *Основа кожи* копытной стенки богата нервами и сосудами. При ковке животного гвозди не должны попадать в этот слой.

Копытная подошва (рис. 173—*А—11*) также не имеет подкожного слоя, что способствует прочному сцеплению основы кожи копытной подошвы с копытной костью. *Эпидермис копытной подошвы* (рис. 174—*А—14*), состоящий из рогового, зернистого и росткового слоев, без волос, но обладает мощным трубчатым роговым слоем, по прочности, однако, уступающим трубчатому рогу копытной стенки. Его поверхностные слои представляют крошковатую массу, которая постепенно отпадает, а в случае необходимости ее счищают. *Основа кожи* копытной подошвы (*А—15*) состоит из сосочкового и сетчатого слоев. Внутренняя поверхность сетчатого слоя образует *периостальный слой*, имеющий то же значение, что и соответствующий слой копытной стенки.

Роговые слои всех частей копыта и пальцевого мякиша составляют **роговой башмак.** Остальные части эпидермиса, а также основа кожи и подкожного слоя пальцевого мякиша и копыта в состав рогового башмака не входят. Различные отклонения в содержании животных отражаются на росте рогового башмака и вызывают его деформацию.

Копытца рогатого скота и *свиньи* подобны копыту лошади, разделенному пополам (рис. 173—*В*), не имеют заворотных частей, а подошва их, особенно у мелкого рогатого скота, развита сильнее.

Строение рога. Рога располагаются на костных роговых отростках лобных костей и состоят из двух слоев — основы кожи и эпидермиса. У рогов различают корень, тело и верхушку (рис. 177). *Основа кожи* рога срастается с периостом роговых отростков лобных костей. Она имеет сосочковый и сетчатый слои. Сосочковый слой в различных участках его выражен не-

одинаково. У основания рога сосочки низки и расположены часто, дальше постепенно повышаются, располагаются реже и наклонно к верхушке рога, где находятся самые высокие сосочки. *Эпидермис* рога имеет те же слои, что и эпидермис копыта. Его ростковый слой продуцирует очень прочный трубчатый роговой слой. На росте рогового слоя отражаются различные условия существования животного — усиление или ослабление кормления, здоровое или болезненное состояние, нормальная или ослабленная функция росткового слоя. Усиленная функция росткового слоя ведет к появлению особых наплывов, колец на рогах. Ослабление в развитии рога делает его стенки более тонкими, образует перехват, или кольцо, на роге. У коров каждая стельность сопровождается появлением такого кольца. У многих животных кольца выражены по всей поверхности рога, у крупного рогатого скота, они ясно заметны лишь у корня рога. Верхушка рога у них бывает обычно гладкой и острой.

ВНУТРЕННОСТИ

Одним из основных свойств жизни всякого организма является обмен веществ с окружающей его внешней средой, а также размножение. Поэтому в любом организме имеются различные структуры, обеспечивающие эти процессы. В сложном организме данные процессы совершаются посредством специальных открытых трубкообразных или происшедших из них компактных органов, расположенных внутри тела животного, но сообщающихся с внешним миром и называемых *внутренностями* — viscera (лат.) или splanchna (греч.). Поэтому учение о внутренностях называется *спланхнологией.* К внутренностям относятся системы органов: пищеварения, дыхания, мочеотделения и размножения. Органы пищеварения получают извне и подготавливают для усвоения организмом необходимые для его жизнедеятельности жидкие и твердые питательные вещества и выводят во внешнюю среду неиспользованные остатки пищи. Отработанные вещества, находящиеся в растворенном состоянии, выделяются из организма по системе органов мочеотделения. Органы дыхания снабжают организм кислородом и освобождают от углекислого газа. Органы размножения по происхождению, развитию и строению частично имеют тесную морфологическую связь с внутренностями и сходное с ними строение. Внутренности располагаются в основном в грудной и брюшной полостях, выстланных серозной оболочкой, а также в тазовой полости.

Грудная полость — cávum thorácis — имеет костную основу — грудную клетку. Крышу грудной полости составляют тела грудных позвонков, боковые стенки — ребра, дно — грудная кость с расположенными здесь мышцами. Задней стенкой грудной полости является диафрагма, которая у млекопитающих отделяет грудную полость от брюшной и своим куполом доходит до шестого ребра. Диафрагма, обращенная куполом в грудную клетку, оставляет свободное пространство между нею и реберными стенками (рис. 178). В грудной полости расположены легкие, сердце, пищевод, сосуды, лимфатические узлы, нервы и их сплетения.

Брюшная полость — cávum abdóminis. Крыша брюшной полости образована поясничными позвонками с лежащими под ними мышцами, а передняя стенка — диафрагмой. Боковые стенки и дно полости образуются брюшными мышцами. В каудальной части брюшная полость переходит в тазовую. В брюшной полости находятся желудок, поджелудочная железа, печень, кишечник, почки, мочеточники, большая часть половых органов у самок и часть половых органов у самцов, а также ряд различных сосудов,

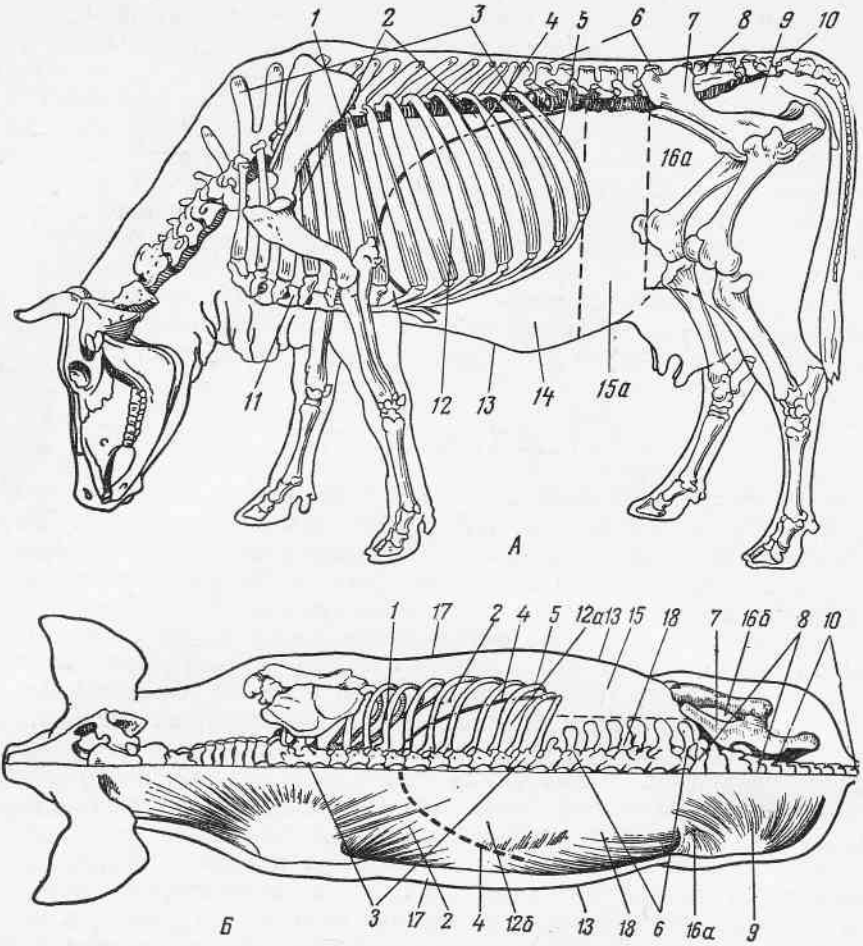


Рис. 178. Схема строения грудной и брюшной полостей:

А — коровы (вид сбоку); *Б* — свиньи (вид сверху); *1* — шестое ребро; *2* — грудная полость; *3* — грудные позвонки; *4* — контуры диафрагмы; *5* — тринадцатое ребро; *6* — поясничные позвонки; *7* — подвздошная кость; *8* — крестцовая кость; *9* — тазовая полость; *10* — хвостовые позвонки; *11* — грудная кость; *12, 12б* — область левого и *12а* — правого подреберий (за диафрагмой); *13* — брюшная стенка; *14* — область мечевидного хряща; *15а* — область левого и *15* — правого подвздохов; *16а* — область левого и *16б* — правого паха; *17* — контуры стенки грудной клетки; *18* — область поясницы.

лимфатических узлов, нервов и их сплетений. Границу между брюшной и тазовой полостями составляют подвздошные и лонные кости.

Тазовая полость — cávum pelvis. Крышу тазовой полости образуют тела крестцовых и первых хвостовых позвонков с расположенными здесь мышцами. Боковые стенки и дно тазовой полости формируются костями тазового пояса и связками, соединяющими его с крестцовой костью и первыми хвостовыми позвонками. В тазовой полости находятся конечные участки системы органов пищеварения, мочеотделения и размножения самок и некоторые участки системы органов размножения самцов.

Серозные полости. На ранней стадии эмбриогенеза млекопитающих спланхнотомы мезодермы расщепляются на *париетальные* (прилежащие к стенкам) и *висцеральные* (прилежащие к внутренним органам) листки, между которыми образуется парная полость — целом (рис. 179—*1*, *4*). За счет

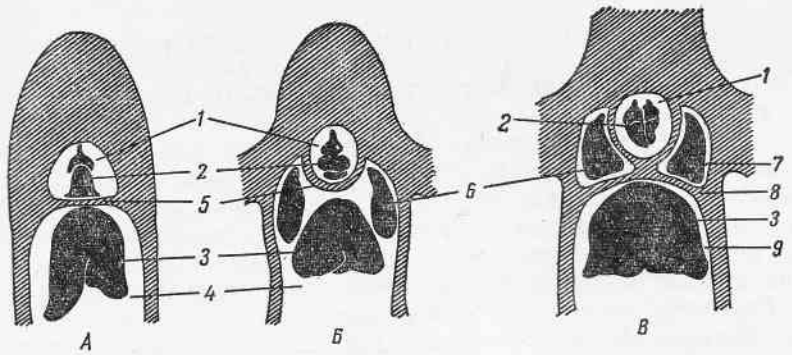


Рис. 179. Схема развития серозных полостей тела:

А — у рыб; *Б* — у амфибий и рептилий; *В* — у млекопитающих; *1* — головной целом — околосердечная полость; *2* — сердце; *3* — печень; *4* — туловищный целом; *5* — поперечная перегородка; *6* — легкие; *7* — плевральная полость; *8* — диафрагма; *9* — перитонеальная полость.

этих листков формируются *серозные оболочки*, а целом превращается в ряд *серозных полостей*. Висцеральные листки правой и левой серозных полостей, сближаясь между собой над и под кишечной трубкой, формируют *дорсальную* (рис. 180—*10*) и *вентральную* (*11*) брыжейки, удерживающие кишечную трубку (*5*) в подвешенном состоянии.

Внутренности, развиваясь вне серозной полости, сдавливают ее до узких щелевидных пространств.

Развивающееся сердце (рис. 179—*2*) с сосудами отделяет от первоначальной парной серозной полости непарный *головной целом*, который превращается в *околосердечную полость*, а серозная оболочка, формирующая ее, получает название *перикарда*. Оставшаяся часть парных серозных полостей называется *туловищным целомом* (*4*). Диафрагма (*8*) разделяет туловищный целом на два отдела — передний и задний. Передний парный отдел, находящийся в грудной полости, окружает легкие и образует две *плевральные полости* (*7*), а их серозная оболочка называется *плеврой* (pleura). Задний отдел в значительной мере теряет вентральную брыжейку, вследствие чего образуется одна непарная *брюшинная*, или *перитонеальная* (*9*), полость, а серозная оболочка, ее формирующая, называется *брюшиной* — peritonaeum.

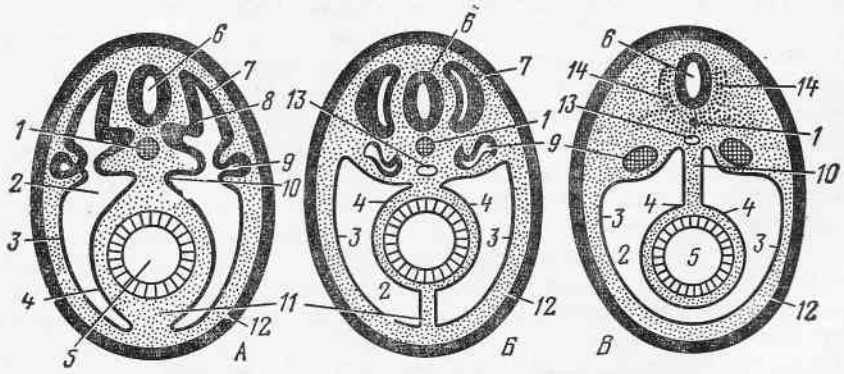


Рис. 180. Схема развития перитонеальной полости:

А — ранняя стадия; *Б* — последующая стадия; *В* — окончательная стадия; *1* — хорда; *2* — брюшинная (перитонеальная) полость; *3* — париетальный и *4* — висцеральный листки серозной оболочки; *5* — кишечник; *6* — нервная трубка; *7* — миотом; *8* — склеротом; *9* — мочеполовые органы; *10* — дорсальная брыжейка; *11* — вентральная брыжейка; *12* — наружная стенка тела; *13* — аорта; *14* — зачаток хрящевого позвонка.

ТИПЫ СТРОЕНИЯ ВНУТРЕННОСТЕЙ

Системы внутренностей слагаются из полых, трубкообразных и компактных органов.

Трубкообразные органы. Несмотря на резкие различия в строении, зависящие от функции, трубкообразные органы имеют вместе с тем черты общности. У них, как показывает название, есть полость и стенка. Стенка состоит из нескольких слоев, называемых также оболочками: 1) слизистая — самая внутренняя; 2) мышечная; 3) наружная — адвентиция, или в большинстве случаев серозная оболочка (цв. табл. VI).

1. **Слизистая оболочка** — túnica mucósa (*I*) — называется так потому, что она постоянно овлажнена секретом своих желез. В разных трубкообразных органах слизистая выполняет разнообразные функции и потому имеет наибольшее по сравнению с другими оболочками различие в строении. Тем не менее в строении слизистой любого органа можно подметить и единообразие. Так, внутренний, обращенный в просвет органа слой всегда представлен эпителием. Под ним находится соединительнотканная, или собственная, пластинка (lamina própria mucósae). Кроме того, в слизистой многих трубкообразных органов имеется также третий слой—мышечная пластинка—lamina muscularis mucósae.

Эпителиальный слой слизистой оболочки в местах, наиболее подверженных воздействию внешней среды (начальный участок носовой полости, ротовая полость, часть глотки, пищевод, конец прямой кишки, мочеполовое преддверие), состоит из плоского многослойного эпителия. Слизистая оболочка этих участков трубки похожа на кожу и называется слизистой *оболочкой кожного типа.* В противоположность ей различают слизистую *оболочку кишечного типа*, где эпителий однослойный цилиндрический (желудок, тонкий отдел кишечника, большая часть дыхательных путей и т. д.).

Собственная пластинка слизистой оболочки, или основа слизистой оболочки, — lamina propria — состоит из рыхлой соединительной ткани, богато снабжена кровеносными сосудами, нервными окончаниями и нервными сплетениями. Просвечивающие через эпителий кровеносные сосуды придают нормальной слизистой оболочке светло-розовый оттенок. Многие органы, например желудок, кишечник и др., в основе слизистой оболочки имеют простые, иногда слабо ветвящиеся железы. Эти железы выделяют или специфический секрет (пищеварительные соки, выделения маточных желез и др.), или слизь, увлажняющую поверхность слизистой оболочки.

Мышечная пластинка слизистой оболочки — lamina musculáris mucosae (*9*) — имеется в тех местах, где слизистая оболочка способна собираться во временные складки и вновь растягиваться. В местах же, где слизистая оболочка неподвижна (десны, нёбо и др.), эта пластинка отсутствует и основа слизистой плотно прилегает непосредственно к надкостнице, надхрящнице или мышечному слою.

В ряде органов слизистая оболочка или ее эпителий, дифференцируясь, дает ряд производных. К их числу относят кишечные ворсинки (*1*), различные пристенные и застенные железы (*7*), некоторые железы внутренней секреции.

Подслизистая основа — tela submucosa (*II*) — состоит из рыхлой соединительной ткани и имеется там, где лежащая над ней слизистая оболочка способна собираться в складки. В подслизистой основе располагаются сосуды и нервы, а в некоторых органах и сложные железы (двенадцатиперстная кишка).

2. **Мышечная оболочка** — túnica muscularis (III) — состоит преимущественно из гладкой мышечной ткани и имеет два слоя: внутренний слой — с круговым расположением мышечных пучков (*10*) и наружный слой — с продольным их направлением (*11*). Поочередное сокращение круговых и продольных мышечных пучков ведет к тому, что трубкообразный орган то расширяется, то сужается, то удлиняется, то укорачивается, обеспечивая таким образом постепенное продвижение своего содержимого. Такое изменение стенок трубки, напоминающее передвижение дождевого червя, называется червеобразным или перистальтическим, а процесс — перистальтикой. Круговой мышечный пласт в некоторых местах развит особенно сильно и формирует констриктор, или *сфинктер*, сужающий просвет органа. В отдельных участках трубки встречаются косо расположенные мышечные пучки (желудок). В тех трубках, где проходят газообразные вещества, мышечная ткань в большей или меньшей мере замещена соединительной или хрящевой, иногда даже костной тканью, что обеспечивает постоянное зияние трубки и беспрепятственное движение воздуха по ней (органы дыхания).

3. **Наружная оболочка**, или адвентиция, — túnica adventitia — выполняет функцию укрепления трубки в определенном положении и связывает ее с соседними органами. Адвентиция состоит из рыхлой соединительной ткани.

Органы, расположенные в грудной, брюшной и начальной части тазовой полости, снаружи покрыты серозной оболочкой.

Серозная оболочка — túnica serósa (IV) — состоит из двух слоев. Глубокий ее слой, примыкающий к мышечному слою, является соединительнотканным и составляет собственную пластинку серозной оболочки (основу серозной оболочки). Наружный слой состоит из однослойного плоского эпителия — *мезотелия*, выделяющего серозную жидкость. Овлажняя стенки серозной полости, она уменьшает трение между органами и тем облегчает их смещение относительно друг друга — в этом основная функция ее. Серозная оболочка очень быстро реагирует на различные раздражения. Серозная оболочка не только покрывает органы снаружи (висцеральный листок), но и выстилает стенки серозных полостей изнутри (париетальный листок).

В различных местах тела серозная оболочка называется различно. Так, серозная оболочка органов дыхания называется плеврой, сердца — эпикардом и перикардом, брюшной полости — брюшиной, в составе которой, в свою очередь, различают брыжейку, серозную оболочку органов. Короткие части брюшины, переходящие со стенок брюшной полости на органы или с органа на орган, называются *связками*. Часть брюшины, переходящая с печени на малую кривизну желудка, составляет *малый сальник*, а часть ее, переходящая с большой кривизны желудка на кишечник, — *большой сальник*. Серозная оболочка семенников образует влагалищные оболочки их. Подробнее серозные оболочки описаны при рассмотрении соответствующих органов.

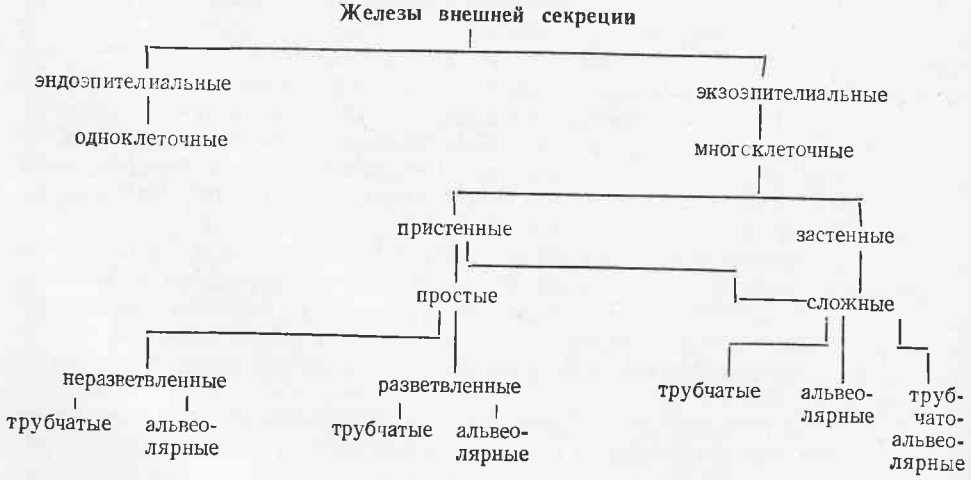
Происхождение оболочек полых органов различно. Эпителий слизистой оболочки развивается в большинстве случаев из энтодермы, реже из эктодермы. Основа слизистой, подслизистая, мышечная оболочка, адвентиция и соединительнотканная основа серозных оболочек развиваются из мезенхимы. Мезотелий серозной оболочки образуется из спланхнотомов мезодермы.

С работой трубкообразных органов неразрывно связаны железы внешней секреции, имеющие с ними и тесную морфологическую связь.

Железы —морфологические образования, способные вырабатывать специфические вещества — секреты или инкреты, необходимые для жизни всего организма. У большинства желез вырабатываемые ими вещества направляются по специальному выводному протоку в просвет полых органов (рот, желудок, кишка и пр.), из которых они произошли, или на поверхность тела. Эта группа желез называется *железами внешней секреции*, а их выделения — *секретом*. Часть других желез, развившихся таким же путем, но потерявших связь с полостными органами, выделяет специфические вещества во внутреннюю среду организма (в кровь), они лишены выводных протоков и являются *железами внутренней секреции*, или *инкреторными органами*, а их выделения — *инкретом*.

Развитие желез внешней секреции. Эти железы являются производными эпителия, развиваются путем инвагинации (впячивания) эпителиального покрова. Если впячивающийся эпителий не выходит за пределы стенки органа, то из него образуются внутристенные, или пристенные, железы (железы стенки желудка и др.). Если же впячивающийся эпителий выходит за пределы стенки того или другого органа, из него развиваются внестенные, или застенные, железы (слюнные железы, печень, поджелудочная железа). Зачаток железы, то есть впятившийся эпителий, имеет вид сплошного тяжа, который может давать боковые ветви. На концах боковых ветвей образуются утолщения, представляющие собой скопления эпителиальных клеток. Каждое утолщение дает в дальнейшем *концевой отдел железы*, где будет происходить выработка секрета, а остальная часть тяжа превратится в *выводной проток железы*. Превращение начинается с того, что в центре тяжа образуется канал — *просвет выводного протока*; в зачатках концевых отделов благодаря перемещению клеток также образуются *полости*. В них выделяется секрет, вырабатываемый клетками стенок концевого отдела. Секрет, вырабатываемый клетками стенки железы, поступает в ее просвет, а так как последний сообщается с полостью органа, из эпителия которого развилась железа, то секрет из железы изливается в эту полость. Железистые клетки концевого отдела вырабатывают секрет за счет продуктов, поступающих из крови. Деятельность их регулируется нервной системой.

Классификация желез внешней секреции. Железы внешней секреции отличаются друг от друга строением, характером вырабатываемого секрета, и, наконец, способом его выделения. Перечисленные признаки положены в основу классификации желез внешней секреции:



Одноклеточные железы широко распространены у низших организмов, у млекопитающих они встречаются в виде так называемых бокаловидных клеток, рассеянных среди обычных эпителиальных клеток трахеи, бронхов и кишечника (рис. 181). Вне эпителия одноклеточные железы не встречаются, а потому и называются эндоэпителиальными. Процесс секреции в одноклеточной бокаловидной железе совершается следующим образом.

Вначале одноклеточная железа мало чем отличается от окружающих клеток. По мере накопления секрета клетка раздувается, тогда как базальная ее часть, где находятся органеллы и ядро, почти не увеличивается в размере. В результате клетка приобретает форму бокала, в ножке которого находится ядро, а в расширенной части — секрет. Под давлением секрета апикальный конец клетки разрывается, и секрет выходит из железы.

Многоклеточные железы (рис. 182) в отличие от одноклеточных, никогда не лежат целиком в эпителии, а размещаются в более глубоких слоях стенки органов, то есть экзоэпителиально. Многоклеточные железы, в свою очередь, делятся на пристенные, расположенные в стенке органа, из эпителия которого они образованы, и застенные, расположенные за пределами стенки органа и связанные с ним лишь протоком. Пристенные железы могут быть простыми и сложными.

При развитии *простой железы* эпителиальный зачаток мало или совершенно не ветвится. Поэтому у вполне развившейся простой железы выводной проток никогда не ветвится или совсем отсутствует, а концевой отдел иногда может ветвиться (рис. 183).

По форме секретирующего отдела простые железы могут быть альвеолярными, трубчатыми и трубчато-альвеолярными. Если секретирующий отдел железы в форме округлого пузырька, то железу называют *альвеолярной*. К такому типу относят сальные железы кожи. Если же секретирующие

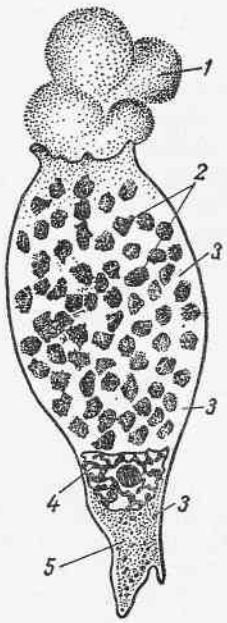


Рис. 181. Схема строения одноклеточной бокаловидной железы:
1 — отделяющаяся через разрыв клетки слизь; *2* — слизистый секрет внутри тела клетки; *3* — цитоплазма; *4* — ядро; *5* — ножка клетки.

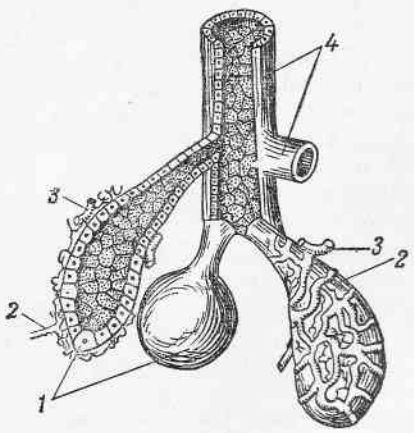


Рис. 182. Схема строения сложной железы:
1 — концевые отделы (вскрытый и невскрытый); *2* — нервы; *3* — кровеносные сосуды; *4* — выводной проток железы.



Рис. 183. Различные формы желез:

1 — альвеолярная; *2* — альвеолярная ветвящаяся; *3* — трубчатая; *4* — трубчатая ветвящаяся; *5* — трубчато-альвеолярная; *6* — альвеолярная; *7* — трубчатая; *8* — трубчато-альвеолярная (черным изображены концевые отделы, белым оставлены выводные протоки).

отделы железы имеют форму химической пробирки, то железы называют *трубчатыми*. Примером трубчатых желез могут служить фундальные железы желудка, общекишечные (либеркюновы) железы, маточные железы и др. Простые железы обычно довольно короткие и не выходят за пределы слизистой оболочки.

При развитии *сложной пристенной железы* впятившийся тяж эпителиальных клеток ветвится, и в каждой ветке образуется своя полость. Эти полости сообщаются с главным выводным каналом, развивающимся в основном стволе тяжа (рис. 182, 183). В результате в сформировавшейся сложной железе различают концевые отделы и ветвящийся выводной проток. Концевые секреторные отделы имеют те же разновидности форм, что и у простых желез. Выводные протоки служат для проведения секретов из концевых отделов на поверхность тела животного или на поверхность слизистой оболочки органов. Клетки стенок выводных протоков обычно секрета не вырабатывают. Выводные протоки могут быть различной длины и степени ветвления. Пристенные сложные железы лежат обычно глубже простых, в подслизистом слое трубкообразных органов. Например, в подслизистом слое расположены железы двенадцатиперстной кишки (бруннеровы железы). Застенные железы построены по типу компактных органов. Их паренхима состоит из железистой ткани, образованной из эпителия, а строма из соединительной ткани, в которую как бы погружена железистая часть. Характер концевых секреторных отделов такой же, как и у простых желез.

По *характеру секрета* различают слизистые, серозные и смешанные железы внешней секреции. Секрет слизистых желез содержит большое количество белкового вещества — муцина, который придает секрету вязкость и тягучесть. В слизистых железах секрет обычно заполняет всю клетку, оттесняя ядро и цитоплазму к базальному ее концу. Секрет серозных желез представляет собой прозрачную жидкость, которая в виде небольших капелек размещается в клетке более или менее равномерно, не влияя на положение ядра.

Выделение секрета из железистых клеток может происходить тремя способами (рис. 184). 1. Без нарушения целостности клетки — *мерокриновый тип секреции*. Большинство желез относят к такому типу секреции. 2. Частичное разрушение клетки — *апокриновый тип секреции*. Если с продуктами секреции отделяется апикальная часть цитоплазмы клетки, такая секреция называется *макроапокриновой*. Если от клетки отделяются микроворсинки, наполненные секретом, секреция называется *микроапокриновой*. Апокриновая секреция свойственна некоторым потовым железам, молочной железе, мускусным железам ряда животных. 3. Полное разрушение клетки с превращением продуктов распада клеток и синтезированных в клетках веществ в секрет железы — *голокриновый тип секреции*. Восстановление железистой ткани происходит за счет камбиальных элементов, всегда имеющихся в такой железе. Голокриновыми являются сальные железы кожи.

Компактные органы не имеют полостей. Они состоят из стромы и паренхимы.

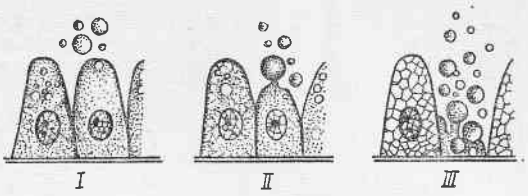


Рис. 184. Схема типов секреции:
I — мерокриновая; *II* — апокриновая; *III* — голокриновая железы.

Строма составляет остов органа и образована рыхлой соединительной тканью. Основными частями стромы являются: 1) капсула, покрывающая орган снаружи; 2) соединительнотканные прослойки, разбивающие обычно орган на дольки и называемые междольковыми прослойками или трабекулами, и 3) внутридольковые прослойки, отходящие от междольковых прослоек в виде очень нежных тяжей.

Строма — проводник расположенных в массе соединительной ткани кровеносных и лимфатических сосудов и нервов, обеспечивающих связь органа с организмом.

Паренхима — организованная специфическая ткань, составляющая главную массу долек. Чаще всего специфической тканью является эпителий, вид и характер деятельности которого в разных органах различен. Так, он образует балки долек печени, нейфроны почек, железистую ткань всех застенных желез и т. д.

1. СИСТЕМА ОРГАНОВ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Система органов пищеварения обеспечивает захват животным корма, его механическую и химическую обработку до состояния растворов, способных проходить через стенки пищеварительных органов и кровеносных сосудов, и выведение из организма неусвоенных твердых пищевых масс. Необходимые для деятельности органов пищеварения питательные вещества и кислород доставляются системами органов кровообращения и дыхания. Система пищеварения тесно связана также с системой органов произвольного движения, позволяющей животному приближаться к корму, захватывать его, измельчать и проталкивать из ротовой полости в дальнейшие участки пищеварительного тракта. Регулирует деятельность системы органов пищеварения, ее взаимодействие с другими системами нервная система. Следовательно, система органов пищеварения, обеспечивая процессы обмена веществ, находится в тесной связи со всеми системами организма.

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О РАЗВИТИИ СИСТЕМЫ ОРГАНОВ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Поступление пищи у первичных многоклеточных организмов, по-видимому, происходило в полость, образованную энтодермальными клетками, как это имеет место у современной гидры (рис. 185). Захват пищи и удаление из организма продуктов жизнедеятельности происходили через одно и то же *ротовое отверстие*. Пищеварение было внутриклеточное. В дальнейшем из эктодермы впереди энтодермальной полости развились дополнительные приспособления для захвата пищи, образовалась *ротоглотка* и выделилась собственно *пищеварительная кишка*. В стенках этой кишки появились затем различные выпячивания внутрь кишечной полости, увеличившие площадь соприкосновения с пищевыми массами. Кишка начала удлиняться, изгибаться, в толще ее стенки образовались *железы*. Процесс пищеварения из внутриклеточного перешел в ферментативный, так как пищеварительные железы начали выделять в просвет пищеварительной кишки секреты, способствующие химической обработке пищевых масс. Процесс химической обработки и всасывания в удлинившейся кишке стал обеспечиваться лучше. Путем слияния впяченного эктодермального участка задней части тела с конеч-

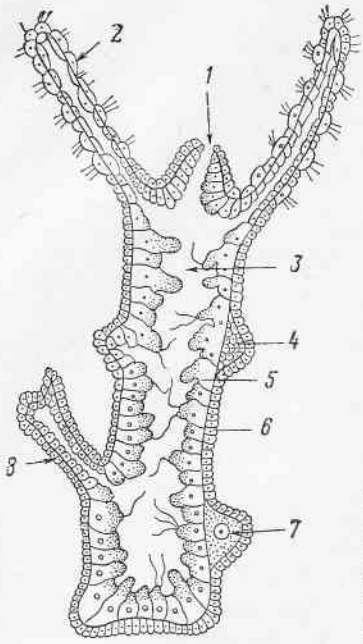


Рис. 185. Полусхема строения гидры:

1 — первичный рот; *2* — щупальцы; *3* — пищеварительная полость; *4* — мужские гонады; *5* — энтодерма; *6* — эктодерма; *7* — женские гонады; *8* — почки бесполого размножения.

ной энтодермальной частью кишки и прорыва или рассасывания их в этом месте образовалось второе выходное, или *анальное, отверстие* кишечной трубки.

В дальнейшем пищеварительная кишка разделилась на три части (рис. 186). Таким образом сформировались головная кишка, или ротоглотка (*1*), передняя (*3, 5*), средняя (*7*), задняя (*16, 30, 31*) кишки.

В ротовой полости на ранней ступени филогенеза появились *зубы*, выполняющие функцию захватывания и удержания пищи. Они имели форму конуса с острой вершиной, были весьма многочисленны и располагались по всей ротовой полости, образуя как бы частокол. Заглатываемая животным вода через него свободно вытекала обратно, а твердая пищевая масса и живые существа задерживались в ротовой полости. Такие зубы отличались однообразием формы, многочисленностью, слабым соединением с подлежащими образованиями. Они относятся к многосменным (полифиодонтным) зубам. С выходом животных на сушу челюсти их укоротились, число зубов уменьшилось, а приспособление животных к иным условиям питания привело к определенной концентрации зубов на двух аркадах, к их уплотнению, меньшей сменяемости и к более прочному соединению с глубжележащими образованиями. При этом одни из них утратили способность замены другими. Эти зубы получили название *постоянных* (монофиодонтные). Другие зубы — *молочные* — сохранили возможность заменяться вторым поколением зубов (постоянными), их называют *двусменными* (дифиодонтными).

В связи с различной функцией, выполняемой зубами в разных условиях существования животных, форма их также в значительной мере дифференцировалась. Одни из них, выполняя функцию схватывания, удерживания, разрывания добычи, сохранили коническую форму — *клыки*. Другие, обеспечивая отрывание, срезание корма, приобрели острую режущую форму — *резцы*. Наконец, третьи, широкие зубы приспособились к дроблению или растиранию пищи, их называют *коренными* или мелющими. Коренные зубы по форме трущейся поверхности и по связи с предполагаемым постепенным усложнением их функции разделяют на типы: первичнозубчатые, трехзубчатые, трехбугорковые, или тупобугорковые, складчатые, лунчатые. Эта разнородность (гетеродонтность) зубной системы имела огромное значение в эволюции млекопитающих.

Существует две теории развития зубов в филогенезе. По одной из них предполагается, что зубы всех типов исторически развились из примитивного конического зуба путем постепенного его усложнения (рис. 187). На таком зубе вначале появились два дополнительных конуса меньшей величины, затем все три конуса выровнялись, переместились, у одних зубов стали более тупыми, у других, сросшись, образовали складчатую или лунчатую поверхность. В последнее время эта *теория дифференциации* зубов в филогенезе оспаривается, ей противопоставляется *теория срастания*. По этой теории, зубы различных типов образовались в результате слияния отдельных простых конических зубов в целые комплексы. Эта теория, общепризнанная для объяснения происхождения сложных зубов низших позвоночных, подтверждается онтогенетическими исследованиями и в отношении некоторых высших позвоночных (Б. С. Матвеев).

В *кишечной трубке* в процессе филогенеза позвоночных произошли следующие изменения. Передняя кишка разделилась на пищевод (рис. 186—*3*) и расширенный мешок пищеварительной трубки — желудок (*5*), а у некоторых животных из расширения данной части кишки перед входом ее в грудную полость образовался еще *зоб*. *Средняя кишка* (*7*) значительно удлинилась, разделилась на двенадцатиперстную, тощую и подвздошную кишки, в ней сформировался ряд желез. *Задняя кишка* (*16*) также несколько удлинилась и образовала небольшое выпячивание — зачаток слепой кишки. В конечный отдел задней кишки открылись выводные протоки органов мочеотделения и размножения, образовалась *клоака* (*12*). У млекопитающих наибольшие изменения произошли в задней кишке. Она сильно удлинилась и разделилась на три кишки: *сле-*

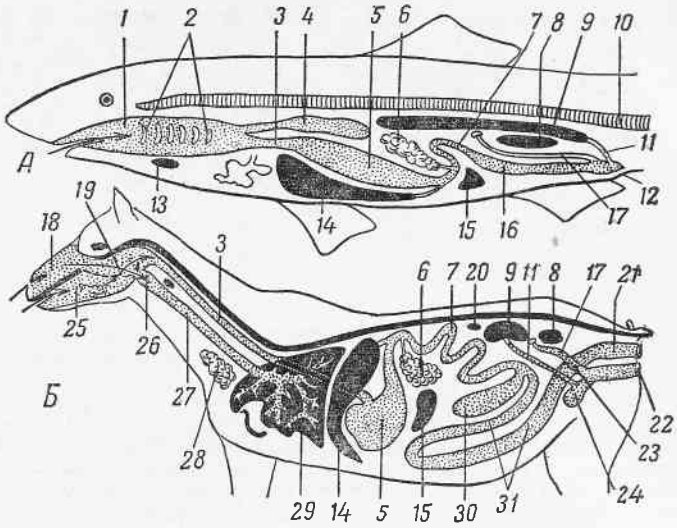


Рис. 186. Схема расположения внутренних органов у позвоночных:

А — водных; *Б* — наземных; *1* — ротоглотка; *2* — жабры; *3* — пищевод; *4* — плавательный пузырь; *5* — желудок; *6* — поджелудочная железа; *7* — средняя кишка; *8* — яичники; *9* — почки; *10* — осевой скелет туловища; *11* — мочеточник; *12* — клоака; *13* — щитовидная железа; *14* — печень; *15* — селезенка; *16* — задняя кишка; *17* — яйцевод; *18* — носовая полость; *19* — глотка; *20* — надпочечник; *21* — прямая кишка; *22* — мочеполовое преддверие; *23* — матка; *24* — мочевой пузырь; *25* — ротовая полость; *26* — гортань; *27* — трахея; *28* — вилочковая железа; *29* — легкое; *30* и *31* — задняя кишка (*30* — слепая и *31* — ободочная).

лую (*30*), *ободочную* (*31*) и *прямую* (*21*). Задняя кишка у млекопитающих, за исключением однопроходных, отделилась от выводных путей органов мочеотделения и размножения, которые стали открываться самостоятельно, а не в клоаку, потерявшую свое значение.

Длина кишечника находится в тесной связи с видом пищи. Животные, питающиеся концентрированными кормами, обладают более коротким кишечником по сравнению с животными, питающимися грубыми кормами, бедными питательными веществами. Так, у льва, питающегося мясом, развернутым кишечником можно обогнуть продольно туловище 3 раза, у собаки — 5 раз; у медведя, питающегося и растительной пищей, — 5,5 раза, у человека — 6 раз, у свиньи — 15 раз (длина его доходит до 23,5 м), у травоядных животных кишечник гораздо длиннее. У лошади развернутым кишечником можно обогнуть туловище 10 раз (длина его достигает 30 м), у крупных жвачных — 20 раз (длина до 57 м) и у мелких жвачных — 25—28 раз. Длина кишечника связана с характером корма, используемого животным в первый период постфетального развития.

Так, по данным Н. П. Чирвинского, длина кишечника овец, рано отнятых от матерей и получавших после отъема больше грубого корма, превышала длину их тела в 44—51 раз. Длина же кишечника овец, содержавшихся дольше под матерью и получавших после отъема много концентрированного корма, превышала длину их тела только в 33—38 раз. Это различие в длине кишечника, связанное с родом пищи, отражается не только на его величине, но и на развитии отдельных кишок. Слепая кишка, например, отсутствует у животных, питающихся в основном животной пищей (мясоядные, медведи); она мала у животных, питающихся смешанной пищей (яйцеродные, сумчатые насекомоядные, некоторые хищники и приматы), и, наоборот, велика у травоядных (сумчатые травоядные, копытные, грызуны). У некоторых рыб, амфибий и птиц две слепые кишки.

Кишечная трубка, или кишка (лат. — intestinum; греч. — énteron), в *ранний период развития зародыша* является замкнутой и состоит из эндодермы и висцерального листка мезодермы с расположенным между ними слоем мезенхимы. В дальнейшем она соединяется с впячивающимися с разных сторон ротовой и заднепроходной ямками.

Ротовая ямка образуется впячиванием эктодермы, которая соприкасается со слепым концом кишки. На месте их схождения образуется *глоточная перепонка*, состоящая из эктодермы и энтодермы. В дальнейшем эта перепонка утончается, а затем и

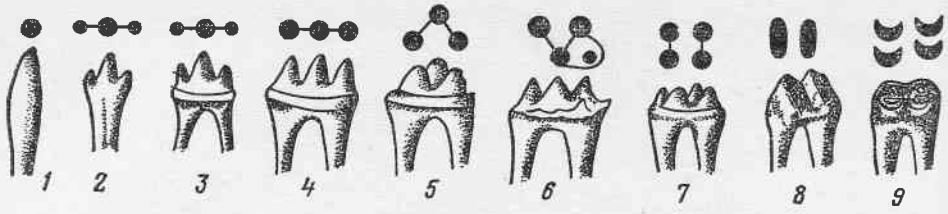


Рис. 187. Схема филогенеза зубов и их типы:

1 — простой конический; *2, 3* — трехзубчатый с неравномерными зубцами; *4* — трехзубчатый с равномерными зубцами; *5* — трехбугорчатый; *6, 7* — четырехбугорчатый; *8* — складчатый; *9* — лунчатый.

разрывается, вследствие чего устанавливается сообщение между ротовой полостью и кишкой. Остатки от разорванной перепонки превращаются в *первичные нёбные занавески*.

Ротовая ямка окружается при этом пятью валиками. Расположенный над ямкой лобный отросток включает в себя полость нервной трубки. С боков и снизу ротовой ямки лежат парные верхнечелюстные и нижнечелюстные отростки, развивающиеся из соединительной ткани. Разделяющие их бороздки соответствуют будущим углам рта. Между ямкой заднего прохода и кишкой возникает *заднепроходная* (запирательная) *перепонка*, состоящая из тех же пластов зародышевых листков, которые находятся на месте образования рта. Связь между заднепроходной ямкой и кишкой устанавливается или путем разрыва запирательной перепонки, или путем расхождения клеток, образующих эту перепонку.

Дальнейшие превращения кишечной трубки. При возникновении кишечная трубка располагается под хордой и связана с ней и с первичными сегментами соединительной тканью.

Кишечная трубка, вначале короткая и прямая, начинает удлиняться, образуя изгибы и местами изменяя диаметр (рис. 188). Появляется расширение кишечной трубки в участке, прилегающем к дыхательному отделу, — закладка желудка. Из кишечной трубки выделяется передняя кишка: пищевод (*4*) и желудок (*8*). Затем дорсальная стенка желудка выпячивается по направлению к хорде, а вентральная, наоборот, впячивается внутрь желудка. Таким путем возникают *большая и малая кривизна желудка*. Остающаяся часть кишки, разрастаясь, образует два колена, подвешенных на брыжейке. Одно из них — *нисходящее* (*11*) направлено от желудка каудо-вентрально. Противоположным концом оно подходит к брюшной стенке и сообщается с *желточным протоком* (*19*). Другое колено — *восходящее* (*15*), являясь продолжением первого, идет от брюшной стенки в каудо-дорсальном направлении. У позвоночного столба оно поворачивается к заднему проходу. Неподалеку от начала второго колена в нем образуется новое выпячивание — *закладка слепой кишки* (*14*). Таким путем остающаяся часть кишечной трубки делится на *среднюю кишку* (до закладки слепой кишки) и *заднюю кишку* (от закладки слепой кишки и до конца кишечной трубки).

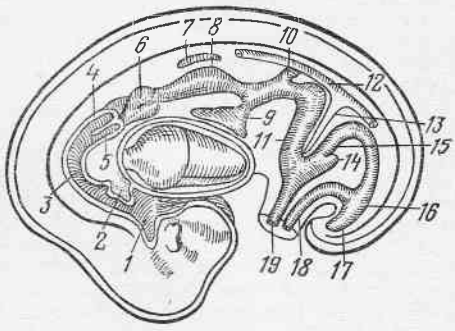


Рис. 188. Положение кишечной трубки у зародыша:

1 — полость примитивного рта; *2* — язык; *3* — глотка; *4* — пищевод; *5* — зачаток трахеи; *6* — зачаток легких; *7* — селезенка; *8* — желудок; *9* — печень; *10* — зачаток поджелудочной железы; *11* — нисходящее колено первичной кишечной петли; *12* — отрезок аорты; *13* — краниальная брыжеечная артерия; *14* — зачаток слепой кишки; *15* — восходящее колено первичной кишечной петли; *16* — клоака; *17* — хвостовая кишка; *18* — урахус; *19* — желточный проток.

В процессе развития желудок плода и петли средней кишки делают два поворота. Первый поворот совершается на 180° по продольной оси справа налево, вследствие чего большая кривизна желудка смещается вентрально, а малая кривизна — дорсально. Второй поворот желудка происходит тоже справа налево, но по вертикальной оси, в результате чего входная часть — кардиа перемещается в левую сторону; выходная часть — пилорус, двенадцатиперстная кишка, поджелудочная железа, а также начальная часть тощей кишки перемещаются в правую сторону. В результате такого двойного поворота желудка подвешивающая его часть серо-

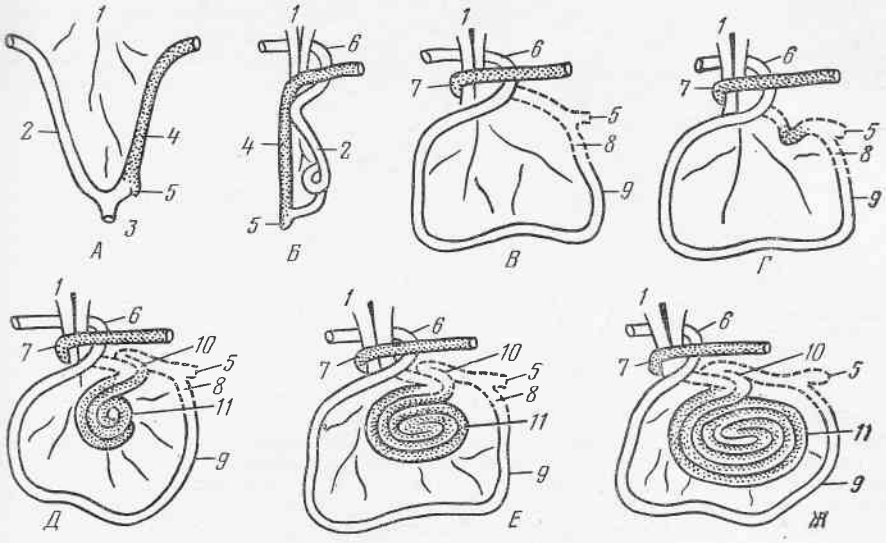


Рис. 189. Развитие и повороты кишечника крупного рогатого скота в утробный период (по данным К. А. Васильева):

А — предполагаемое исходное положение кишечной трубки; *Б* — плод длиной 3 см; *В* — плод длиной 4,8 см; *Г* — плод длиной 6 см; *Д* — плод длиной 7 см; *Е* — плод длиной 8,2 см; *Ж* — у теленка при рождении; *1* — краниальная брыжейка; *2* — нисходящая петля; *3* — желточный проток; *4* — восходящая петля; *5* — слепая кишка; *6* — двенадцатиперстная кишка; *7* — конечная петля ободочной кишки; *8* — подвздошная кишка; *9* — тощая кишка; *10* — начальная петля ободочной кишки; *11* — спиральная петля ободочной кишки. Слепая, начальная и часть конечной петли ободочной кишки лежат с правой стороны брыжейки.

зной оболочки — *брыжейка* — сильно удлиняется и превращается в *большой сальник*, образуя при этом сальниковый мешок. Результатом этих поворотов является и то, что левый блуждающий нерв оказывается на передней стороне желудка, а правый — на задней.

Развитие, рост и повороты кишечника крупного рогатого скота вокруг краниальной брыжеечной артерии представлены на рисунке 189.

В кишечной трубке путем дифференциации ее стенки и главным образом элементов слизистой оболочки возникают кишечные *ворсинки*, различные *пристенные* и *застенные железы* (рис. 190), сохраняющие посредством протока связь с тем участком трубки, из которого они произошли. К таким железам относятся слюнные, печень, поджелудочная железа. У некоторых из застенных желез утратилась связь с материнским началом, секрет их стал выделяться непосредственно в кровь. Их называют *железами внутренней секреции*.

Печень (рис. 191) образуется путем выпячивания эпителия вентральной стенки двенадцатиперстной кишки в вентральную кишечную брыжейку. Из переднего отдела этого выпячивания развивается в дальнейшем *паренхима* печени (*1*), а из заднего — *желчный пузырь* (*3*). Образовавшаяся таким образом закладка печени отходит от кишки, сохраняя с ней связь посредством полой трубки — *печеночно-пузырного протока* (*5*).

В ранний плодный период печень занимает всю брюшную полость, затем она отстает по величине от роста тела животного. В связи с неодинаковой величиной и неравномерным ростом долей печени топография ее в брюшной полости с возрастом у животных меняется (К. А. Васильев).

Паренхима печени развивается из многочисленных тяжей клеток, которые отходят от переднего эпителиального зачатка ее. Эти тяжи многократно ветвятся и анастомозируют (соединяются) друг с другом, в результате чего образуется густая сеть печеночных тяжей. В эту сеть врастает соединительная ткань, которая разбивает железу на дольки. В соединительнотканном остове печени разветвляются кровеносные сосуды и нервы. Внутри дольки тяжи превращаются в секреторную часть и называются *печеночными балками*; вне дольки они дают начало *выводным протокам* (см. рис. 216).

В первый период утробного развития животного печень является кроветворным органом и достигает больших размеров. Во вторую половину утробного периода печень уже начинает выделять желчь, но относительно становится меньше. Правая доля в этот

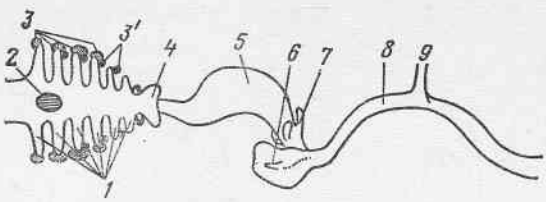


Рис. 190. Схема развития кишечника и его производных:

1 — жаберные мешки; *2* — зачаток щитовидной железы; *3* — зачатки вилочковой железы; *3'* — зачатки эпителиальных телец (околощитовидных желез) формирующиеся; *4* — легкие; *5* — желудок; *6* — печень; *7* — поджелудочная железа; *8* — кишечник; *9* — желточный стебелек.

период растет быстрее левой. После рождения детеныша относительная величина печени уменьшается значительно. Взаимоотношения по величине развития между печенью, желудком и кишечником с возрастом также заметно изменяются. Если в утробный период животного наиболее развитой является печень (рис. 191—*1*), а желудок (*7*) представляется менее выраженным, то в послеутробный период, наоборот, более развитым оказывается желудок, особенно рубец (см. рис. 223).

Поджелудочная железа (рис. 191—*6*, *8*) также развивается путем выпячивания стенки двенадцатиперстной кишки, которые происходят в трех местах: одно в дорсальной стенке и два в вентральной, по бокам от первичной закладки печени. Вначале появляется дорсальное выпячивание, вентральные же образуются несколько позже. В дальнейшем все три закладки поджелудочной железы сближаются и затем сливаются в одну общую железистую массу. Протоки ее у разных животных различные. У лошади сохраняются два протока — дорсальный и вентральный, а у свиньи и крупного рогатого скота — только дорсальный. Дорсальный проток печени у овцы и вентральный проток у свиньи и крупного рогатого скота полностью редуцируются.

Развитие зубов. У низших позвоночных зубы развиваются путем окостенения сосочков кожи и слизистой оболочки, то есть являются производными кожи. Вполне развитый зуб состоит из эмали, дентина, цемента и имеет полость, заполненную пульпой (рис 192). Зубы млекопитающих делятся на молочные и постоянные. И те и другие развиваются из эпителия и мезенхимы десны.

Развитие молочных зубов начинается с утолщения эпителия края десны. Утолщенный эпителиальный участок впячивается в подлежащую мезенхиму десны и образует *зубную пластинку*. Она, как и десна, имеет подковообразную форму, и на ней различают наружную — *щечногубную* и внутреннюю — *язычную* поверхность. На щечногубной поверхности зубной пластинки появляются выступы, которые в дальнейшем приобретают форму колпачков и называются *эмалевыми органами* (*5*). Количество эмалевых органов соответствует количеству будущих молочных и постоянных зубов. Находящийся под эмалевым органом участок мезенхимы уплотняется и превращается во вторую часть зачатка зуба — зубной сосочек. Он, как шапкой, прикрыт эмалевым органом. Вокруг образовавшегося зачатка зуба развивается из окружающей его мезенхимы чехлик — *зубной мешочек* (рис. 193—*11*).

Эмалевый орган дифференцируется на три слоя клеток: наружные, внутренние клетки и пульпу эмалевого органа. Наружные клетки *эмалевого органа* (рис. 192—*6*) в одном месте связываются при помощи шейки с зубной пластинкой. Под наружными

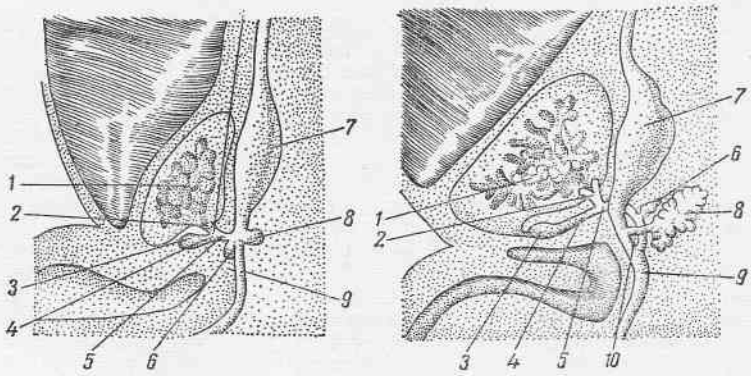


Рис. 191. Последовательное развитие печени (справа более поздняя стадия):

1 — печень; *2* — печеночный проток; *3* — желчный пузырь; *4* — пузырный проток; *5* — желчный проток; *6* — вентральный зачаток поджелудочной железы; *7* — желудок; *8* — дорсальный зачаток поджелудочной железы; *9* — двенадцатиперстная кишка; *10* — проток поджелудочной железы.

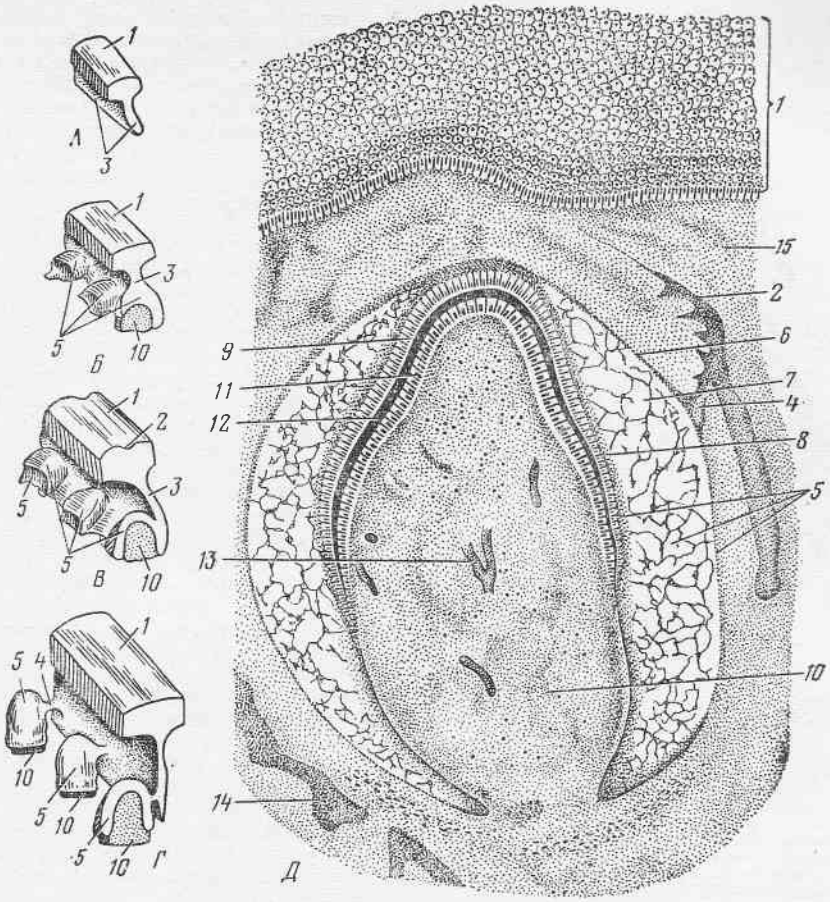


Рис. 192. Схема последовательных стадий развития зуба (*А*, *Б*, *В*, *Г*, *Д*):

1 — эпителий десны; *2* — зубная бороздка; *3* — первичная зубная пластинка; *4* — шейка эмалевого органа; *5* — эмалевый орган; *6* — наружные клетки эмалевого органа; *7* — пульпа эмалевого органа; *8* — внутренние клетки эмалевого органа; *9* — зачатки эмалевых призм; *10* — мезенхимный сосочек; *11* — клетки — образователи дентина, или одонтобласты; *12* — дентин; *13* — кровеносные сосуды; *14* — развивающаяся челюстная кость; *15* — соединительная ткань десны.

клетками расположен слой звездчатообразных клеток, образующих *пульпу эмалевого органа* (*7*). Под ним находится слой *внутренних клеток*, непосредственно прилегающих к зубному сосочку и в процессе развития дающих начало эмали. Эти клетки называются также *эмалеобразователями* или адамантобластами (*8*). Эмалевый орган образует выступы и складки соответственно форме коронки будущего зуба. В области корня наружные и внутренние клетки эмалевого органа развиваются в эпителиальное влагалище, которое определяет форму корня зуба, но эмали там не образует и в дальнейшем редуцируется.

Мезенхимные *клетки зубного сосочка* также дифференцируются. Наружные клетки его, прилегающие к эмалеобразователям эмалевого органа, принимают эпителиообразный вид и становятся *дентинообразователями* — одонтобластами (*11*). Остальные клетки зубного сосочка образуют *пульпу зуба*. Дентинообразователи вырабатывают дентин, откладывая его в сторону эмалевого органа, причем сами они отходят от эмалевого органа, оставляя в массе дентина лишь свои отростки. Дентин — это вид костной ткани. Однако в отличие от кости в массе его, кроме промежуточного вещества, находятся только отростки клеток (одонтобластов), тогда как тела их оказываются лежащими на границе с зубной пульпой. Благодаря этому дентин пронизан массой радиально идущих канальцев, которые несколько шире, чем отростки клеток. В результате облегчается обмен веществ в дентине и эмали зуба. По мере образования дентина слой дентинообра-

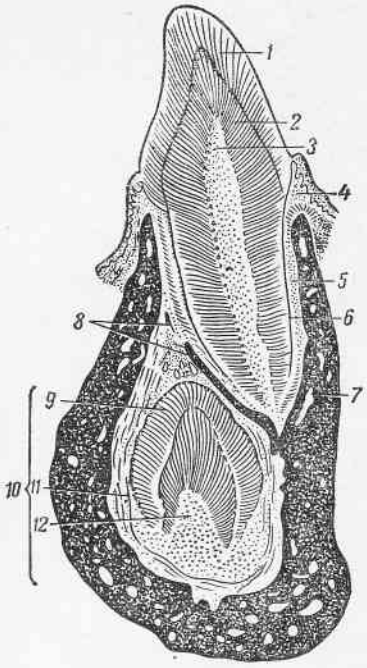


Рис. 193. Смена зубов. Сагиттальный распил нижней челюсти:

1 — эмаль молочного зуба; *2* — дентин молочного зуба; *3* — пульпа; *4* — десны; *5* — корневая оболочка, или луночковая надкостница; *6* — цемент молочного зуба; *7* — нижнечелюстная кость; *8* — остаток зубной пластинки и костная перегородка между молочными и постоянными зубами; *9* — эмалевый орган постоянного зуба; *10* — зачаток постоянного зуба; *11* — мешочек постоянного зуба; *12* — зубной сосочек постоянного зуба.

зователей оттесняется вглубь, и в результате размер пульпы зуба уменьшается. Вначале дентин появляется в той части зуба, которая в дальнейшем будет располагаться над поверхностью десны и называться коронкой, а позже — в области той части зуба, которая будет скрыта в глубине десны и называться корнем. В пульпе зуба мезенхима превращается в рыхлую соединительную ткань и образует богатую сеть кровеносных и лимфатических сосудов. У вершины корня пульпа сообщается с окружающей тканью. В этом месте нет дентина, благодаря этому образуется отверстие зубного канала, ведущее в зубной канал, в котором и находится пульпа. Через отверстие зубного канала в пульпу врастают ветви тройничного нерва.

Вслед за развитием дентина в области коронки начинает образовываться эмаль. Внутренние клетки эмалевого органа становятся призматическими — эмалеобразователи, *или адамантобласты*. Апикальный конец каждой клетки-эмалеобразовательницы, сформирует одну призмочку эмали, после чего базальная часть клетки, обращенная к пульпе эмалевого органа, редуцируется. В результате в области будущей коронки короткокоронкового зуба дентин сверху покрывается слоем эмали. Она состоит из ряда длинных, слегка изогнутых и тесно прижатых друг к другу призматических палочек. Наружные клетки и пульпа эмалевого органа образуют кутикулу эмали, покрывающую эмаль снаружи.

Из клеток *зубного мешочка* развивается наружный слой корня зуба — цемент, — ткань, близкая по строению к грубоволокнистой кости. Питается она за счет надкостницы. Кроме цемента, из материала зубного мешочка образуется *луночковая надкостница*, при помощи которой зуб соединяется со стенкой зубной альвеолы. Вслед за коронкой появляется корень зуба. Увеличиваясь в длину, зуб постепенно выдвигается по направлению к поверхности десны, так как вглубь он не может погружаться из-за твердой костной стенки альвеолы нижней челюсти, развившейся к этому времени из окружающей зачаток зуба мезенхимы. В результате зуб выходит над ее поверхностью. Этот процесс называется прорезыванием зубов.

Зубы бывают короткокоронковые и длиннокоронковые. *У короткокоронковых* коронка невелика и при прорезывании скоро вся оказывается над поверхностью десны. Она состоит из эмали, дентина и пульпы зуба. Корень формируется рано и состоит из цемента, дентина и пульпы зуба. Между коронкой и корнем находится хорошо выраженная шейка зуба. В *длиннокоронковых* зубах коронка очень длинная, формируется она долго и длительное время выдвигается над поверхностью десны. Она состоит, в отличие от короткокоронковых зубов, не только из эмали, дентина и пульпы, но сверху покрыта цементом, благодаря чему зубы имеют желтый цвет. Корень закладывается после рождения, и, пока он формируется, зубная коронка постепенно выдвигается из десны. Корень состоит, как и у короткокоронкового зуба, из цемента, дентина и пульпы. Шейка в таких зубах не выражена. Такая особенность строения в развитии длиннокоронковых зубов является приспособлением к разжевыванию твердой растительной пищи, которая вызывает быстрое стирание жевательной поверхности зубов. Эти потери зубного вещества восстанавливаются благодаря медленному , но длительному выдвиганию коронки в течение жизни.

Смена молочных зубов на постоянные. Зачаток постоянного зуба закладывается у задневнутренней поверхности молочного зуба и располагается сначала в одной с ним зубной луночке, а затем отделяется формирующейся между ними костной перегородкой (рис. 193).

По мере развития постоянного зуба костная перегородка разрушается, корень молочного зуба рассасывается, связь его с альвеолой ослабляется, и молочный зуб

постепенно вытесняется постоянным зубом, пока не выпадет совсем. Перегородка, существовавшая некоторое время между этими зубами, редуцируется. В отличие от молочных постоянные зубы не имеют резко выраженной шейки, коронка их более широкая.

ХАРАКТЕРИСТИКА СИСТЕМЫ ОРГАНОВ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Система органов пищеварения, выполняя весьма разнообразные функции, делится на головную кишку, или ротоглотку, переднюю, среднюю и заднюю кишки.

Ротоглотка состоит из рта и глотки. Ртом животное захватывает корм. Твердая и жидкая пища в ротовой полости обследуется на вкус, твердая пища подвергается механической обработке (дроблению, разжижению), а у некоторых животных и химической — под влиянием птиалина, способствующего превращению крахмала пищи в сахар. Из ротовой полости пищевые массы проходят в глотку, а из нее без задержки переходят в пищевод и желудок, составляющие переднюю кишку. В желудке пищевые массы перемешиваются, перетираются, мацерируются. Здесь же пищевые массы подвергаются воздействию желудочного сока, который способствует расщеплению белков на легкорастворимые и хорошо всасывающиеся пептоны. В желудке происходит частичное всасывание питательных веществ. Из желудка пищевая масса в виде полужидкой кашицы поступает в двенадцатиперстную кишку, откуда переходит в тощую, а затем в подвздошную. Эти три кишки составляют среднюю кишку, или тонкий отдел кишечника, где заканчивается процесс химического разложения пищевых масс на составные элементы (белки, жиры, углеводы и пр.) под влиянием пищеварительного сока, выделяемого кишечными железами, печенью и поджелудочной железой.

Кишечный сок имеет щелочной характер. В средней кишке в основном происходит процесс всасывания растворенных веществ. Длина средней кишки у всех животных наибольшая. Из подвздошной кишки пищевая кашица переходит у одних животных в слепую кишку, у других — в ободочную. Из слепой кишки остатки пищевой кашицы передвигаются в ободочную, а из последней — в прямую. Все эти три кишки вместе составляют заднюю кишку, или толстый отдел кишечника. В этом отделе заканчивается химическая обработка пищевой кашицы и всасывание питательных веществ, а не использованные организмом вещества формируются в каловые массы.

В соответствии с различным характером процессов, протекающих в том или ином отделе системы органов пищеварения, строение органов, составляющих эти отделы, весьма различно.

Ротоглотка

Ротовая полость

Рот — os, делится на *преддверие ротовой полости*—узкая щель, снаружи ограниченная губами и щеками, а внутри деснами и зубами в сомкнутом состоянии, и *собственно ротовую полость* — пространство, ограниченное с боков и спереди зубами, сверху — твердым нёбом, снизу — дном собственно ротовой полости, почти целиком занятой языком; задней ее границей является мягкое нёбо. Вход в ротовую полость, образованный губами, называется *ротовым отверстием*, а выход из ротовой полости в глотку — *зевом*.

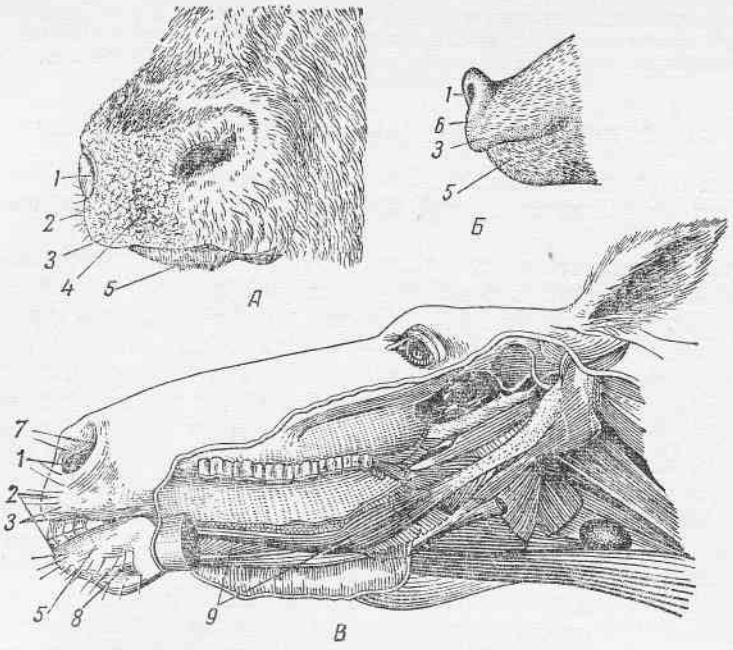


Рис. 194. Начальная часть головы:

А — крупного рогатого скота; *Б* — свиньи; *В* — лошади; *1* — ноздря; *2* — чувствительные (осязательные волосы); *3* — верхняя губа; *4* — носо-губное зеркальце; *5* — нижняя губа; *6* — хоботок (пятачок); *7* — ложная ноздря; *8* — подбородок; *9* — мышцы языка и подъязычной кости.

Губы — labia (рис. 194). Различают верхнюю и нижнюю губы. Строение характерно для стенки пищеварительной трубки. Их внутренним слоем является слизистая оболочка, средним — мышечный слой, наружный слой представлен кожей.

Слизистая оболочка — продолжение кожи, покрыта плоским многослойным эпителием. *Мышечный слой* состоит из поперечнополосатой мышечной ткани.

В основе его лежит *круговая* мышца *рта*, выполняющая функцию сфинктера ротового отверстия. В эту мышцу от костей черепа по радиусу врастают мышцы-дилататоры, они открывают или расширяют ротовое отверстие. У разных животных эти мышцы выражены неодинаково, в зависимости от различной подвижности губ и разного участия их в захватывании корма. Наиболее подвижные губы у лошади и овцы. У крупного рогатого скота и свиньи губы менее подвижны. У свиньи вместе с мышцами, расширяющими ротовое отверстие, располагается особая *хоботковая мышца*. Она обеспечивает различные движения хоботковой кости, составляющей костную основу пятачка.

Кожа губ у одних животных (лошади) покрыта волосами, у других — бóльшая или меньшая часть их безволосая и называется *губным зеркальцем*. У овцы и собаки безволосый участок кожи имеется возле входа в носовую полость — *носовое зеркальце*. У крупного рогатого скота губное и носовое зеркальца сливаются, образуя *носо-губное зеркальце* (*4*). У свиньи верхняя губа, сливающаяся с хоботком, называется *пятачком* (*6*). Безволосая кожа губ и носа имеет ряд слизистых желез, которые, выделяя на поверхность кожи секрет, не дают ей высыхать. При повышенной температуре тела жи-

вотного носовое или носо-губное зеркальце делается сухим и более теплым, чем у здоровых животных.

Щеки — búccae (рис. 153)— в основном такого же строения, что и губы, то есть состоят из кожи, мышц и слизистой оболочки. Последняя также покрыта плоским многослойным эпителием, который у животных, питающихся грубыми растительными кормами, образует ряд ороговевающих сосочков. Эти сосочки хорошо выражены у рогатого скота, но еще лучше — у верблюда.

Десны — gingivae — складки слизистой оболочки кожного типа, покрывающие челюсти и укрепляющие положение зубов в костных альвеолах. Подслизистой основы в деснах нет. У жвачных животных, не имеющих верхних резцовых зубов, слизистая оболочка десны в области тела резцовых костей очень плотна, утолщена и называется *зубной пластинкой*, которая обеспечивает им возможность срывать растительный корм. Ее эпителий состоит из мощного базального слоя.

Зубы — dentes — имеют коронку (венчик), *корень*, *шейку* и *внутризубную полость* (рис. 195). Зубы одних животных сохраняют без изменения свое положение. У других животных на протяжении всей жизни по мере стирания зуба происходит выдвижение его из зубной альвеолы в ротовую полость. Зубы первого типа называются *короткокоронковыми*, зубы второго типа — *длиннокоронковыми*.

Короткокоронковые зубы имеют короткую коронку и хорошо выраженную шейку. Корни их также сравнительно короткие и сидят в альвеолах неглубоко. Вследствие этого зубы у крупного рогатого скота бывают шаткими, особенно к старости. У мелкого рогатого скота корни резцовых зубов

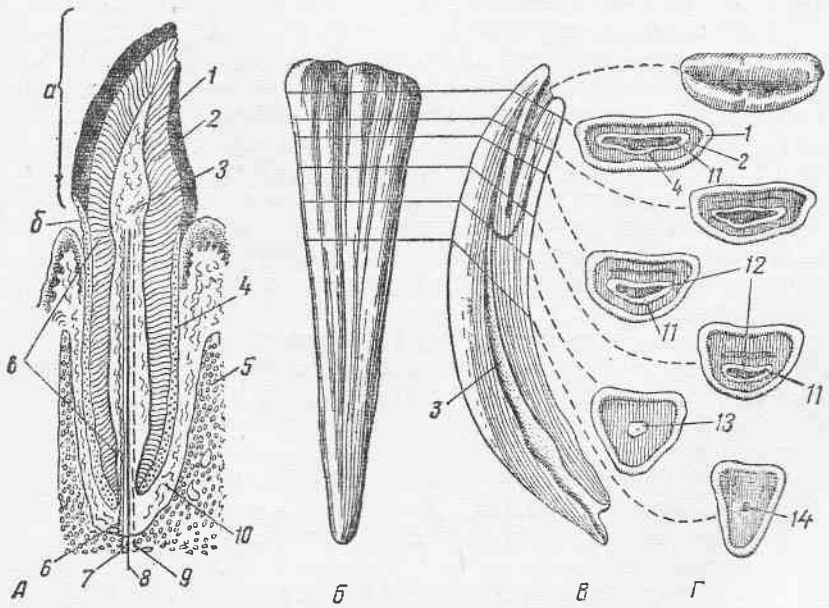


Рис. 195. Резцовые зубы жвачных и лошади:

А — продольный разрез резцового зуба жвачных; *Б* — резцовый зуб лошади спереди и *В* — вид в продольном разрезе; *Г* — форма поперечного сечения зуба лошади на разном уровне стирания его; *а* — коронка; *б* — шейка; *в* — корень; *1* — наружный слой эмали; *2* — дентин; *3* — полость, заполненная пульпой; *4* — цемент; *5* — альвеола нижней челюстной кости; *6* — лимфатический сосуд; *7* — артерия; *8* — нерв; *9* — вена; *10* — периост; *11* — внутренний слой эмали; *12* — зубная чашечка; *13* — следы зубной чашечки; *14* — зубная звезда.

ТАБЛИЦА

Количество зубов, молочных и постоянных у сельскохозяйственных животных

Вид животного	Зубы									
	молочные					постоянные				
	Jd	Cd	Pd	M	всего	J	C	P	M	всего
Рогатый скот	8	—	12	—	20	8	—	12	12	32
Свинья	12	4	12	—	28	12	4	16	12	44
Лошадь	12	—	12	—	24	12	—	12	12	36
(самцы)	12	—	12	—	24	12	4	12	12	40
Собака	12	4	16	—	32	12	4	16	6	42

сидят глубже, укреплены несколько прочнее, но с возрастом также расшатываются. К короткокоронковым у сельскохозяйственных животных относятся все молочные зубы, постоянные резцы рогатого скота и все зубы свиньи. К длиннокоронковым относятся постоянные зубы лошади и постоянные коренные зубы рогатого скота. На зубах данного типа шейка зуба не выражена, а длинная коронка лишь постепенно выходит на поверхность ротовой полости.

Зубы по функции и форме делятся на резцы, клыки и коренные.

Резцовые зубы постоянные — déntes incisivi — условно обозначаются — J; молочные — déntes incisívi decídui—Jd.

Резцов у большинства сельскохозяйственных животных бывает по шесть на резцовой и нижнечелюстной костях. Два резца, расположенные спереди, в центре зубной аркады, называются *зацепами*, два резца, лежащие по краям аркады — *окрайками* и два резца, находящиеся между зацепами и окрайками — *средними*. *Клыки* — déntes canini (C) — встречаются у жеребцов, меринов и у свиней обоего пола. *Коренные зубы* бывают молочные и постоянные. Три первых коренных зуба имеют молочных предшественников, расположены орально и называются *премолярами* — déntes praemoláres (P), а последующие бывают только постоянными, молочных предшественников не имеют и называются *молярами* — déntes moláres (M) (лат. móla — жернов мельницы; molo — мелю). В большинстве случаев коренных зубов у сельскохозяйственных животных 24. Располагаются они на верхней и нижней челюстных костях, по шесть зубов на каждой челюсти каждой стороны.

Коренные зубы верхней челюсти у травоядных животных имеют довольно широкую жевательную поверхность и расставлены более широко, чем на нижней челюсти. Вследствие этого зубы верхней и нижней челюстей не совпадают. Это благоприятствует боковым, мелющим движениям. Изредка у млекопитающих появляются дополнительные зубы: *волчий зуб*, расположенный впереди премоляров, и *зуб мудрости*, вырастающий сзади последнего коренного зуба (у приматов). Эти добавочные зубы являются напоминанием о многочисленности и многосменности зубов далеких предков млекопитающих животных.

У крупного и мелкого рогатого скота нет клыков и верхних резцов; нижних резцов у них не шесть, а восемь. Предполагают, что дополнительная пара резцов, ставших у рогатого скота окрайками, является видоизменением клыков. Среди резцовых зубов рогатого скота различают: зацепы, окрайки, средние медиальные (рядом с зацепами) и средние латеральные (рядом с окрайками). Коренные зубы рогатого скота относятся к типу лунчатых зубов.

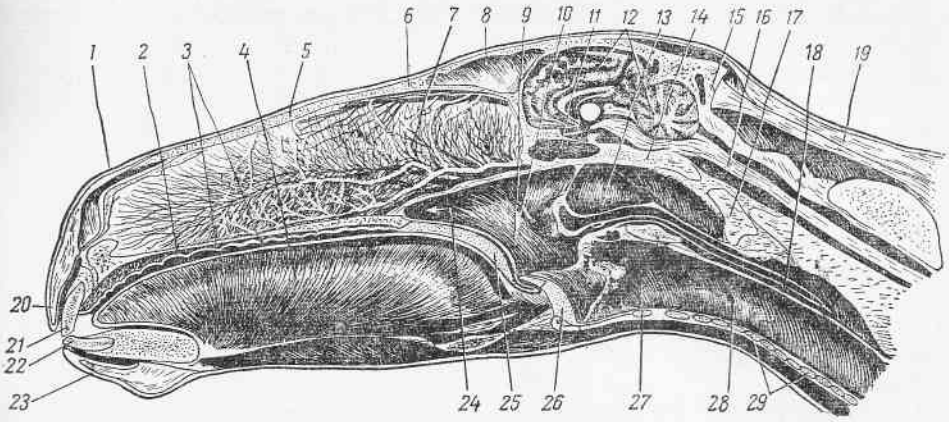


Рис. 196. Сагиттальный распил головы лошади:

1 — кожа; *2* — твердое нёбо; *3* — нёбные валики; *4* — язык и его мускулатура; *5* — носовая кость; *6* — лобная кость; *7* — хрящевая перегородка носа; *8* — лобный синус; *9* — глотка; *10* — отверстие глоточнобарабанной трубы; *11* — синус клиновидной кости; *12* — головной мозг; *13* — дивертикул слуховой трубы; *14* — тело клиновидной и затылочной кости; *15* — чешуя затылочной кости; *16* — спинной мозг; *17* — позвонок в разрезе; *18* — пищевод; *19* — выйная связка; *20* — верхняя губа; *21* — верхний и *22* — нижний резцы; *23* — нижняя губа; *24* — хоаны; *25* — мягкое нёбо; *26* — подгортанник; *27* — гортань; *28* — трахея; *29* — хрящи трахеи.

Первого молочного коренного зуба у *свиней* нет. На этом месте впоследствии прорезывается постоянный зуб, обозначаемый как первый премоляр (P_1), или волчий зуб. По строению он похож на второй коренной зуб, но очень мал и у некоторых свиней отсутствует. Постоянные коренные зубы свиньи относятся к типу многобугорчатых.

У *лошади* зубы более сложного строения. Качество корма, различная крепость и структура дентина зуба влияют на закономерности их изменчивости. У кобыл 24 молочных зуба и 36 постоянных. У самцов на четыре зуба больше, так как они имеют клыки, которых у кобыл обычно не бывает. Для резцов характерно наличие особых углублений в коронках зубов, называемых зубными чашечками. Они образованы впячиванием трущейся поверхности зуба в глубь него. Постоянные резцы очень длинные (рис. 195—*Б*, *В*). Длинная коронка такого зуба в разных местах различной формы поперечного сечения. Вследствие стирания в процессе жевания и выдвижения при этом из десны и альвеолы резцового зуба его поперечная форма периодически представляется иной: сначала она поперечноовальная, затем круглая, дальше — треугольная и, наконец, обратноовальная. Зубная чашечка также при этом стирается. Так как она на нижних резцах вдвое мельче (около 6 мм), чем на верхних (около 14 мм), то на нижних резцах и стирается вдвое раньше.

При стирании чашечки до дна остаток эмали называется *чашечным следом* (*13*). По мере стирания коронки зуба к трущейся поверхности его постепенно приближается зубная полость, которая зарастает дентином. Дентин со стороны трущейся поверхности зуба имеет вид темного пятна — *зубная звезда*. Форма звезды соответствует форме поперечного сечения зуба лошади определенного возраста. Постоянные резцовые зубы лошади изогнутые. Поэтому верхние и нижние резцы у молодого животного расположены под очень тупым углом друг к другу, который в дальнейшем, по мере стирания зубов, становится все более острым. Молочные клыки у лошади развиваются с шестимесячного возраста, но обычно полного развития не дости-

гают и не прорезываются. Коренные зубы лошади относятся к типу складчатых.

У *собаки* 32 молочных зуба и все относятся в основном к зубчатому типу.

Знание закономерностей развития, строения, роста и смены зубов сельскохозяйственных животных имеет определенное хозяйственное значение. При определении возраста животного по зубам исходят из следующих морфологических особенностей: 1) отличия молочных зубов от постоянных; 2) времени появления молочных резцовых зубов и 3) премоляров; 4) времени появления постоянных резцовых зубов; 5) клыков; 6) премоляров и 7) моляров; 8) степени стирания зубов и выявляемых в связи с этим различных форм поперечного сечения их. У лошадей отмечают еще стирание зубной чашечки и появление зубной звезды на постоянных резцах, а также изменения угла наклона верхних постоянных резцов по отношению к нижним резцам.

Твердое нёбо — palátum dúrum (рис. 196—*2*) — является крышей ротовой полости и отделяет ее от носовой полости. Оно состоит из нёбных костей, нёбных отростков верхнечелюстной и резцовой костей и расположенной на них слизистой оболочки, покрытой плоским многослойным эпителием. На ротовой поверхности твердого нёба различают продольный шов и шероховатые поперечные валики (*3*), способствующие удержанию корма в ротовой полости. У жвачных эти валики расположены только в передней половине твердого нёба, между молярами их нет, и твердое нёбо здесь гладкое, что и не мешает возвращению пищи из рубца во время жвачки.

Мягкое нёбо — palátum mólle, или **нёбная занавеска**, — velum palatinum (*25*) — непосредственное продолжение слизистой оболочки твердого нёба и включает в себя мускулатуру. Противоположный от твердого нёба конец нёбной занавески располагается свободно. Мягкое нёбо подвижно и находится на границе ротовой полости и глотки, разделяя их. Свободный конец мягкого нёба имеет выемку и образует *нёбную дугу*, формирующую выход из ротовой полости в глотку — *зев*. От нёбной дуги отходят две пары складок слизистой оболочки. Одна из них направляется к пищеводу и над ним формирует *нёбно-глоточную дугу*, а другая, переходя на язык, образует *нёбно-язычные дуги*. Поверхность мягкого нёба со стороны ротовой полости соприкасается с проглатываемой пищей и покрыта многослойным плоским эпителием. Противоположная сторона его, соприкасающаяся с воздухом, проходящим из носовой полости через глотку в гортань и обратно, выстлана цилиндрическим мерцательным эпителием.

У *рогатого скота*, *свиньи* и *собаки* мягкое нёбо сравнительно короткое, у лошади оно длинное. Тесно смыкаясь с надгортанным хрящом, оно у большинства лошадей довольно плотно закрывает вход в глотку, вследствие чего они дышать через рот почти не могут.

Язык — лат. — lingua, греч. — glóssa (рис. 197) — занимает почти всю ротовую полость. У всех животных язык обеспечивает при жевании подкладывание корма к той или иной стороне зубов, удерживание его в ротовой полости, растирание его с помощью нитевидных сосочков (*1*). Ряд животных при помощи языка захватывает твердую и жидкую пищу. При глотании язык проталкивает пищевой корм в глотку. Кроме того, в языке имеются вкусовые сосочки, являющиеся органами вкуса (*2*, *4*, *11*). По своему развитию язык представляет складку слизистой оболочки с богатой мускулатурой внутри.

У языка различают спинку, боковые и вентральную поверхности, корень, тело и верхушку. *Спинка языка* (*5*) обращена к твердому и мягкому нёбу, боковые поверхности (*9*) — к деснам и зубам, вентральная поверх-

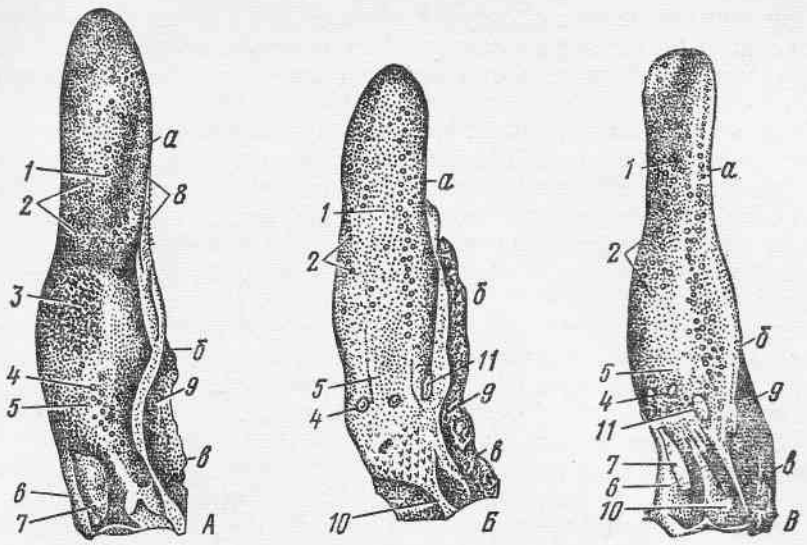


Рис. 197. Язык коровы (*А*), свиньи (*Б*), лошади (*В*):

а — верхушка; *б* — тело и *в* — корень языка; *1* — нитевидные сосочки; *2* — грибовидные сосочки; *3* — подушка языка; *4* — валиковидные сосочки; *5* — спинка языка; *6* — нёбно-язычная дужка; *7* — нёбная миндалина; *8* — сильно развитые сосочки; *9* — боковая поверхность; *10* — язычно-надгортанная складка; *11* — листовидные сосочки.

ность — ко дну ротовой полости. *Корень языка* (*в*) представляет мощную, сравнительно короткую его часть. Задним концом он тесно связан с подъязычной костью и занимает место от этой кости до последнего коренного зуба, соединяясь с дном ротовой полости. В корне языка ясно выражена лишь спинка. *Тело языка* имеет спинку (*5*) и боковые поверхности (*9*). Оно значительно длиннее корня и располагается на уровне коренных зубов. Вентрально тело языка также не свободно, а связано с дном ротовой полости. Слизистая оболочка тела на месте перехода его в верхушку образует на вентральной поверхности в средней сагиттальной плоскости особую складку — *уздечку*; переход слизистой оболочки с корня языка на надгортанный хрящ образует *язычно-надгортанную складку* (*10*). *Верхушка языка* занимает всю переднюю часть ротовой полости, упираясь в резцовые зубы (*а*).

На языке различают четыре вида *сосочков*. Одни из них — нитевидные (*1*) выполняют механическую функцию, а три других вида — грибовидные (*2*), валиковидные (*4*) и листовидные (*11*) — вкусовые.

Язык *рогатого скота* (*А*) жесткий, имеет на спинке особое утолщение — подушку языка (*3*), в перегородке языка — язычный хрящ, уздечка языка двойная. Нитевидные сосочки крупные, сильно ороговевшие. На верхушке и примыкающей к ней части тела языка нитевидные сосочки с более острой вершиной, а на подушке языка они более толстые и тупые. Грибовидные сосочки наиболее хорошо видны на верхушке языка. У крупного рогатого скота в них мало вкусовых луковиц, у овец — больше. Валиковидные сосочки находятся на спинке близ подушки языка. Их насчитывается от 8 до 17. Задние из них более крупные. Листовидные сосочки отсутствуют.

Язык *свиньи* (*Б*). В продольной перегородке также имеется язычный хрящ. Уздечка языка у них тоже двойная. Нитевидные сосочки мягкие, удлиненные. В грибовидных сосочках много вкусовых луковиц, более ясно

их обнаруживают на краях средней трети языка. Валиковидных сосочков два, по одному на каждой стороне у корня языка. Они очень богаты вкусовыми луковицами. Недалеко от валиковидных располагаются листовидные сосочки.

Язык *лошади* без подушки и язычного хряща (*В*). Нитевидные сосочки мягкие, узкие и длинные. Грибовидные сосочки лучше видны на боковой поверхности верхушки и тела языка. В них мало вкусовых луковиц. Валиковидных сосочков чаще два, но бывает и больше. Располагаются они на спинке языка, ближе к корню. Листовидных сосочков два. Форма их удлиненно-овальная, располагаются по бокам корня языка. Уздечка языка состоит из одной складки.

Язык *собаки* на середине спинки имеет продольный язычный желобок, а под верхушкой его находится ясно выраженная уздечка. Нитевидные сосочки располагаются густо. Грибовидные сосочки распространяются по всей спинке языка. Валиковидных сосочков 2—3; листовидные сосочки выражены слабо. В основании языка заложен язычный хрящ.

Дно ротовой полости находится между боковой поверхностью языка, десной и под верхушкой языка. Оно выстлано слизистой оболочкой, покрытой плоским многослойным эпителием и расположенной на мускулатуре. По бокам передней части дна ротовой полости, под верхушкой языка, у рогатого скота и лошади имеется по два возвышения — *подъязычные* или *голодные бородавки*. В них открываются выводные протоки подчелюстной железы, а у рогатого скота и свиней — длиннопротоковой подъязычной слюнной железы. По бокам языка в дне ротовой полости открываются выводные протоки короткопротоковой подъязычной слюнной железы.

Гистологическое строение языка. Основную массу языка составляют мышцы, построенные из поперечнополосатой мышечной ткани. Мышечные пучки располагаются продольно, поперечно и вертикально, обеспечивая укорочение, уплощение и суживание языка. Кроме того, к языку подходят мышцы от подъязычной кости и от подбородка, которые обеспечивают оттягивание языка назад, выдвигание его вперед, движение в боковые стороны. Снаружи язык покрыт слизистой оболочкой кожного типа, то есть эпителий ее многослойный плоский. В собственной пластинке слизистой и между пучками мышечных волокон располагаются сложные альвеолярно-трубчатые железы, выделяющие секрет серозного, слизистого и смешанного характера. За счет выпячивания слизистой оболочки спинки языка формируется множество нитевидных сосочков, выполняющих механическую функцию, и три вида вкусовых сосочков: грибовидные, валиковидные и листовидные.

Нитевидные сосочки (рис. 198—*А*) состоят из соединительнотканной основы, являющейся продолжением собственной пластинки слизистой оболочки языка и многослойного плоского эпителия, образующего наружный слой сосочка. На вершине сосочка поверхностные слои эпителия ороговевают, образуя роговой слой, придающий вершине сосочка жесткость. Эти сосочки, вершина которых направлена аборально, обусловливают шероховатость языка и способствуют удержанию пищи в ротовой полости. Роговой же слой сосочка предохраняет слизистую оболочку языка от повреждения грубым кормом. Кроме того, эти сосочки выполняют осязательную функцию.

Вкусовые сосочки (рис. 198—*Б*; 199) в зависимости от формы складок слизистой оболочки имеют разную форму. У *грибовидных сосочков* (рис. 197—*2*) складка расширена у вершины и сужена у основания, что и придает им сходство с грибом. У *валиковидных* (*4*) такая же примерно по форме складка окружена кольцевой бороздой и валиком. На дне борозды

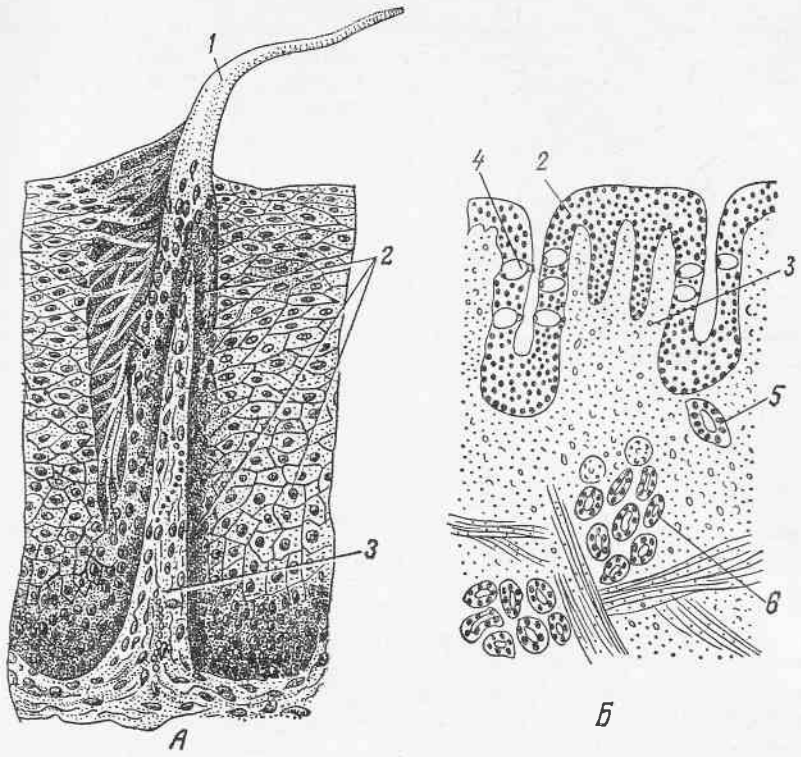


Рис. 198. Сосочки языка:

А — нитевидные сосочки лошади; *Б* — листовидные сосочки кролика; *1* — ороговевший эпителий; *2* — живой эпителий; *3* — соединительнотканная основа сосочка; *4* — вкусовая луковица; *5* — выводной проток серозной железы; *6* — ее концевые отделы.

открываются протоки слюнных желез. **Листовидные сосочки** (*11*) состоят из ряда складок, напоминающих листки книги. Между листками также открываются протоки слюнных желез. Все вкусовые сосочки имеют соединительнотканную основу, покрытую снаружи эпителием. Последний в связи с особенностями функции вкусовых сосочков, будучи многослойным плоским эпителим, не ороговевает. В толще эпителия лежат *вкусовые луковицы* (рис. 199). Они состоят из *вкусовых клеток*, несущих волоски, и поддерживающих *клеток*. Клетки обоих видов лежат в луковице, подобно долькам мандарина. В центре луковицы небольшой канал, открывающийся наружу *вкусовой по́рой*. От вкусовых клеток отходят к головному мозгу чувствительные нервы.

С грибовидными сосочками связан лицевой нерв (VII), с валиковидными и листовидными — языкоглоточный (IX). Нитевидные, грибовидные сосочки и слизистая оболочка языка иннервируются тройничным (Vпара) нервом.

Железы ротовой полости. Слюнные железы — glandulae salyváles (рис. 200) — у наземных животных возникли под влиянием необходимости увлажнять слизистую оболочку ротовой полости и твердые пищевые массы. По качеству отделяемого секрета слюнные железы делят на слизистые, белковые (или серозные) и смешанные. Секрет их называется *слюной*. У некоторых животных слюна содержит особый фермент птиалин, способствующий превращению крахмала в сахар. Слюнные железы бывают пристенные и за-

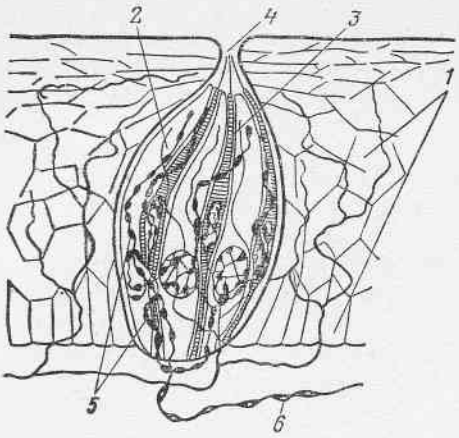


Рис. 199. Вкусовая луковица:
1 — многослойный плоский эпителий; *2* — поддерживающая клетка вкусового сосочка; *3* — вкусовая клетка; *4* — вкусовая пора; *5* — нервные окончания в почке; *6* — нервное волокно, отходящее от луковицы.

стенные. К пристенным железам относят губные (*2*), щечные (*6*), язычные, нёбные, к застенным — парные околоушные, подъязычные и подчелюстные.

Околоушная слюнная железа — glándula parótis — *рогатого скота* (*А—1*) располагается между ветвью нижней челюсти и ухом. Ее верхняя часть шире нижней. Выводной околоушный проток ее сначала идет в межчелюстном пространстве, затем переходит через сосудистую вырезку с медиальной стороны челюсти на латеральную поверхность головы и открывается в щеке, в преддверии ротовой полости, на уровне четвертого верхнего коренного зуба. У *овец* он идет по наружной поверхности массетера и открывается в преддверии ротовой полости, против средины линии коренных зубов верхней челюсти. Уровень впадения протока околоушной железы относительно коренных зубов верхней аркады с возрастом овец изменяется: у ягнят при рождении он открывается на средине второго молочного премоляра, у животных 12—18-месячного возраста — между третьим и четвертым, а у овец 4-летнего возраста и старше проток открывается между четвертым и пятым коренными зубами (В. Т. Димов). Околоушная слюнная железа *свиньи* (*Б*) также располагается сзади нижней челюсти. Форма треугольная с вершиной, обращенной вверх. Выводной проток расположен, как у рогатого скота, и открывается в преддверии ротовой полости, против четвертого или пятого коренного зуба. У *лошади* железа расположена между первым шейным позвонком и ветвью нижней челюсти. Форма ее несколько приближается к четырехугольнику. Выводной околоушный проток сливается из 3—4 крупных протоков, проходит так же, как у рогатого скота, и открывается низким слюнным сосочком в щеке, против третьего коренного зуба. У *собаки* околоушный проток идет по наружной поверхности большой жевательной мышцы и оканчивается на уровне третьего коренного зуба.

Подчелюстная железа — glándula submandibuláris — у *рогатого скота* (*А—5*) довольно длинная, располагается от первого шейного позвонка до уровня сосудистой вырезки в подчелюстном пространстве. Длинный подчелюстной проток открывается в подъязычной бородавке. Железа *свиньи* небольшая, округлой формы, прикрыта околоушной железой, расположена приблизительно на уровне угла нижней челюсти. Подчелюстной проток лежит в подчелюстном пространстве и открывается в дно ротовой полости, возле уздечки языка. У *лошади* (*В—5*) железа довольно длинная, лежит на протяжении от первого шейного позвонка до тела подъязычной кости. Подчелюстной проток проходит в мускулатуре межчелюстного пространства, на медиальной поверхности подъязычной железы, и открывается в подъязычной бородавке на дне ротовой полости. У *собаки* железа округлой формы, частично прикрыта околоушной железой и почти не уступает ей по величине. Подчелюстной выводной проток открывается возле голодной бородавки.

Подъязычная железа — glándula sublingualis — *рогатого скота* (*А*) двойная; 1) подъязычная короткопротоковая железа (*4*) расположена на дне ротовой полости между языком и десной, прикрыта слизистой оболочкой. Открывается она в боковые части дна ротовой полости (по бокам языка) многочисленными выводными протоками, называемыми *малыми подъязычными протоками*; 2) *подъязычная длиннопротоковая железа* (*3*) расположена рядом с подъязычной короткопротоковой несколько оральнее. Ее выводной *большой подъязычный проток* проходит медиально от подчелюстного протока, с которым иногда сливается в один проток и открывается общим отверстием. Чаще он открывается самостоятельно в подъязычной бородавке на дне ротовой полости, под верхушкой языка. Железа *свиньи* также двойная: 1) подъязычная короткопротоковая железа находится в оральной части дна ротовой полости, достигая подбородка, прикрыта слизистой оболочкой; ее многие выводные малые протоки открываются на дне ротовой полости сбоку языка; 2) подъязычная длиннопротоковая железа лежит между подчелюстной и подъязычной короткопротоковой железами. Ее выводной большой проток проходит рядом с подчелюстным протоком, иногда с ним сливается, открываясь общим отверстием в дне ротовой полости возле уздечки языка. Чаще проток ее открывается самостоятельно рядом с протоком подчелюстной железы близ уздечки языка. У *лошади* железа (*В—4*) одна, короткопротоковая. Малые подъязычные протоки ее многочисленными отверстиями открываются в дно ротовой полости по бокам языка. У *собаки* железа двойная: короткопротоковая и

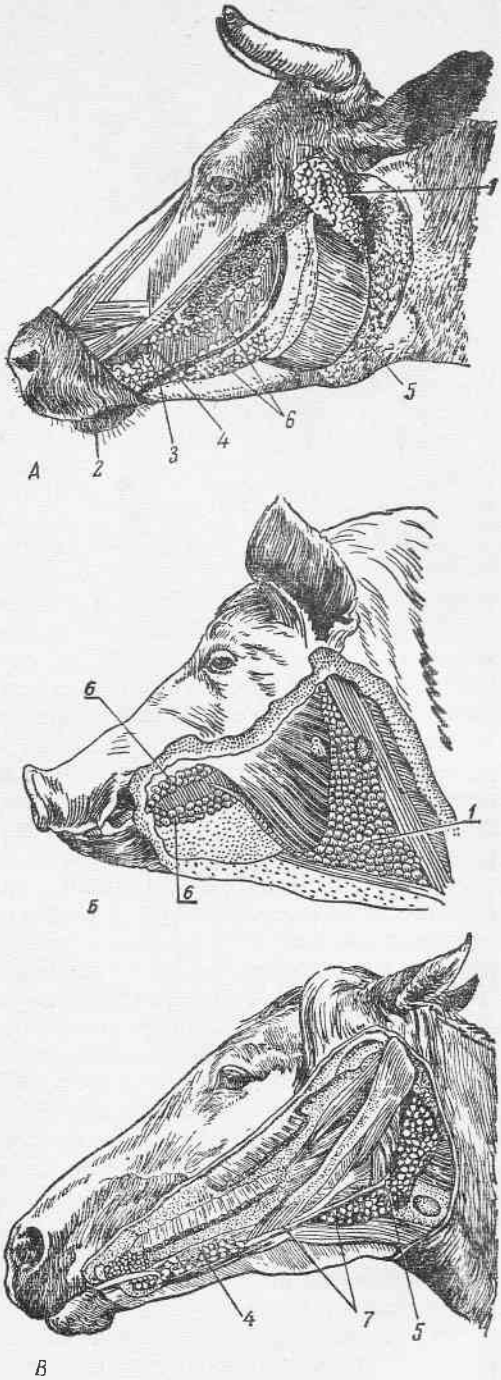


Рис. 200. Пристенные и застенные слюнные железы крупного рогатого скота (*А*), свиньи (*Б*) и лошади (*В*):

1 — околоушная железа; *2* — губные железы; *3* — подъязычная железа длиннопротоковая; *4* — подъязычная короткопротоковая железа; *5* — подчелюстная железа; *6* — щечные железы; *7* — проток подчелюстной железы.

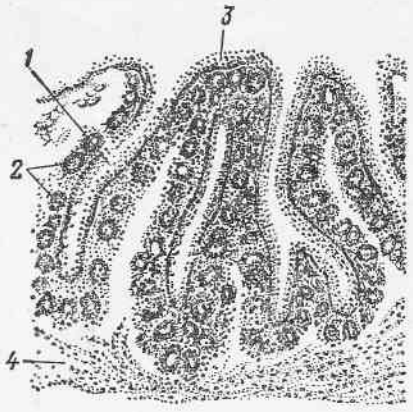


Рис. 201. Нёбная миндалина овцы:
1 — крипты; *2* — лимфоидные фолликулы; *3* — многослойный эпителий, инфильтрованный лимфоцитами; *4* — собственно слизистая оболочка.

длиннопротоковая. Протоки коротко-протоковой железы частично открываются в дно ротовой полости, а большей частью впадают в проток второй железы, который сливается с протоком подчелюстной железы или идет с ним рядом до его впадения в ротовую полость.

Миндалины —tonsíllae (рис. 201) — наиболее крупные скопления лимфоидной ткани, которые находятся в слизистой оболочке в месте перехода ротовой полости в глотку и формируют лимфоэпителиальное глоточное кольцо. Оно предохраняет нижележащие органы дыхания и пищеварения от проникновения бактерий. Внешне миндалины в основном напоминают бугристое тело овальной и миндалевидной формы. Состоят они из ряда складок слизистой оболочки. Просветы между двумя складками снаружи имеют вид небольших отверстий, которые ведут в слепо оканчивающиеся трубочки — *крипты* (*1*). Под дном крипты в собственно слизистой оболочке (*4*) находятся слизистые железы, выделяющие секрет на дно крипты. Стенки крипты покрыты плоским многослойным эпителием (*3*). Под ним в соединительной ткани располагаются лимфоидные фолликулы (*2*) и скапливаются лейкоциты. Последние постепенно выходят в просвет крипты, смешиваются со слюной, придавая ей бактерицидные свойства. В миндалине встречаются и незернистые лейкоциты, мигрирующие из кровеносных сосудов. Увеличением количества фолликулов объясняется набухание слизистой оболочки и бугристый ее вид. Различают следующие миндалины: в центре основания мягкого нёба непарную нёбную миндалину, а на границе нёбно-язычных дуг с корнем языка — парные нёбные миндалины. Между входами в глоточнобарабанные (евстахиевы) трубы формируется глоточная, на корне языка — язычная миндалина.

Гистологическое строение застенных слюнных желез. Эта группа желез, как и все застенные железы, построена по типу компактных органов.

Соединительнотканная *строма* образует наружную капсулу железы, крупные междольковые и нежные внутридольковые прослойки. В массе соединительнотканной стромы расположены выводные протоки железы, кровеносные сосуды, симпатические и парасимпатические нервы, регулирующие приток крови к железе и ее секреторную деятельность.

Паренхима слюнных желез представляет собой сложную железу. *Концевые отделы* ее имеют форму альвеол либо трубок (рис. 202). Стенка их двухслойная. Клетки внутреннего слоя, обращенного к просвету, выделяют секрет. Клетки наружного слоя звездчатой формы. Соединяясь концами своих отростков, они образуют как бы корзиночку вокруг концевого отдела. Эти клетки и называются корзинчатыми. Так как они обладают способностью сокращаться, то их еще называют миоэпителиальными. Сокращаясь, они сжимают концевой отдел и тем облегчают выведение из него секрета. Секреторные клетки работают с большей интенсивностью, особенно у крупного рогатого скота; у них в сутки выделяется около 60 л слюны. У свиньи за то же время вырабатывается 15 л, у лошади — 40 л слюны.

Выводные протоки железы сложные, их делят на вставочные, исчерченные внутридольковые и междольковые. Стенка протоков выстлана эпителием, сверх которого во вставочном и исчерченном протоках располагаются миоэпителиальные клетки, а по мере укрупнения протока появляется соединительная ткань. *Вставочные протоки* (*3*) начинаются непосредственно из концевых отделов. Они в виде узких разветвляющихся трубочек. Стенка их состоит из кубического или уплощенного эпителия и миоэпителиальных клеток. Далее секрет попадает в исчерченный проток (*2*). Он с широким просветом и более толстой стенкой. Последняя состоит из очень высоких цилиндрических клеток с ясно выраженной полярностью и базальной исчерченностью. Эта исчерченность обусловлена тем, что в базальной части плазмалемма образует складки, между которыми располагаются митохондрии. Это является признаком секреторной деятельности. Полагают, что эти клетки участвуют в регулировании водного и солевого состава слюны. Наружный слой стенки образован миоэпителием. Исчерченные протоки, переходят в *мелкие внутридольковые* выводные протоки, выстланные двухслойным эпителием.

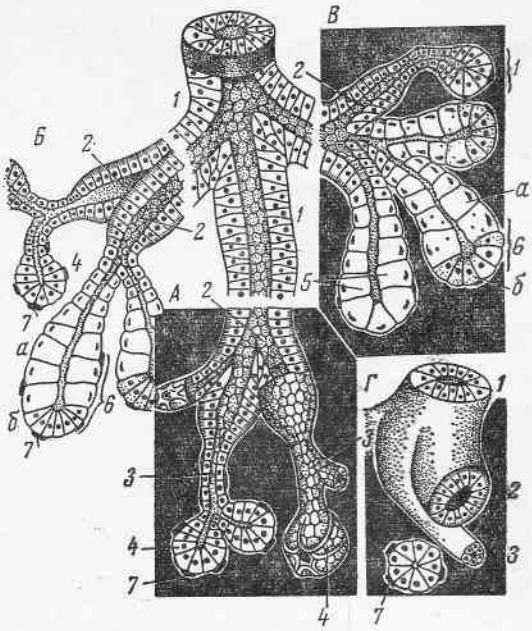


Рис. 202. Схема строения околоушной (*А*), подчелюстной (*Б*) и подъязычной (*В*) слюнных желез; *Г* — поперечный разрез смешанного концевого отдела:

1 — междольковый выводной проток; *2* — исчерченный проток; *3* — вставочные протоки; *4* — серозные (белковые) концевые отделы; *5* — слизистые клетки; *6* — смешанные концевые отделы; *а* — слизистые клетки; *б* — серозные белковые клетки; *7* — миоэпителиальные клетки.

Объединяясь друг с другом, мелкие выводные протоки образуют крупные *междольковые* выводные протоки, из которых, в свою очередь, складывается общий, или *главный*, *выводной проток*, выходящий из железы и направляющийся в ротовую полость. Вблизи впадения в ротовую полость этот проток выстлан многослойным плоским эпителием.

Различие между тремя застенными слюнными железами заключается главным образом в строении концевых отделов и отчасти внутридольковых выводных протоков.

Околоушная железа (*А*) имеет хорошо развитые исчерченные и вставочные протоки. Клетки последних в участках, прилегающих к концевому отделу, у молодых животных выделяют слизь. У взрослой свиньи некоторая часть клеток сохраняет эту способность. Концевые отделы околоушной железы в форме альвеол (рис. 200). Секреторные клетки их стенки конической формы и относятся к серозному типу, то есть они имеют богатое хроматином округлое ядро в центре клетки. Просвет альвеол очень мал, но он продолжается в межклеточные секреторные канальцы, благодаря чему секрет,

по-видимому, выделяется не только узкой вершиной клеток, но и частично боковыми сторонами их. По характеру секреции это мерокриновая железа. В *подчелюстной железе* (рис. 202—*Б*) концевые отделы двух типов. Одни серозные в форме альвеол, другие смешанные (из серозных и слизистых клеток) имеют форму коротких трубочек. На дне этих трубок находятся серозные, а в остальных частях трубки слизистые клетки. На продольном разрезе такого отдела комплекс серозных клеток имеет вид полулуния. Полагают, что смешанные концевые отделы произошли в результате превращения некоторых клеток вставочных отделов в слизистые клетки концевого отдела. В слизистых клетках в отличие от серозных темное, как бы несколько сдавленное ядро, располагающееся у самой базальной мембраны. Остальная часть клетки заполнена крупными светлыми вакуолями слизистого секрета.

В силу ослизнения вставочные протоки в подчелюстной железе короче, чем в околоушной.

Подъязычная железа (*В*) также трубчато-альвеолярная, смешанная, но в связи с тем, что ослизнение вставочных протоков здесь произошло в большей мере, чем в подчелюстной, по сравнению с последней в ней увеличено количество смешанных концевых отделов и укороченных вставочных протоков. *Короткопротоковая* подъязычная железа крупного рогатого скота является чисто слизистой. Слизистые клетки подъязычной железы более крупные.

Глотка

Глотка — pharynx (рис. 196—*9*) — расположена между носовой и ротовой полостями с одной стороны, между входом в пищевод (*18*) и гортань (*27*) — с другой стороны. Она представляет собой сложный полостной орган, основу которого образуют поперечнополосатые мышцы. Внутри глотка покрыта слизистой оболочкой, снаружи — фасцией и рыхлой соединительной тканью, связывающей ее с соседними органами. Мышцы глотки имеют кольцеобразное и продольное направления, обеспечивая ее расширение и сужи-вание. Кольцеобразные мышцы начинаются от подъязычной кости и хрящей гортани. Мышцы правой и левой сторон направляются дорсально и, встречаясь, образуют глоточный шов. Продольные мышцы начинаются от нёбных и крыловидных костей и также оканчиваются на глоточном шве. Все они констрикторы. Мышца, расширяющая глотку, начинается от средней ветви подъязычной кости и оканчивается в боковой стенке глотки.

Глотка делится на две части: пищеварительную, где проходит пищевой ком, и дыхательную, где проходит воздух. Слизистая оболочка пищеварительной части выстлана плоским многослойным эпителием, а дыхательной — цилиндрическим мерцательным эпителием. Глотка имеет три входных отверстия: два из носовой полости — *хоаны* (*24*), одно из ротовой полости — *зев*; четыре выходных отверстия: два ведут к среднему уху — отверстия глоточнобарабанных труб, третье — в гортань и четвертое — в пищевод.

Гортань лежит под пищеводом. Воздух из носовой полости по глотке идет вниз, в гортань, пища же из ротовой полости идет по глотке вверх, в пищевод. Благодаря наличию в глотке особых приспособлений пищевой ком не попадает в гортань или в носовую полость. При выходе пищевого кома из ротовой полости мускулатура мягкого нёба сокращается, нёбная занавеска откидывается кверху и закрывает вход в носовую полость. Нёбно-глоточная дуга в это время напрягается, отграничивая пищеварительную часть глотки от дыхательной. Подвижная гортань, имеющая в своем начале подвиж-

ный надгортанный хрящ, при глотании корма действием соответствующих мышц приближается к ротовой полости, корень языка давит на надгортанный хрящ и закрывает им отверстие гортани.

Таким образом, вход в гортань оказывается закрытым, и пищевой ком вгоняется мышцами в пищевод. У свиньи над входом в пищевод имеется *заглоточный карман.*

Передняя кишка, или пищеводо-желудочный отдел

Пищевод

Пищевод — oesóphagus (рис. 222—*9*) — обеспечивает продвижение пищевого кома из глотки в желудок, а у жвачных и обратно. Он представлен довольно длинной трубкой, которую делят на шейный, грудной и небольшой брюшной отделы. У всех животных шейный отдел лежит на левой дорсо-латеральной стенке трахеи, к концу шеи опускается на латеральную поверхность трахеи, образуя петлю. В дальнейшем пищевод поднимается кверху и, войдя в грудную полость, располагается между листками средостения, дорсально от трахеи. Дойдя до диафрагмы, пищевод через пищеводное ее отверстие входит в брюшную полость и направляется по пищеводной вырезке печени у рогатого скота к рубцу, у свиньи и лошади — к желудку; у рогатого скота и свиньи пищевод на конце расширяется. Петля пищевода шейной области обеспечивает расправление пищевода при удлинении шеи. Расширение пищевода при входе в рубец благоприятствует антиперистальтике (при отрыжке) у жвачных, допускает рвотные движения у свиньи и собаки. Стенка пищевода лошади при входе в желудок становится наиболее толстой, просвет пищевода сужается. Это вместе с особым устройством сфинктера желудка препятствует рвотным движениям.

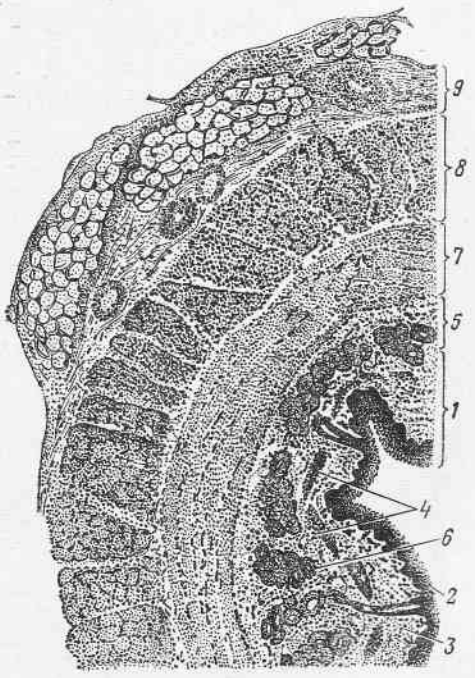


Рис. 203. Поперечный разрез пищевода собаки:

1 — слизистая оболочка; *2* — многослойный эпителий ее; *3* — собственная пластинка слизистой оболочки; *4* — мышечная пластинка слизистой оболочки; *5* — подслизистая основа; *6* — железы в ней; *7* — внутренний кольцевой и *8* — наружный продольный слой мышечной оболочки; *9* — адвентициальная оболочка.

Гистологическое строение. В стенке пищевода различают обращенную к его просвету слизистую, далее подслизистую, мышечную и самую наружную серозную оболочки.

Слизистая оболочка пищевода (рис. 203—*1*) у взрослых животных выстлана многослойным плоским эпителием (*2*). Толщина и степень ороговения у разных животных различны. При скармливании грубых кормов толщина и степень ороговения эпителия увеличиваются. Эпителий гребешком вдается в собственную пластинку слизистой. Последняя построена из рыхлой соединительной, а также ре-

тикулярной ткани и сосочками вдается в эпителий, что способствует более прочному соединению этих слоев. Мышечная пластинка слизистой оболочки (*4*) не образует сплошного слоя и в разных участках пищевода выражена в разной степени. *Подслизистая основа* (*5*) состоит из рыхлой соединительной ткани. В начальной части пищевода в подслизистой основе находятся простые разветвленные или сложные слизистые железы (*6*); их секрет способствует продвижению пищи. Благодаря такой основе слизистая может смещаться, образуя временные продольные складки. В момент прохождения пищи складки расправляются, в результате увеличивается просвет пищевода. *Мышечная оболочка* обычно состоит из двух слоев, но у лошади и жвачных три слоя, а у свиньи — четыре. Мышечные пучки спиралеобразно огибают пищевод, но так как крутизна спирали в разных слоях различна, то во внутреннем слое расположение их близко к кольцевому (*7*), а в наружных — к продольному (*8*). Мышечная оболочка у крупного рогатого скота на всем протяжении состоит из поперечнополосатой мышечной ткани; у лошади и свиньи в конечном отделе пищевода она заменяется гладкой мышечной тканью. *Наружной оболочкой* в шейном отделе является адвентиция (*9*). Она служит для укрепления пищевода в определенном положении. В грудном и брюшном отделах пищевод снаружи покрыт серозной оболочкой, которая облегчает скольжение подвижных органов грудной и брюшной полостей.

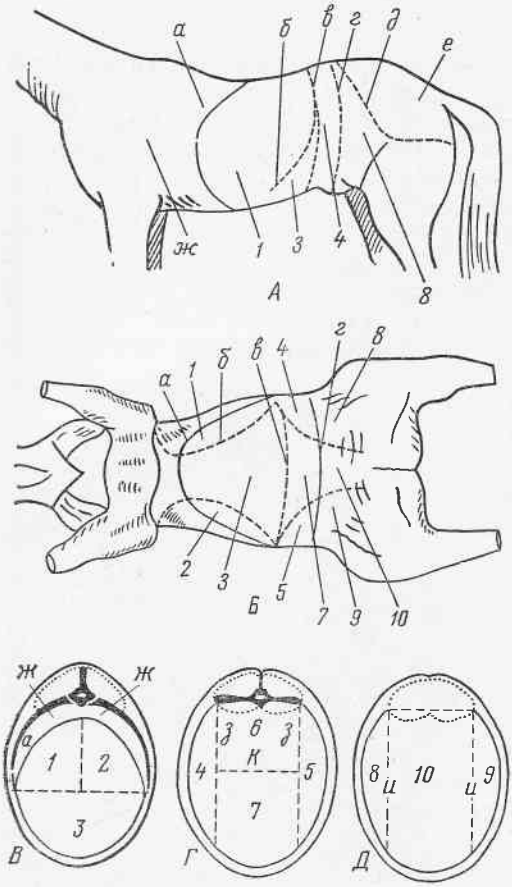


Рис. 204. Схема деления брюшной полости на области:

А — с боковой стороны; *Б* — с вентральной стороны; *1* — левое; *2* — правое подреберье; *3* — область мечевидного хряща; *4* — левая; *5* — правая подвздошные области; *6* — поясничная область; *7* — пупочная область; *8* — левая; *9* — правая паховые области; *10* — лонная область; *В* — передняя брюшная область; *Г* — средняя брюшная область; *Д* — задняя брюшная область в сегментальном сечении; *1, 2, 3* — передняя; *4, 5, 6, 7* — средняя; *8, 9, 10* — задняя брюшные области; *а* — диафрагма; *б* — реберная дуга; *в* — сегментальная плоскость между передней и средней областями брюшной полости; *г* — сегментальная плоскость между средней и задней областями брюшной полости; *д* — граница с тазовой полостью; *е* — тазовая полость; *ж* — грудная полость; *з* — сагиттальная плоскость; *и* — ее продолжение каудально; *к* — фронтальная плоскость.

Деление брюшной полости на области. Для лучшей ориентации в расположении органов в брюшной полости ее делят на три большие области: переднюю брюшную, среднюю брюшную и заднюю брюшную (рис. 204).

Передняя брюшная область (*1, 2, 3*) от средней отделяется условной сегментальной плоскостью, проведенной вертикально по касательной к наибольшей выпуклости последней пары ребер (*в*). В свою очередь, передняя брюшная область

делится на три области. Вентрально расположена *область мечевидного хряща* (*3*). Верхней границей этой области принимается условная плоскость, касательная к реберной дуге (*б*). Остающаяся верхняя часть передней брюшной области срединной сагиттальной плоскостью, проведенной через тела грудных позвонков, делится на две равные области — *правое подреберье* (*2*) и *левое подреберье* (*1*), которые с боков ограничиваются не ребрами, а диафрагмой (*а*).

Средняя брюшная область (*4, 5, 6, 7*) отделяется от задней условной сегментальной плоскостью, проведенной вертикально по касательной к маклокам (*г*).

В средней брюшной области условными сагиттальными плоскостями, опущенными по касательной к поперечнореберным отросткам поясничных позвонков (*3*), выделяют *правую* (*5*) и *левую* (*4*) *подвздошные области*. Остающаяся между ними четырехугольная полость условной фронтальной плоскостью (*к*), проведенной приблизительно на уровне половины первого ребра, что у рогатого скота и лошади совпадает с плечевым суставом, делится на верхнюю — *поясничную* (*6*) и нижнюю — *пупочную область* (*7*).

Задняя брюшная область (*8, 9, 10*) плоскостями, отделяющими две подвздошные области и продолженными из средней брюшной области, каудально делится на *правую* (*9*) и *левую* (*8*) *паховые области*, имеющие треугольную форму. Между ними остается область, соприкасающаяся каудально-вентральным краем с лонной костью и потому называющаяся *лонной областью* (*10*).

Желудок

Желудок — ventriculus (лат.), gáster (греч.) — полостной орган (рис. 205). По количеству камер желудки бывают однокамерные и многокамерные. В зависимости от характера слизистой оболочки желудки делят на *безжелезистые*, или желудки пищеводного типа, *железистые*, или желудки кишечного типа, и *смешанные*, или желудки пищеводо-кишечного типа. В желудке различают: вход из пищевода (*1*) в желудок, или *кардиа* — cárdia; выход из желудка в двенадцатиперстную кишку (*3*), или *пилорус* —

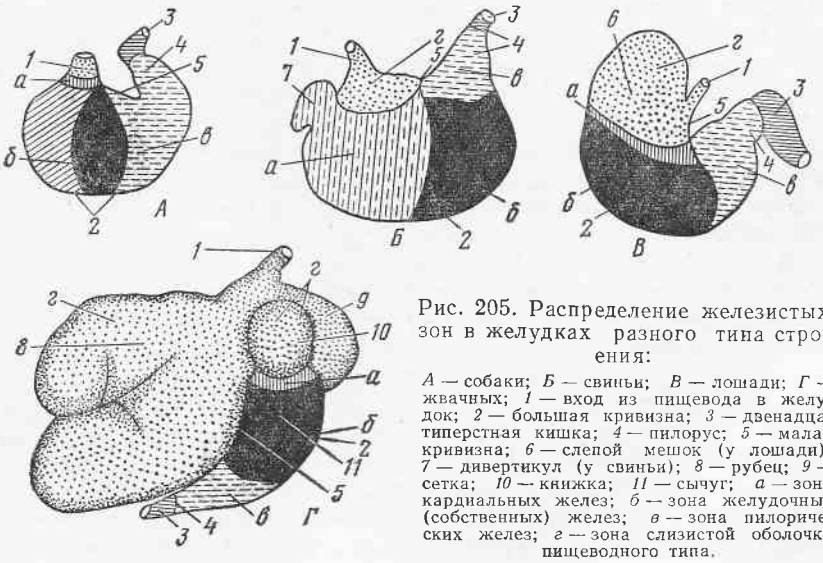


Рис. 205. Распределение железистых зон в желудках разного типа строения:

А — собаки; *Б* — свиньи; *В* — лошади; *Г* — жвачных; *1* — вход из пищевода в желудок; *2* — большая кривизна; *3* — двенадцатиперстная кишка; *4* — пилорус; *5* — малая кривизна; *6* — слепой мешок (у лошади); *7* — дивертикул (у свиньи); *8* — рубец; *9* — сетка; *10* — книжка; *11* — сычуг; *а* — зона кардиальных желез; *б* — зона желудочных (собственных) желез; *в* — зона пилорических желез; *г* — зона слизистой оболочки пищеводного типа.

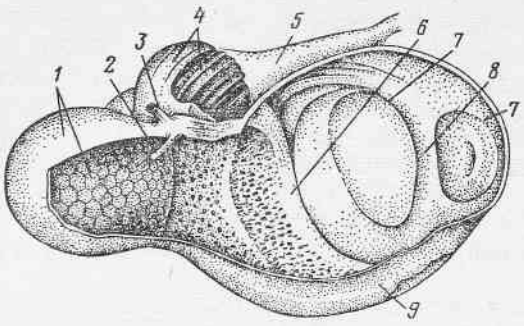


Рис. 206. Желудок жвачных (вскрыт с дорсальной стороны):

1 — сетка; *2* — губы пищеварительного желоба; *3* — пищевод; *4* — книжка; *5* — сычуг; *6* — краниальный свод; *7* — внутренние тяжи, соответствующие наружным желобам; *8* — каудальный свод; *9* — рубец.

pylorus (*4*); основную расширенную часть — *дно желудка* — fundus. Однокамерный желудок состоит из кардиальной части, прилегающей к кардиа, пилорической, граничащей с пилорусом, и донной, или фундальной, части, расположенной между кардиальной и пилорической частями.

Кроме того, в однокамерном желудке различают диафрагмальную поверхность, обращенную к диафрагме, и противоположную ей висцеральную поверхность, прилежащую к внутренностям, а также вогнутую малую кривизну (*5*) и выпуклую большую кривизну (*2*).

Желудок жвачных многокамерный, пищеводо-кишечного типа (*Г*). Имеет четыре камеры: рубец (*8*), сетку (*9*), книжку (*10*) и сычуг (*11*). Стенка желудка состоит из трех оболочек: слизистой, мышечной и серозной. Поступившая в рубец и сетку слабо пережеванная пища некоторое время хранится здесь и подвергается мацерации под влиянием тепла и попавших с пищей микроорганизмов.

Размягченная в этих камерах пищевая масса возвращается («отрыгивается») небольшими порциями обратно в ротовую полость, где повторно пережевывается (жвачка).

В книжке пережеванная пища отжимается, перетирается, после чего поступает в сычуг, где на нее воздействует желудочный сок, выделяемый железами стенки сычуга.

Рубец — rúmén — жвачных взрослых животных — самая большая камера (рис. 206—*9*), занимает почти всю левую половину брюшной полости, а вентральной частью заходит даже в правую половину этой полости. Продольными (левым и правым) желобами рубец делится на *дорсальный и вентральный мешки*, открытые с внутренней поверхности друг к другу. От дорсального мешка отделяется краниодорсальный слепой мешок, в который открывается пищевод (*3*), переходящий дальше в пищеводный желоб (*2*) и в сетку (*1*). Этот слепой мешок называют *преддверием рубца*. Слизистая оболочка рубца покрыта толстым пластом плоского многослойного эпителия с длинными ороговевшими сосочками. Мышечный слой слизистой оболочки выражен слабо. В рубце при поедании животным кормов, богатых углеводами, образуются в большом количестве газы, которые ведут к его вздутию— тимпаниту. *Пищеводный желоб* (*2*) образуется двумя рядом лежащими, спирально изогнутыми складками — *губами* — слизистой оболочки, между которыми находится дно желоба. Располагается он на правой стенке преддверия рубца и сетки и направляется своим концом к отверстию между сеткой и книжкой. По пищеводному желобу большая часть жидкости, особенно у животного в молодом возрасте, стекает прямо в сычуг, который в первые недели молочного периода наиболее развит. В пищеводном желобе хорошо выражена иннервация и васкуляризация. Наличие в нем чувствительных нервных окончаний, местоположение его в желудке и ранняя деятельность дали основание предположить, что нервный аппарат пищеводного желоба

является пусковым механизмом моторной деятельности желудка жвачных (Л. А. Шетинов).

За рубцом по величине у взрослого крупного рогатого скота следуют сычуг (*5*), книжка (*4*) и сетка (*1*), у овцы — сычуг, сетка и книжка.

Сетка — reticulum — в форме сплюснутого шара лежит в области мечевидного хряща, сзади диафрагмы, впереди рубца, снизу подходит к мечевидному хрящу грудины. С рубцом она соединяется широким отверстием, с книжкой — узким. Слизистая оболочка ее покрыта многослойным плоским ороговевшим эпителием и образует много складок, наподобие ячеек в сотах, почему эта камера желудка и названа сеткой.

Книжка — omásum (*4*) — лежит в правом подреберье над сеткой и сычугом с правой стороны. Форма ее у крупного рогатого скота округлая, у овцы и козы — овальная. Слизистая оболочка покрыта плоским многослойным эпителием и образует очень много складок, или листочков, четырех размеров. На этих листочках находятся особые сосочки. В слизистой оболочке листочков есть мышечный слой, обеспечивающий их подвижность. Мышечные пучки располагаются вдоль и поперек листочка. При сокращении продольных пучков листочки укорачиваются, делаются толще, а просвет между ними уменьшается, что вызывает сдавливание попавшей между ними пищевой массы, отжимание ее. Сокращение же поперечных пучков ведет к трению одного листочка о другой, к растиранию и разминанию находящейся между ними пищевой массы.

Одним концом книжка соединяется с сеткой, другим — с сычугом. Часть книжки, имеющая с внутренней стороны форму желоба, называется дном или *мостом книжки*. Гладкая мышечная ткань моста на границе сычугом увеличивается в объеме и образует сфинктер.

Сычуг — abomásum (*5*) — грушевидной формы, расположен в правом подреберье. В нем различают большую (рис. 205—*2*, *5*) и малую кривизны. Слизистая оболочка его покрыта цилиндрическим железистым эпителием, образует складки и содержит много желез, выделяющих пепсиноген и соляную кислоту, а у телят — особый сычужный фермент, вызывающий свертывание молока. В слизистой оболочке сычуга различают *зоны кардиальных* (*а*), *собственных* (донных) (*б*) и *пилорических желез* (*в*). В мышечной оболочке сычуга два слоя — продольный и кольцевой. В пилорусе кольцевой слой мышечной оболочки создает своеобразный сфинктер сычуга.

Изменения отдельных камер желудка крупного рогатого скота с возрастом животного. В соответствии с различной функцией отдельных камер желудка крупного рогатого скота размеры этих камер в разные периоды жизни животного неодинаковы. У телят, питающихся в первые дни жизни только молоком матери, сычуг хорошо развит, который у 6-недельных телят в 1,5 раза больше рубца и сетки, вместе взятых. Книжка в этот период довольно небольшая. С переходом теленка на растительный корм начинают быстро увеличиваться в объеме рубец и сетка: у 8-недельных телят они по объему больше сычуга в 1,5 раза, у 10—12-недельных телят превышают объем сычуга в 2 раза, у 4-месячных телят — в 5 раз, а у полуторалетних — в 6 раз.

При этом наибольший размер приобретает рубец. В значительной мере увеличивается с возрастом и книжка.

Желудок свиньи (рис. 205—Б) однокамерный, пищеводо-кишечного типа, в форме расширенного, слегка изогнутого мешка с входным (кардиа) и выходным (пилорус) отверстиями. На его наружной поверхности различают *большую* (*2*) и *малую* (*5*) *кривизны*. Делится на кардиальную, донную и пилорическую части. В кардиальной части есть слепое выпячивание —

дивертикул желудка (*7*). Слизистая оболочка в небольшой части, прилежащая к кардиа, выстлана многослойным плоским эпителием — на препарате белого блестящего цвета. Пищеварительных желез здесь нет (безжелезистая часть). Остальная часть желудка покрыта железистым цилиндрическим эпителием бледно-розового цвета. В этой части слизистой оболочки желудка различают зоны кардиальных (*а*), собственных (донных) (*б*) и пилорических желез (*в*). В мышечной оболочке три слоя: продольный, круговой и косой. Первый находится на обеих кривизнах и между кардиа и дивертикулом, второй более развит в пилорической части, третий — в кардиа. У свиньи желудок располагается в левом и правом подреберьях и в области мечевидного отростка. Передней поверхностью он граничит с диафрагмой и печенью, задней — висцеральной — с кишечником, левой — с диафрагмой и селезенкой, правой — с печенью и поджелудочной железой. Большой кривизной он прилежит к брюшной стенке в области мечевидного отростка.

Желудок лошади — однокамерный пищеводо-кишечного типа, в форме расширенного, изогнутого мешка с перехватом на середине (*В*). Желудок лошади в основном устроен так же, как и желудок свиньи, лишь с некоторыми отличиями. Кардиальная, безжелезистая часть хорошо выражена и имеет округлый *слепой мешок* (*6*). На препарате безжелезистая и железистая части слизистой оболочки, покрытые, как и у свиньи, различным эпителием, ясно различимы: первая имеет белый блестящий цвет, вторая — розовый. Между ними ясно видна граница. В мышечной оболочке различают круговые (*Б—2*), косые (*4, 8*) и продольные (*1*) мышечные пучки. Продольные пучки расположены преимущественно по кривизнам желудка; круговые — в пилорической части, формируя сфинктер пилоруса (*7*); косые основной массой лежат в кардиальной части, около пищевода. При этом чем больше они натягиваются, особенно под влиянием газов, наполняющих желудок, тем больше закрывают отверстие пищевода, который здесь идет под косым углом к желудку и не расширяется, как у свиньи и рогатого скота. Так создается своеобразный, очень крепкий *кардиальный сфинктер* (*9*), препятствующий обратному движению пищи и газов, что при сильном расширении желудка (при неправильном кормлении) может привести к смерти. Расположен желудок большей своей частью в левом подреберье и меньшей — в правом подреберье. С нижней стороны брюшной стенки из области мечевидного хряща он оттесняется располагающейся здесь большой ободочной кишкой. Объем желудка лошади небольшой — вмещает около 15 л жидкости.

Желудок собаки — однокамерный, кишечного типа, несколько сходен с желудком свиньи, однако дивертикула и плоского многослойного эпителия в нем нет (*А*).

Желудок всех животных с соседними органами — диафрагмой, двенадцатиперстной кишкой и селезенкой — соединяется связками, образованными серозной оболочкой. С печенью он связывается малым сальником.

Гистологическое строение желудка. Стенка желудка состоит из слизистой, подслизистой, мышечной и серозной оболочек.

Слизистая оболочка в безжелезистом желудке — пищеводного типа, в железистом — кишечного типа, а в смешанных желудках — обеих типов.

Слизистая оболочка пищеводного типа является непосредственным продолжением слизистой пищевода. Она имеет многослойный плоский эпителий, более или менее ороговевающий. В собственной пластинке слизистой пищевода могут располагаться железы, которые не вырабатывают пищеварительных ферментов, а лишь секрет слизистого характера. Мышечная пластинка слизистой представлена небольшими пучками мышечных клеток. Слизистая

пищеводного типа находится в рубце, сетке и книжке (рис. 207). Она лишена желез, а мышечная пластинка ее в рубце или отсутствует, или представлена единичными клетками. В сетке мышечная пластинка выражена хорошо на вершине складок, а в листочках книжки состоит из трех слоев, лежащих вдоль и поперек листочка. При сокращении продольных мышечных пучков листочки укорачиваются, делаются толще, а просвет между ними уменьшается, что вызывает сдавливание попавшей между ними пищевой массы, отжимание ее. Сокращение же поперечных мышечных пучков ведет к трению одного листочка, а другого, к растиранию и разминанию находящейся между ними пищевой массы. У свиньи и лошади слизистая пищеводного типа, расположена вблизи пищевода.

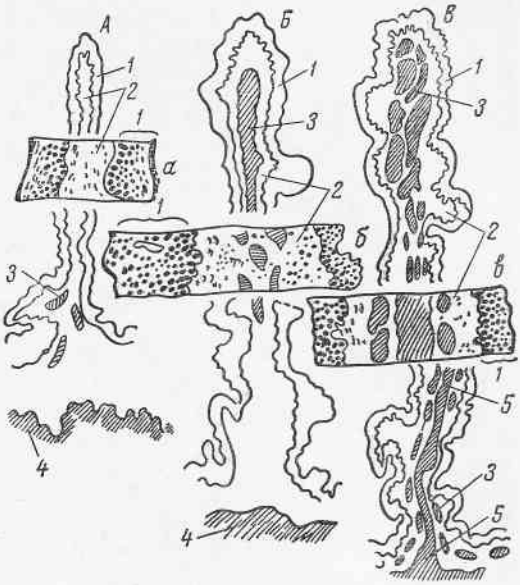


Рис. 207. Схема гистологического строения:
А — сосочка слизистой рубца; *Б* — крупной складки слизистой сетки; *В* — листка книжки крупного рогатого скота; *а, б, в* — то же, под большим увеличением: *1* — многослойный плоский ороговевающий эпителий; *2* — собственная пластинка слизистой оболочки; *3* — мышечная пластинка слизистой; *4* — мышечная оболочка стенки; *5* — отросток кольцевого слоя мышечной оболочки книжки.

Слизистая оболочка кишечного типа (рис. 208) — наиболее специфичная для желудка. На ней находится много углублений, видимых простым глазом, — желудочные ямки (*9*). Эпителий поверхности и ямок слизистой оболочки однослойный цилиндрический (*1*). Базальная половина его клеток содержит ядро и другие органеллы, а апикальную половину их заполняют капельки мукоидного (слизеобразного) секрета. Благодаря непрерывному выделению мукоида вся внутренняя поверхность желудка покрыта толстым слоем слизи, предохраняющей ее от повреждения.

Собственная пластинка слизистой оболочки очень толстая. В ней находятся, в зависимости от зоны желудка, кардиальные (рис. 205—*а*), пилорические (*в*) или собственные (фундальные) железы (*б*). Так как железы лежат очень плотно, то соединительной ткани в собственной пластинке слизистой оболочки желудка мало.

Мышечная пластинка слизистой оболочки желудка выражена хорошо. От мышечной пластинки отдельные мышечные клетки отходят в соединительную ткань собственной пластинки слизистой оболочки. При сокращении мышечных элементов слизистой оболочки в ней образуются складки, что способствует выведению секрета из ее желез.

Собственные железы желудка—фундальные (рис. 205—*б*; 208—*3*, *4*) простые трубчатые, у свиньи сильно ветвятся, извиваются, а у лошади, кроме того, анастомозируют друг с другом, образуя сложную сеть желез. В железе различают шейку, тело и дно. В шейке лежат энергично размножающиеся клетки, за счет которых обновляется эпителий как самих желез, так и желудочных ямок. Кроме того, эти клетки выделяют слизь. У жвачных шейки особенно длинные. Стенки тела и дна желез состоят из главных, пари-

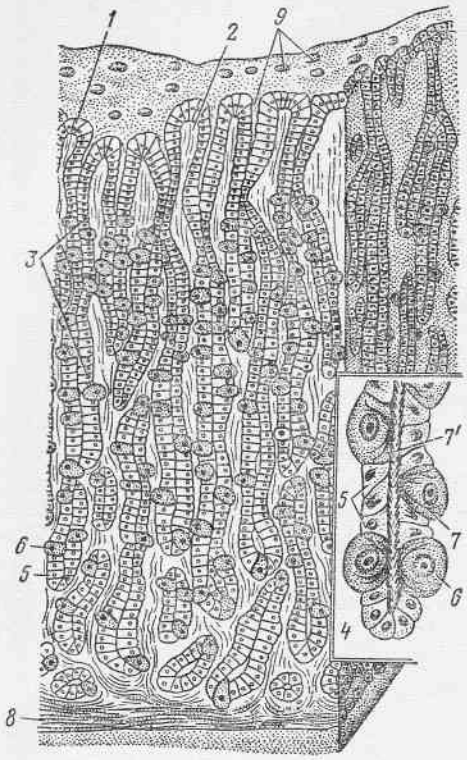


Рис. 208. Слизистая оболочка дна желудка собаки:

1 — однослойный цилиндрический эпителий; *2* — собственная пластинка слизистой оболочки; *3* — фундальные железы в ней; *4* — часть фундальной железы под большим увеличением; *5* — главные клетки фундальной железы; *6* — обкладочные клетки фундальной железы; *7* — секреторные канальцы в них; *7'* — просвет железы; *8* — мышечная пластинка слизистой оболочки; *9* — желудочные ямки.

етальных (обкладочных) и добавочных клеток. *Главные клетки* более многочисленные (рис. 208—*5*), имеют небольшой размер, кубическую или призматическую форму, базофильную цитоплазму с хорошо выраженным пластинчатым комплексом и митохондриями. Ядра в них располагаются ближе к основанию, на апикальном полюсе микроворсинки. Главные клетки выделяют пепсиноген. *Париетальные клетки* (*6*) встречаются в меньшем количестве, овальной или грушевидной формы. Они крупнее главных и поэтому выступают за их пределы. Ядра их находятся в центре. В оксифильной цитоплазме есть система внутриклеточных канальцев (*7*), сообщающаяся с просветом железы, а на апикальном конце — микроворсинки. Обкладочные клетки синтезируют хлориды, из которых образуется соляная кислота. Она активизирует пепсиноген, превращая его в активный фермент — пепсин, а также освобождает пищевую массу от микроорганизмов. При различных физиологических состояниях положение и количество главных и париетальных клеток может меняться. Кроме двух основных видов железистых клеток, в стенке фундальной железы имеются *добавочные клетки*, выделяющие слизь. Просвет фундальных желез очень узок и открывается на дне желудочных ямок. Расположены железы так тесно, что соединительная ткань собственно слизистой оболочки сохраняется лишь в виде едва заметных прослоек.

Пилорические железы (рис. 209—*Б*) выделяют слизь с примесью пепсина. По форме это простые, трубчатые, сильно ветвящиеся железы, открывающиеся в более широкие и глубокие желудочные ямки. Лежат они не так плотно, как собственные железы, и имеют более широкие просветы. Стенка их состоит из высоких цилиндрических железистых клеток с оксифильной цитоплазмой. Ядра клеток сплющены и располагаются ближе к основанию клеток.

Кардиальные железы (*А*) тоже трубчатые, простые, с ветвящимися концевыми отделами. У типичных кардиальных желез сравнительно длинные выводные протоки и короткие концевые отделы. Продуцируют они слизь. Форма клеток призматическая. Ядра овальной формы и располагаются у основания клетки. Зона, занятая кардиальными железами, обычно невелика.

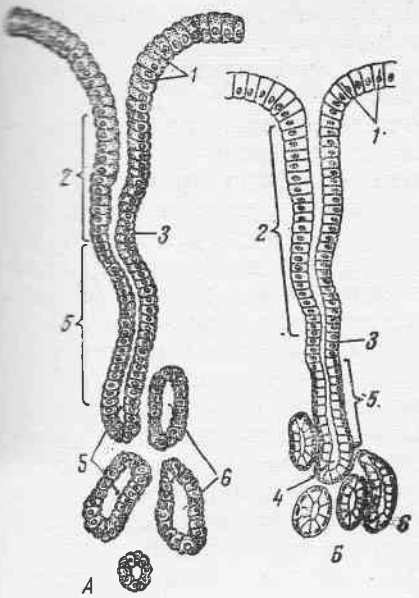


Рис. 209. Строение *А* — кардинальной и *Б* — пилорической железы свиньи:

1 — эпителий слизистой желудка; *2* — желудочная ямка; *3* — шейка железы; *4* — выводной проток железы; *5* — концевой отдел железы; *6* — поперек перерезанные ветви и витки концевого отдела железы.

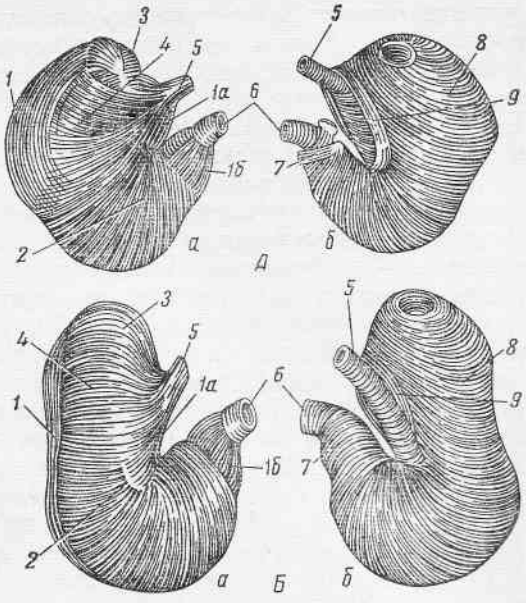


Рис. 210. Полусхема мышечных слоев желудка:

А — свиньи; *Б* — лошади; *а* — наружного слоя; *б* — внутреннего слоя; *1, 1а,* и *1б* — наружный продольный слой; *2* — средний круговой слой; *3* — слепой мешок; *4* — наружный косой слой; *5* — пищевод; *6* — двенадцатиперстная кишка; *7* — сфинктер пилоруса; *8* — внутренний косой слой; *9* — его петля вокруг входа в пищевод.

Подслизистая основа желудка развита хорошо и состоит из рыхлой соединительной ткани с находящимися в ней кровеносными и лимфатическими сосудами, симпатическими и парасимпатическими нервами, а также интрамуральными ганглиями.

Мышечная оболочка желудка состоит из гладкой мышечной ткани и образует 2—3 слоя: кольцевой, косой и продольный (рис. 210), выраженные в различных отделах желудка и у разных животных неодинаково.

Снаружи желудок покрыт серозной оболочкой, в которой встречаются эластические волокна и жировые клетки.

Нервные элементы желудка образуют подслизистое (мейснеровское), межмышечное (ауэрбаховское) и подсерозное сплетения.

Средняя кишка, или тонкий отдел кишечника

В состав средней кишки, или тонкого отдела кишечника, входят двенадцатиперстная, тощая и подвздошная кишки, а также производные двенадцатиперстной кишки — печень и поджелудочная железа. В этом отделе происходит наиболее интенсивное переваривание пищи, а именно превращение крахмала в сахар, расщепление белков до аминокислот, расщепление жиров, на глицерин и жирные кислоты. Переваривание происходит под влиянием кишечного сока, имеющего щелочную реакцию и выделяемого многочисленными пристенными и застенными железами данного отдела кишечника. В тонком отделе кишечника происходит и наиболее интенсивное всасывание разложенных на составные элементы питательных веществ корма. Этой

функции соответствует строение слизистой оболочки кишечника. Пищевая масса в средней кишке непрестанно перемешивается и продвигается по направлению к задней кишке благодаря наличию в ней хорошо выраженной мышечной оболочки.

Подвижность средней кишки, особенно тощей, обеспечивается сравнительно длинной брыжейкой, на которой она подвешена.

Двенадцатиперстная кишка — intestínum duodénum (рис. 222—*A* — *14*) — место, где наиболее интенсивно происходит переваривание и всасывание питательных веществ. Длина ее у разных животных различна, и название ее — двенадцатиперстная (то есть равная ширине двенадцати пальцев, или перстов, руки человека, сложенных рядом) у животных не соответствует действительности. Так, у лошади она достигает длины 1 м, а у рогатого скота — 1,2 м. Начинаясь от пилоруса и без особых границ переходя в тощую кишку, двенадцатиперстная кишка образует ряд изгибов: *S-образную извилину* — в области печени, *первый поворот* (назад) — в области правой почки, *второй поворот* (налево и вперед) — сзади правой почки (у лошади, свиньи и собаки) или у крыла подвздошной кости (у рогатого скота). В начальной части она прилежит к печени и располагается преимущественно в правом подреберье. По сравнению с другими кишками этого отдела она менее подвижна, так как подвешена на короткой брыжейке. В толще ее стенки большое количество пристенных желез, а в просвет кишки открываются выводные протоки застенных желез — печени и поджелудочной железы (рис. 191—*5*, *10*) и выступают кишечные ворсинки.

Тощая кишка — intestínum jejúnum (рис. 222—*A—16*) — при вскрытиях обычно бывает слабо наполненной пищевыми массами, отчего она и получила свое название. В ней происходят в основном те же процессы, что что и в двенадцатиперстной кишке, с преобладанием процесса всасывания. В связи с этим длина тощей кишки по сравнению с длиной других кишок является наибольшей. Тощая кишка образует ряд петель и подвешена на длинной брыжейке. Количество пристенных желез в ней меньше, чем в двенадцатиперстной кишке; застенных желез нет. Ворсинки ее отличаются несколько меньшим размером, чем в двенадцатиперстной кишке, а в толще ее стенки имеется большее количество защитных лимфоидных *солитарных фолликулов* и *кишечных* (пейеровых) *бляшек*. Размещается тощая кишка во всех свободных местах брюшной полости, куда она проникает своими петлями. У рогатого скота ее лучше обследовать в правой подвздошной области; у свиньи — в подреберьях; у лошади — в левой подвздошной области; у собаки — по брюшной стенке, в нижней ее части. Тощая кишка без ясно видимых границ переходит в следующий отдел — подвздошную кишку.

Подвздошная кишка — intestínum íleum (*A—18*) — сравнительно короткая и более прямая, тем тощая или даже двенадцатиперстная кишка. Она впадает или в слепую кишку (у лошади), или на границе слепой и ободочной (рогатый скот, свинья и собака) и расположена у большинства животных (кроме свиньи) в правом подвздохе, откуда и получила свое название. Переваривание и всасывание питательных веществ в подвздошной кишке менее интенсивное. В стенках ее находится большое количество пейеровых бляшек.

Гистологическое строение средней кишки. Стенка средней кишки имеет слизистую оболочку, подслизистую основу, мышечную и серозную оболочки (рис. 211).

Слизистая оболочка (*1*) состоит из эпителия, собственной и мышечной пластинки. Все три слоя участвуют в образовании

пальцевидных выпячиваний — ворсинок, за счет впячивания эпителия в собственной пластинке слизистой образуются общекишечные (либеркюновы) железы, или крипты, а благодаря впячиванию в подслизистый слой — железы двенадцатиперстной кишки (бруннеровы).

Ворсинки кишечника (рис. 212) в числе 2—4 десятков на 1 мм² выступают в просвет кишки. Каждая ворсинка покрыта однослойным цилиндрическим каемчатым эпителием (*1*), в котором встречаются бокаловидные и аргентафинные клетки. Основу ворсинок составляет рыхлая соединительная ткань с примесью ретикулярной и пучков гладкой мышечной ткани. В центре ворсинки находится один, а у овцы несколько лимфатических синусов (*4*). Вокруг синуса в соединительной ткани расположены сплетения капилляров артерий, вен и окончания вегетативных нервов.

Каемчатый эпителий получил свое название за то, что на свободной поверхности клеток этого эпителия имеется каемка. Электронно-микроскопические исследования показывают, что каемка каждой клетки состоит из нескольких тысяч микроворсинок. Они являются выростами цитоплазмы, покрытыми плазмалеммой. Микроворсинки в несколько десятков раз увеличивают всасывающую поверхность. Они богаты полисахаридами, препятствующими проникновению в клетки микробов, и ферментами (фосфатаза и липаза), способствующими расщеплению жиров и углеводов перед поступлением в клетку и ресинтезу их в клетке. Между каемчатыми клетками имеются замыкающие пластинки, которые препятствуют проникновению веществ из просвета кишечника, так что всасывание осуществляется только через каемку. Кроме того, установлено, что расщепление пищевых веществ и всасывание наиболее интенсивно происходят в области исчерченной каемки. Этот процесс получил название пристеночного пищеварения в отличие от полостного, совершающегося в просвете кишечной трубки. *Бокаловидные клетки* (*3*) выделяют слизь для увлажнения внутренней поверхности кишечника, что облегчает движение пищевых масс вдоль него. Поэтому по мере уплотнения этих масс в дистальных отделах кишечника количество бокаловидных клеток возрастает. *Аргентафинные клетки* легко воспринимают соли серебра. Полагают, что они способствуют всасыванию витамина B_{12} и выделяют секретин, регулирующий деятельность пищеварительных желез. Продукты распада белков и углеводов (аминокислоты и сахара) проникают в кровеносные сосуды ворсинок, а продукты распада жиров, омыляемые желчью, после воздействия на них сока

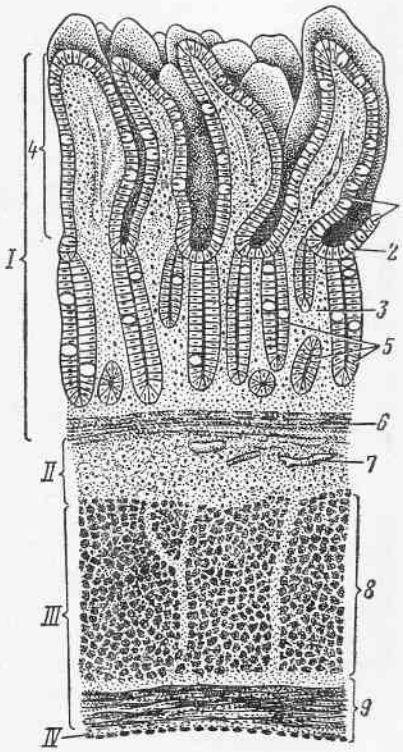


Рис. 211. Гистологическое строение тощей кишки:

I — слизистая оболочка; *II* — подслизистая основа; *III* — мышечная оболочка; *IV* — серозная оболочка; *1* — эпителий; *2* — бокаловидные клетки в нем; *3* — собственная пластинка слизистой оболочки; *4* — ворсинка; *5* — общекишечные железы; *6* — мышечная пластинка слизистой оболочки; *7* — кровеносные сосуды; *8* — внутренний круговой мышечный слой; *9* — наружный продольный мышечный слой.

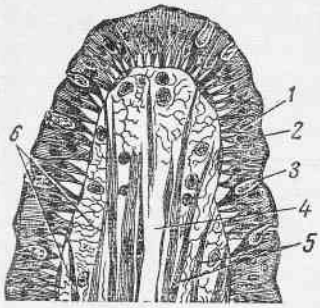


Рис. 212. Продольный разрез вершины ворсинки из тонкого отдела кишечника собаки:

1 — эпителий ворсинки; *2* — его каемка; *3* — бокаловидные клетки; *4* — лимфатический синус; *5* — мышечные клетки; *6* — сосуды и нервы.

поджелудочной железы переходят в лимфатические синусы. Благодаря наличию в ворсинке мышечных клеток (*5*) она сокращается, ее сосуды сдавливаются, что облегчает отток крови и лимфы с растворенными в них питательными веществами, обеспечивает перемешивание находящихся около ворсинки растворенных питательных веществ, а также соприкосновение с ворсинкой все новых и новых их порций.

Общекишечные железы находятся в основной пластинке слизистой оболочки и относятся к типу простых трубчатых желез. Их протоки открываются между основаниями ворсинок. Стенка желез вблизи шейки состоит из каемчатых, бокаловидных аргентафинных и бескаемчатых клеток. Последние играют роль камбия. На дне общекишечных желез располагаются группами или поодиночке кишечные клетки с ацидофильными гранулами, которые, по-видимому, принимают участие в образовании пищеварительного сока.

Общекишечные железы выделяют свой секрет в кишечник, где он активизирует действие сока поджелудочной железы.

В основной пластинке слизистой оболочки средней кишки, построенной из рыхлой соединительной и ретикулярной тканей, в большом количестве находятся макрофаги, плазматические клетки, лимфоциты, а также солитарные фолликулы и кишечные бляшки. В норме солитарные фолликулы — едва заметные округлые возвышения на внутренней поверхности кишки. Состоят они из ретикулярной ткани и скопления лейкоцитов. Располагаясь большими группами, солитарные фолликулы формируют кишечные бляшки, которые у разных животных имеют различную форму и разную величину. Особенно велики они у крупных животных. Вместе с одиночными лейкоцитами, в большом количестве встречающимися в слизистой оболочке кишечника, солитарные фолликулы и кишечные бляшки защищают организм от проникающих в него микроорганизмов и являются местом размножения лимфоцитов. Там, где они развиты, ворсинки кишки сглажены.

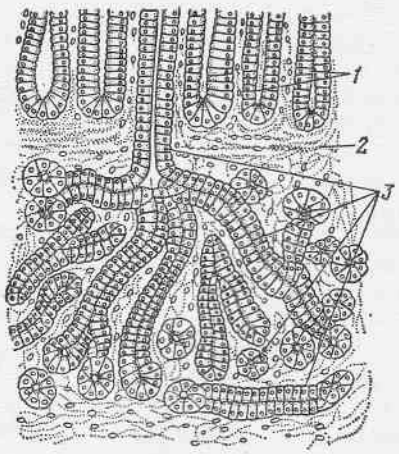


Рис. 213. Железы двенадцатиперстной кишки лошади:

1 — общекишечные железы слизистой оболочки; *2* — мышечная пластинка слизистой оболочки; *3* — железы двенадцатиперстной кишки в подслизистой основе.

Слизистая оболочка кишечника имеет также мускульную пластинку. Подслизистая основа состоит из рыхлой соединительной ткани. В подслизистой основе двенадцатиперстной кишки находятся железы двенадцатиперстной кишки. Это сложные трубчатые или ветвящиеся альвеолярно-трубчатые железы (рис. 213—*3*), выделяющие секрет слизистого характера. Стенка их построена из эпителия, напо-

минающего эпителий пилорических желез. Выводные протоки их выходят между общекишечными железами. Они принимают участие в нейтрализации кислой реакции желудочного сока и расщеплении белков и углеводов.

В подслизистой основе тонкого кишечника (рис. 211—*II*) располагается основное сплетение кровеносных и лимфатических сосудов, питающих стенку кишки, а также подслизистое нервное (мейснеровское) сплетение с большим количеством интрамуральных нервных ганглиев. Конечные ветви этого сплетения проходят в ворсинки и железы кишечника, обеспечивая регуляцию секреции желез и всасывание питательных веществ. Все сплетения кишечника образуются ветвями блуждающего и симпатического нервов.

Мышечная оболочка кишечника (*III*) состоит из гладкой мышечной ткани, образующей внутренний — круговой и наружный — продольный слой (*8*, *9*). Между ними находится межмышечное нервное (ауэрбаховское) сплетение. Иннервируя мышечные слои, оно вызывает их сокращение, благодаря чему совершается перистальтическое движение кишок и содержимое кишечника проталкивается по направлению к анальному отверстию.

Наружным слоем стенки кишечника является серозная оболочка (*IV*).

Печень

Печень — hépar (рис. 214) — широкая, плотная, дольчатая железа буро-красного цвета. Самая большая железа в организме, имеющая разнообразное значение в жизни животного. Основная ее функция — выделение желчи, участвующей в превращении жирных кислот пищи в растворимые соединения, способные всасываться сосудами кишечной стенки. В печени происходит синтез и отложение гликогена, обратное превращение его в сахар и выведение в кровь по мере потребности организма. Большое значение имеет барьерная функция печени — задержка бактерий и нейтрализация ядовитых продуктов распада белка. Печень принимает активное участие в обмене белков, жиров, углеводов и витаминов и водном обмене, кроветворении, особенно в эмбриональный период, в образовании мочевины, а у птиц — молочной кислоты.

Печень занимает переднюю часть брюшной полости, примыкая непосредственно к диафрагме. У жвачных она расположена в правом подреберье, у лошади — частично и в левом, у свиньи и собаки лежит почти равными частями в правом и левом подреберьях. У печени выпуклая *диафрагмальная* поверхность, примыкающая к диафрагме, и вогнутая *висцеральная* поверхность, обращенная к желудку и кишечнику. Почти в центре висцеральной поверхности имеется углубление — *ворота печени* (*10*). Через них в печень входят печеночная артерия, воротная вена (*2*) и нервы печени, выходят из печени желчный проток (*3*) (у лошади печеночный) и лимфатические сосуды. В области ворот печени располагаются лимфатические узлы. На висцеральной поверхности лежит *желчный пузырь* (*11*) (у лошади, оленя и верблюда он отсутствует). С соседними органами — диафрагмой, двенадцатиперстной кишкой, почками — печень соединяется *связками*, с малой кривизной желудка — *малым сальником*. От печени к пупку идет *круглая связка* (*5*). У ряда взрослых животных она в большей или меньшей мере редуцирована.

В печени различают *тупой край* (верхний) и *острые края*. На тупом крае две *вырезки*: пищеводная (*б*) и для задней полой вены (*а*). Вырезками со стороны острого края печень делится на доли. Влево от круглой связки на-

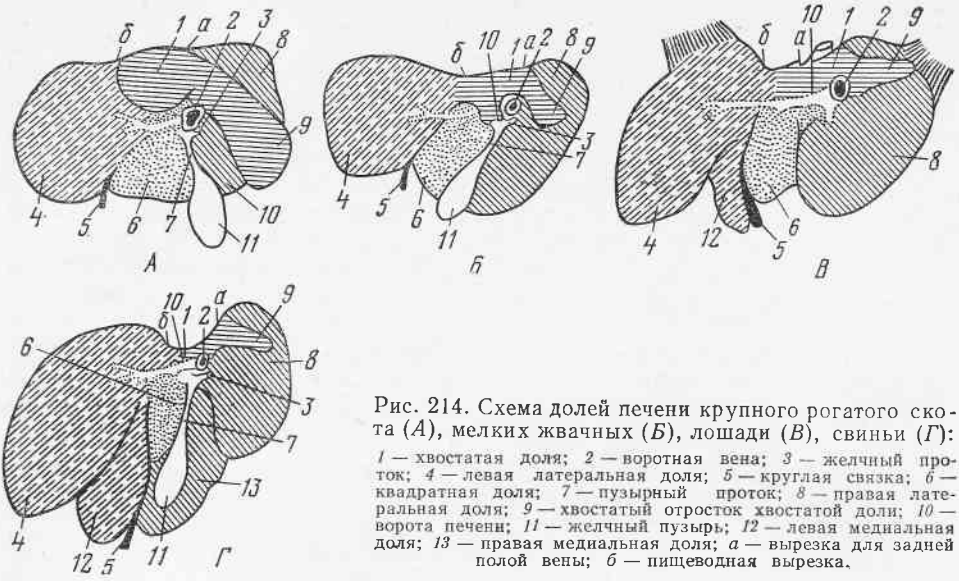


Рис. 214. Схема долей печени крупного рогатого скота (*А*), мелких жвачных (*Б*), лошади (*В*), свиньи (*Г*):

1 — хвостатая доля; *2* — воротная вена; *3* — желчный проток; *4* — левая латеральная доля; *5* — круглая связка; *6* — квадратная доля; *7* — пузырный проток; *8* — правая латеральная доля; *9* — хвостатый отросток хвостатой доли; *10* — ворота печени; *11* — желчный пузырь; *12* — левая медиальная доля; *13* — правая медиальная доля; *а* — вырезка для задней полой вены; *б* — пищеводная вырезка.

ходится *левая доля* (*4*), вправо — *правая* (*8*). На правой доле различают *хвостатую* (верхнюю) (*1*) с *хвостатым отростком* (*9*) и *квадратную* (нижнюю) доли (*6*). Левая доля печени у свиньи, лошади и собаки, кроме того, делится на две доли — *левую латеральную* (*4*) и *левую медиальную* (*12*), а у свиньи и собаки и правая доля делится на две — *правую латеральную* (*8*) и *правую медиальную доли* (*13*). У лошади одна правая доля из-за отсутствия желчного пузыря отделена от средней доли вырезкой, идущей по острому краю печени.

Желчный пузырь — vesíca féllea (*11*) — является резервуаром для желчи. Стенка его состоит из трех оболочек: слизистой, мышечной и серозной. Слизистая оболочка выстлана однослойным цилиндрическим эпителием. В собственной пластинке слизистой оболочки жвачных, свиньи и хищных содержатся трубчатые, слизистые и серозные железы. В мышечной оболочке два слоя, состоящих из гладкой мышечной ткани с продольным (внутренним) и кольцеобразным (наружным) направлением пучков. В желчный пузырь желчь поступает по мелким протокам, из него выходит по пузырному протоку. С печенью желчный пузырь местами соединен довольно прочно, местами лежит свободно. У жвачных он выходит за пределы острого края печени. У свиньи этого нет.

Гистологическое строение печени и воротное кровообращение. Печень — компактный орган. Ее *строма* формирует *соединительнотканную капсулу*, сверху покрытую серозной оболочкой (рис. 215). От ворот печени соединительнотканная капсула вместе с желчными протоками, сосудами и нервами проникает внутрь печени и разбивает железу на дольки, образуя *междольковые прослойки*. Если междольковой соединительной ткани мало, то дольчатость железы выражена менее отчетливо. Это наблюдается у лошади и особенно у жвачных и птиц. У свиньи, наоборот, междольковой соединительной ткани много, вследствие чего дольки видны невооруженным глазом на поверхности печени в виде бугорков размером 1—1,5 мм. Каждая *долька* в виде многогранной призмы (*А*). В центре ее расположена *центральная вена* (*8*). *Внутридольковые* прослойки в печени очень нежные и представлены

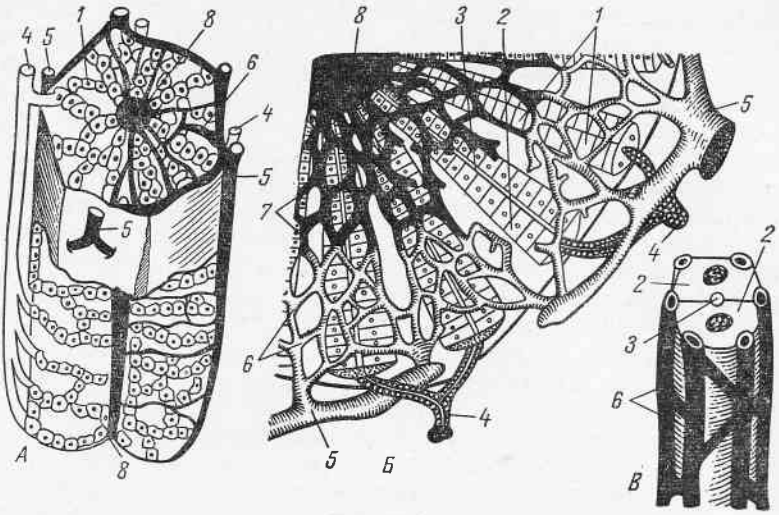


Рис. 215. Строение дольки печени:

А — схема целой дольки; *Б* — участок поперечного разреза ее (большое увеличение); *В* — пластинка с оплетающими ее кровеносными капиллярами (большое увеличение); *1* — пластинка; *2* — клетки, образующие печеночную пластинку (последняя разрезана); *3* — желчный капилляр в центре пластинки; *4* — междольковый желчный проток, собирающий желчь из капилляров; *5* — междольковые ветви воротной вены; *6* — венозные капилляры, оплетающие печеночные пластинки; *7* — венозные капилляры, собирающие кровь в центральную вену *(8)*.

единичными волокнами. Паренхима печени состоит из тяжей печеночных клеток, называемых *печеночными пластинками*. Последние анастомозируют между собой и образуют сеть. Каждая такая пластинка у млекопитающих состоит из двух рядов печеночных клеток, у птиц — из 6—8 рядов. Между рядами печеночных клеток, составляющих пластинку, есть узкие щели, образованные желобками печеночных клеток, обращенными друг к другу. Это внутридольковые *желчные капилляры*. У них нет собственных стенок, и они проходят в середине каждой печеночной пластинки. Желчь по этим капиллярам стекает в междольковые выводные протоки, имеющие собственную стенку. Междольковые выводные протоки, объединяясь, образуют *печеночный проток*. У лошади он открывается прямо в просвет двенадцатиперстной кишки, у рогатого скота и свиньи сливается с *пузырным протоком* в один *желчный проток*.

Особенностью печеночных клеток является то, что они обладают двусторонней секрецией. Через поверхность клеток, обращенную в просвет желчного капилляра, выделяется желчь, которую клетки вырабатывают, используя продукты распада гемоглобина погибших в селезенке эритроцитов. Через противоположную поверхность печеночные клетки улавливают из крови (при посредстве клеток кровеносных капилляров) продукты разрушения гемоглобина, ядовитые продукты, образующиеся при переваривании белков в пищеварительном тракте и распаде тканевых белков, питательные вещества, поступающие с кровью из органов пищеварения; обратно в кровь печеночные клетки выделяют продукты переработки всех этих веществ: мочевину, обезвреженные вещества, сахара, важнейшие белки плазмы крови и др. Такая особенность функции сказывается на морфологии клеток печени.

Эпителий печеночных пластинок в отличие от обычного эпителия не имеет базальной мембраны. Поверхность печеночных клеток от эндотелия

капилляров отделяется вокругсинусоидным пространством, заполненным тканевой жидкостью и сетью ретикулярных волокон. На поверхностях, обращенных в просвет желчного капилляра и к эндотелию кровеносных капилляров, клетки несут микроворсинки, облегчающие обмен. Печеночные клетки часто являются двухъядерными, что, по-видимому, связано с их усиленной синтетической деятельностью. В цитоплазме хорошо развиты митохондрии и пластинчатый комплекс, имеющие отношение к обмену веществ и процессам секреции, зернистая цитоплазматическая сеть (где синтезируются белки) и незернистая цитоплазматическая сеть, где образуется гликоген. Из непостоянных включений в цитоплазме печеночных клеток, кроме гликогена, часто находят жир и пигменты. В работе печеночных клеток наблюдается определенная упорядоченность. Желчь вырабатывается главным образом днем, а гликоген ночью. Отложение гликогена начинается с клеток, лежащих ближе к центру дольки, а жира — в клетках, находящихся ближе к поверхности дольки.

С функцией печени связано и строение кровеносных капилляров дольки. Очень тонкая стенка их состоит из эндотелия, среди типичных клеток которого находятся своеобразные звездчатые (купферовские) клетки. Они более крупные, отростчатые и вдаются в просвет капилляров. Эти клетки вырабатывают ретикулярные волокна, образующие остов дольки; обладают фагоцитарной способностью — осуществляют защитную функцию, улавливая из протекающей крови инородные вещества, бактерии и пр., а также ряд веществ, которые затем поступают в печеночные клетки. Улавливание происходит благодаря микроворсинкам звездчатых клеток, переплетающихся с микроворсинками печеночных клеток в вокругсинусоидном пространстве.

Кровообращение печени. В ворота печени входят *печеночная артерия* и *воротная вена*. Первая приносит питательные вещества и кислород для самой печени, вторая доставляет венозную кровь от желудка и кишечника, селезенки и поджелудочной железы. В печени воротная вена и печеночная артерия многократно делятся и в конечном итоге дают *междольковые артерии* и *вены* (*5*), которые идут по соединительнотканным прослойкам между дольками. От междольковых артерий и вен отходят более мелкие сосуды, распадающиеся внутри дольки на *капилляры* синусоидного типа (*6*, *7*), оплетающие печеночные пластинки. Здесь венозная кровь смешивается с артериальной, течет очень медленно и вступает в те сложные биологические взаимоотношения с печеночными клетками, которые описаны выше. Из венозных капилляров кровь направляется в *центральную вену дольки* (*8*). Таким образом, между двумя венами располагаются венозные капилляры. Это образование венозных капилляров между двумя венами называется *чудесной сетью печени*. Центральные вены долек сливаются через ряд более крупных вен в *печеночные вены*. Последние несколькими стволами выходят из печени на тупом крае ее и впадают в каудальную полую вену, прилегающую к этому же краю печени. Ток крови от вен кишечника через печень до каудальной полой вены носит название *воротного кровообращения*.

В сосудах печени имеются сфинктеры, которые регулируют скорость тока крови в ней.

Поджелудочная железа

Поджелудочная железа — pánсreas (рис. 222—*А*—*15*) — имеет разнообразную форму, розовато-серый или с желтым оттенком цвет, располагается в S-образном изгибе двенадцатиперстной кишки, а у ряда животных тянется дальше. Эта железа внешней и внутренней секреции. Она вырабаты-

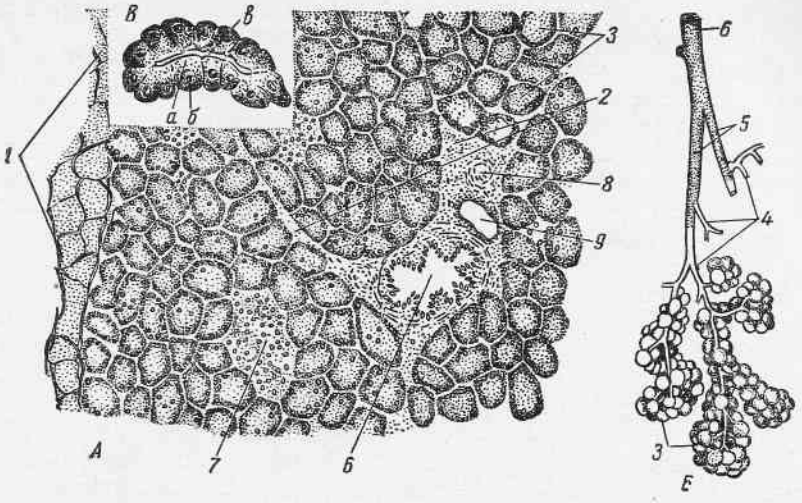


Рис. 216. Строение поджелудочной железы:

А — участок железы на разрезе; *Б* — схема паренхимы железы; *В* — концевой отдел железы под большим увеличением: *1* — соединительнотканная оболочка; *2* — междольковая соединительная ткань; *3* — концевые отделы внешнесекреторной части железы; *а* — апикальный, оксифильный участок клетки; *б* — базальный, базофильный (с сильным развитием зернистой цитоплазматической сети) участок клетки; *в* — просвет концевого отдела; *4* — вставочные отделы; *5* — внутридольковые выводные протоки; *6* — междольковый выводной проток железы; *7* — островок поджелудочной железы; *8* — артерия; *9* — вена.

вает ряд ферментов, способствующих разложению основных частей корма — белков, жиров, углеводов — на их составные элементы. Секрет поджелудочной железы называется *панкреатическим соком*. Непосредственно в кровь она выделяет гормоны — *инсулин* и *глюкагон*, регулирующие содержание сахара в организме и его расходование. При поражениях участков поджелудочной железы, вырабатывающих инсулин, происходит накапливание сахара в крови, откуда он затем переходит в органы мочеотделения и выводится из организма с мочой, чего в норме не бывает. Это заболевание называется сахарной болезнью или диабетом.

Поджелудочная железа *рогатого скота* имеет головку, правую и левую доли. Располагается она в правом подреберье от двенадцатого ребра до 3—4 поясничных позвонков. Левая доля железы короче, лежит поперек тела животного и граничит с селезенкой. В большинстве случаев поджелудочная железа открывается одним выводным панкреатическим протоком из правой доли в двенадцатиперстную кишку на расстоянии около 1 м от пилоруса. В поджелудочной железе *свиньи* различают головку, правую и левую доли. Лежит она в основном в правом подреберье, приблизительно в пределах двух последних грудных и двух первых поясничных позвонков. Левая ее доля граничит с селезенкой и левой почкой, правая доля — с двенадцатиперстной кишкой и правой почкой. Панкреатический проток открывается в двенадцатиперстную кишку на расстоянии 15—25 см от пилоруса. Поджелудочная железа *лошади* лежит в правом и левом подреберьях и имеет головку, лежащую в изгибе двенадцатиперстной кишки, левую долю, граничащую с селезенкой, и правую долю, доходящую до правой почки. Выводных протоков два. Главный панкреатический проток открывается вместе с печеночным протоком в двенадцатиперстную кишку недалеко от пилоруса, добавочный панкреатический проток — против главного протока. Иногда он запустевает. Поджелудочная железа *собаки* узкая, длинная. Правая доля ее

расположена вдоль двенадцатиперстной кишки, левая направлена к желудку. Выводных протоков бывает от одного до трех.

Гистологическое строение поджелудочной железы (рис. 216). В поджелудочной железе различают соединительнотканную строму и паренхиму, состоящую из внешнесекреторной и внутрисекреторной частей.

Соединительнотканный остов образует капсулу железы и ряд прослоек, которые разделяют железу на угловатые дольки. В междольковых прослойках проходят кровеносные сосуды, ветви симпатического и блуждающего нервов, а также крупные выводные протоки. Внутридольковые прослойки очень тонки.

Внешнесекреторная часть паренхимы железы построена по типу сложноальвеолярных желез, то есть она имеет главный проток, который многократно ветвится на более мелкие протоки, формирующие междольковые и внутридольковые протоки (*5*, *6*). Конечным участком последних являются вставочные отделы (*4*). Стенка вставочных отделов состоит из плоского или низкого кубического эпителия и тонкого слоя соединительной ткани. По мере укрупнения выводных протоков эпителий приобретает характер цилиндрического, а собственная пластинка слизистой оболочки утолщается. Вставочный отдел ведет в несколько железистых концевых отделов, имеющих форму альвеол. Альвеолы, открывающиеся в один вставочный отдел, образуют ацинус. Стенка альвеол состоит из секреторных клеток пирамидальной формы. Цитоплазма их делится на две зоны, на границе которых располагается ядро. Наружная, более темная на препаратах зона клетки содержит хорошо развитую зернистую цитоплазматическую сеть и потому красится основными красителями (*б*). Внутренняя зона, обращенная к просвету альвеолы — более светлая, красится кислыми красителями и у голодных животных заполнена крупными гранулами секрета (*а*). Эти клетки выделяют панкреатический сок.

Внутрисекреторная часть паренхимы железы состоит из скоплений клеток, называемых островками поджелудочной железы (Лангерганса) (*7*). Островки разной формы и размера. Они беспорядочно рассеяны между концевыми отделами внешнесекреторной части железы; 70% клеток островка прилегает к эндотелию кровеносных капилляров. Это базофильные клетки (клетки β). Они имеют округлую форму, темное ядро и вырабатывают инсулин. Этот гормон ограничивает образование глюкозы в печени и облегчает усвоение ее мышцами, благодаря чему количество сахара в крови снижается. 20% клеток островка представлено ацидофильными клетками (клетки α), это крупные клетки со светлым ядром. Вырабатывают они глюкагон, который, способствуя активации фосфорилазы печени, вызывает расщепление гликогена, вследствие чего количество сахара в крови увеличивается. Роль остальных клеток островка не выяснена, но, по-видимому, часть из них играет роль камбия. В то же время на периферии островков (по данным электронно-микроскопических исследований) встречаются переходные формы клеток между ацинозными и островными, что указывает на возможность образования островковых клеток из ацинозной паренхимы. Островки не имеют протоков, и вырабатываемые ими инкреты поступают прямо в кровь.

Задняя кишка, или толстый отдел кишечника

К задней кишке, или к толстому отделу кишечника, относятся слепая, ободочная и прямая кишки. В них заканчивается всасывание питательных веществ и формируются каловые массы, которые периодически выбрасываются наружу.

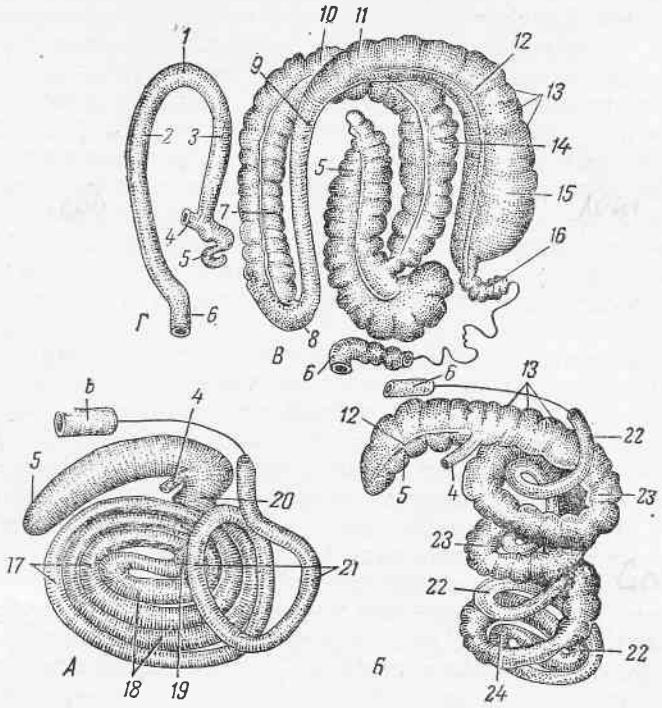


Рис. 217. Различные типы строения толстого отдела кишечника:

А — крупного рогатого скота; *Б* — свиньи; *В* — лошади; *Г* — собаки; *1* — поперечная часть ободочной кишки; *2* — часть ободочной кишки, идущая назад; *3* — ее часть, идущая вперед; *4* — подвздошная кишка; *5* — слепая кишка; *6* — прямая кишка; *7* — левое вентральное положение; *8* — ее тазовый изгиб (петля); *9* — левое дорсальное положение большой ободочной кишки; *10* — ее вентральное и *11* — дорсальное поперечное положение; *12* — тении; *13* — кармашки; *14* — правое вентральное и *15* — правое дорсальное положение большой ободочной кишки; *16* — малая ободочная кишка; *17* — центрифугальные извилины лабиринта; *18* — центрипетальные извилины лабиринта; *19* — ее центральный поворот; *20* — начальная петля ободочной кишки жвачных; *21* — конечная петля ободочной кишки; *22* — центрифугальная спираль; *23* — центрипетальная спираль; *24* — вершина лабиринта.

Слепая кишка — intestinum caécum (рис. 217—*5*) — у *рогатого скота* (*А*) имеет гладкую поверхность, бóльший по сравнению со средней кишкой диаметр; расположена она в правой половине брюшной полости и достигает 70 см. Одним концом заканчивается слепо, другим без границ переходит в ободочную кишку. Слепой конец ее называется верхушкой. У *свиньи* по наружной поверхности слепой кишки (*Б*—*5*) тянутся три продольные мышечные ленты — *тении* (*12*). Они короче общей длины кишки, но простираются от одного ее конца до другого, вследствие чего кишка собирается в складки и образует *кармашки* (*13*). Без границ слепая кишка переходит в ободочную (*20*).

Слепая кишка лежит в задней части поясничной области. Верхушка ее обращена каудально, вправо от средней сагиттальной плоскости и опущена вентрально. Длина кишки сравнительно небольшая, диаметр, наоборот, значительный. У *лошади* слепая кишка в форме запятой и отличается огромными размерами (*В*—*5*). При сравнительно небольшом объеме желудка большая слепая кишка увеличивает возможность лучшего использования объемистого растительного корма. Слепая кишка лошади имеет четыре тении (*12*) с кармашками (*13*) между ними, образовавшимися так же, как и у свиньи. В ней различают головку, тело и верхушку.

Головка слепой кишки — расширенная закрытая часть кишки изогнутой формы. Лежит преимущественно в правой подвздошной области. Выпуклая ее поверхность большая кривизна, вогнутая — малая. В малую кривизну головки открывается подвздошная кишка (*4*), имеющая здесь значительные пучки круговой мускулатуры, формирующей сфинктер подвздошной кишки. Рядом с входом подвздошной кишки находится выходное отверстие из слепой кишки в большую ободочную кишку, также имеющее сфинктер. *Тело слепой кишки* длинное, из правой подвздошной области направляется вентро-медиально в область мечевидного отростка. *Верхушка слепой кишки* обращена в сторону диафрагмы, отделяясь от нее большой ободочной кишкой. Располагается она посредине передней части области мечевидного отростка.

Слепая кишка *собаки* имеет гладкую поверхность и представляет сравнительно короткую извилистую трубку. Она без границ переходит в ободочную кишку, где открывается подвздошная кишка (*Г—4, 5, 7*).

Ободочная кишка — intestinum cólon — наиболее длинная в толстом отделе кишечника. У *рогатого скота* (*А, 17—21*) достигает длины 9 м и делится на три неровных участка: начальную петлю, спиральный лабиринт и конечную петлю. *Начальная петля* (*20*) — прямое продолжение слепой кишки. Границей между ними является вход подвздошной кишки (*4*). Начальная петля образует три параллельных хода—сначала вперед, затем назад, потом вновь вперед, после чего на уровне третьего поясничного позвонка переходит в *спиральный лабиринт* ободочной кишки, который образует два вида *спиральных завитков*, лежащих в сагиттальной плоскости. Первые из них направляются к центру спирали (*18*), а вторые — от центра к периферии (*17*). У крупного рогатого скота петли спирального лабиринта образуют по полтора оборота в каждом направлении, у мелкого рогатого скота — по три. На уровне первого поясничного позвонка спиральный лабиринт переходит в *конечную петлю* (*21*). Последняя имеет три параллельных положения и идет в обратном начальной петле направлении, то есть вначале направляется назад, затем вперед, потом вновь назад и без границ переходит в прямую кишку (*6*). С поверхности ободочная кишка рогатого скота гладкая, диаметр ее постепенно уменьшается, так что конечная петля ее обладает наиболее узким просветом. Ободочная кишка у крупного рогатого скота в виде диска. У овец плоский диск встречается только в 3,04% случаев, а в 92,28% — дискоконус как с нормальным, так и со сдвинутым расположением завитков. В 4,68% случаев спиральный лабиринт встречается у овец с измененным (неправильным) ходом завитков (М. Б. Малакшинов). У овец последний завиток диска ободочной кишки несколько отступает и близко располагается около петель тощей кишки. А. М. Меерович этот завиток называет отстоящей петлей. Ободочная кишка у рогатого скота расположена в правой половине брюшной полости, примыкая к правой стороне рубца (рис. 222—*А—17*).

У *свиньи* ободочная кишка образует лабиринт иной формы и переходит в конечную петлю (рис. 217—*Б*). Ободочная кишка имеет вид конуса, расположенного основанием кверху, а вершиной книзу и состоит из двух петель. *Центрипетальная петля* (*23*) спирального лабиринта, идущая от его основания к вершине, образует широкую периферическую часть конуса. У этой петли две тении (*12*), два ряда кармашков (*13*), диаметр ее сравнительно широк. *Центрифугеальная петля* (*22*), располагаясь внутри конуса, возвращается от вершины конуса к его основанию. Кармашков здесь нет, диаметр ее более узкий. Выходя из лабиринта, эта часть ободочной кишки переходит в *конечную петлю* (*21*), которая направляется сначала вперед, затем, достиг-

нув желудка, возвращается назад и без границ переходит в прямую кишку. В отличие от других животных у свиньи ободочная кишка располагается большей своей частью в левой половине брюшной полости. Основание конуса ободочной кишки находится в области поясницы и частично в левом подвздохе. Спиральный лабиринт расположен кранио-вентрально, отклоняясь влево. Вершина его лежит на границе левого подреберья в области мечевидного хряща (у особей в возрасте 5—6 месяцев) или в пупочной области и частично в области мечевидного хряща (у особей в возрасте от 9 месяцев до 1,5 лет), где прилежит к брюшной стенке (А. Д. Малов). Поэтому обследовать ободочную кишку свиньи доступнее с левой стороны, а не с правой, как у других животных (рис. 220—*7*).

У *лошади* ободочная кишка длинная, различного размера и занимает в брюшной полости огромное место (рис. 217—*В*). В ней различают *большую ободочную кишку*, имеющую более широкий диаметр, и *малую ободочную кишку* (*16*) с узким диаметром, почти равным диаметру тонкого отдела кишечника. *Большая ободочная кишка* располагается подковообразно в два этажа — вентрально и дорсально, образуя шесть различных положений. Большая ободочная кишка, начинаясь в правой подвздошной области из малой кривизны слепой кишки, идет сначала по правой стороне брюшной полости и образует *правое вентральное положение* (*14*). С правой стороны она переходит на левую сторону брюшной полости, примыкая к диафрагме и образуя *диафрагмальное вентральное* положение (*10*). Дальше большая ободочная кишка направляется по левой стороне брюшной полости — *левое вентральное положение* (*7*) и идет до тазовой полости, где делает новый поворот. После этого она идет обратно по пройденному пути, располагаясь над вентральным положением под названием *левое дорсальное* (*9*), *диафрагмальное дорсальное* (*11*) и *правое дорсальное* положение ободочной кишки (*15*).

Диаметр большой ободочной кишки лошади не везде одинаков. Начинается она узкой трубкой, которая вскоре сильно расширяется и остается расширенной на всем вентральном ее положении. В левом дорсальном положении большая ободочная кишка имеет, наоборот, наименьший диаметр, который постепенно нарастает таким образом, что в конце правого дорсального положения большая ободочная кишка оказывается сильно расширенной. Значительно суживаясь в области поясницы, правое дорсальное положение переходит в малую ободочную кишку, направляющуюся в левую подвздошную область. Величина просвета ободочной кишки на втором месяце развития плода одинакова на всем протяжении, за исключением более узкого конечного участка. Желудкообразное расширение дорсального колена возникает на третьем месяце, вентральное расширение — на четвертом месяце развития плода (В. С. Бурякин). Вследствие того что диаметр большой ободочной кишки в левом дорсальном положении, особенно в начальной ее части, значительно меньше диаметра ее в левом вентральном положении, между левым дорсальным положением кишки и стенкой брюшной полости в области левого подвздоха и частично подреберья образуется пространство, заполняемое петлями тощей и малой ободочной кишок (рис. 221—*Б—22*). Большая ободочная кишка лошади негладкая. На вентральном ее положении четыре тении и четыре ряда кармашков, на дорсальном положении находятся три менее выраженные тении и три ряда кармашков. Дорсальные и вентральные положения большой ободочной кишки соединены между собой серозной оболочкой. Короткими связками большая ободочная кишка соединяется также со слепой кишкой, с диафрагмой, печенью, двенадцатиперстной кишкой и поджелудочной железой. Она закрепляется на краниальном корне брыжейки.

Малая ободочная кишка (*Б—8*) имеет сравнительно небольшой диаметр, значительную длину и располагается отдельными петлями преимущественно в левой подвздошной области. Распрямляясь, она направляется к тазовой полости и без границ переходит в прямую кишку (*14*). У нее две тении, два ряда кармашков, она свободно подвешена на длинном каудальном корне брыжейки.

Ободочная кишка *собаки* гладкая, имеет три положения: правое, диафрагмальное, или поперечное, и левое.

Прямая кишка — intestínum réctum (рис. 222— *Б — 9*) — является сравнительно коротким прямым отрезком задней кишки. Лежит она в тазовой полости между позвоночником и половыми органами и заканчивается анальным, или заднепроходным, отверстием. У крупного рогатого скота и лошади через прямую кишку (per réctum) проводят обследования некоторых внутренних органов и определяют беременность. Прямая кишка в задней части серозной оболочки не имеет. Начальная часть кишки окружена серозной оболочкой, которая переходит на кишку с заднего корня брыжейки. С соседними органами прямая кишка соединяется посредством

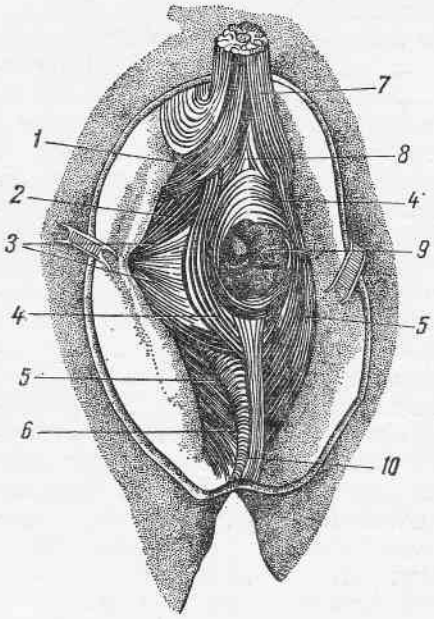


Рис. 218. Область анального отверстия:
1 — длинный опускатель хвоста; *2* — хвостовая мышца; *3* — подниматель ануса; *4* — наружный сфинктер ануса; *5* — седалищно-кавернозная мышца; *6* — мочеполовой канал; *7* — хвост (обрезан); *8* — подвешивающая связка ануса; *9* — анальное отверстие; *10* — мышца, оттягивающая пенис назад.

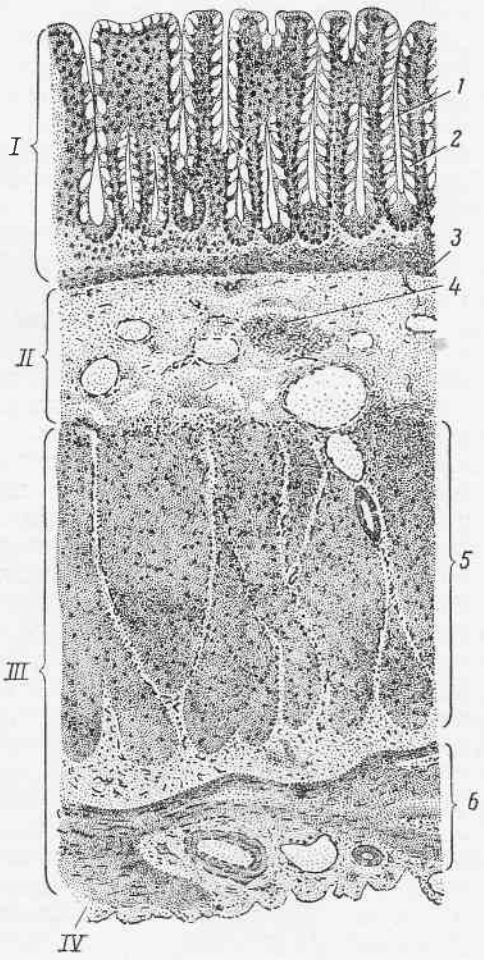


Рис. 219. Срез толстой кишки:
I—слизистая оболочка; *II* — подслизистая основа; *III* — мышечная оболочка; *IV* — серозная оболочка; *1* — общекишечная железа; *2* — бокаловидные клетки; *3* — мышечная пластина слизистой оболочки; *4* — лимфоидный фолликул; *5* —кольцевой и *6* — продольный слой мышечной оболочки

рыхлой соединительной ткани — связками. Прямая кишка *рогатого скота* (*А—1*) имеет ряд кольцевых перетяжек, у хорошо упитанных животных окружена значительным слоем жира. Мышечный пласт ее более мощный, чем в остальных отделах кишечника. У *свиньи* прямая кишка гладкая, окружена жировой тканью (рис. 220—*12*). У *лошади* (рис. 221—*А—1*) и *собаки* прямая кишка перед анусом образует большое расширение — *ампулу*.

Заднепроходное отверстие, или анус — ánus (рис. 218), — формируется каудальным концом прямой кишки и несколько выступает под хвостом наружу. Снаружи стенка ануса покрыта кожей, внутри — слизистой оболочкой, выстланной многослойным эпителием. Между ними расположена мышечная оболочка, состоящая из гладкой мышечной ткани, внутренний круговой слой которой формирует *внутренний сфинктер ануса*. В стенке заднепроходного отверстия имеется еще *наружный сфинктер* (*4*), состоящий из поперечнополосатой мышечной ткани и лежащий ближе к коже. У самок продолжением этой мышцы в вентральном направлении является мышца, сжимающая половую щель. Сфинктеры ануса обеспечивают до определенного времени удерживание каловых масс в кишечнике. Кроме того, в анусе есть парная мышца — *подниматель ануса* (*3*) — начинается от седалищной ости подвздошной кости и оканчивается, веерообразно расширяясь, в стенке ануса. Основная ее функция — подтягивание ануса вперед.

В стенку ануса вплетается идущая с вентральной стороны второго хвостового позвонка подвешивающая связка ануса (*8*). У самцов она продолжается на пенис, где формирует мышцу, оттягивающую пенис назад (*10*). Данная мышца особенно хорошо развита у быков и хряков, имеющих S-образный изгиб пениса.

Гистологическое строение задней кишки. Стенка толстого отдела кишечника (рис. 219) состоит из оболочек слизистой, подслизистой, мышечной и серозной, или адвентиции.

Слизистая оболочка (*I*) у взрослых животных не образует ворсинок. Поверхность слизистой покрыта однослойным цилиндрическим эпителием с тонкой каемкой и без нее. На конце прямой кишки эпителий замещается многослойным плоским. *Собственная пластинка* слизистой оболочки содержит простые трубчатые общекишечные железы. Стенка их преимущественно состоит из бокаловидных клеток, благодаря чему железы выделяют много слизи, облегчающей продвижение плотных каловых масс. Пищеварительных ферментов эти железы не продуцируют. Лежат они почти параллельно друг другу и очень тесно, так что от собственной пластинки слизистой оболочки остаются лишь нежные прослойки между ними. Мускульная пластинка слизистой оболочки выражена хорошо.

В *подслизистой* основе слизистой *оболочки* (*II*) находится большое количество лимфоидных фолликулов (*4*), что связано со значительным развитием в просвете данной кишки микрофлоры. В соединительной ткани толстого отдела кишечника сильно развиты эластические элементы, которых особенно много в кишечнике лошади.

Мышечная оболочка (*III*) состоит из хорошо развитого кольцевого мышечного слоя (*5*). Наружный же продольный мышечный слой (*6*) у животных развит очень сильно в тениях, тогда как в других местах кишки представлен лишь разрозненными слабыми пучками (свинья, лошадь). У животных, в кишке которых тений нет (жвачные), продольный мышечный слой располагается равномерно по окружности кишки.

Серозная оболочка (*IV*) обычного строения. В прямой кишке она сменяется волокнистой соединительнотканной оболочкой — адвентицией.

Расположение печени, желудка, тонкого и толстого отделов кишечника и поджелудочной железы в связи с их развитием

Расположение внутренних органов легче представить, если, учитывая особенности развития печени, желудка и толстого отдела кишок, разобраться в топографии этих наиболее массивных органов. Остальные внутренности располагаются в свободных от этих органов частях брюшной полости.

Печень у плодов раннего возраста занимает почти всю брюшную полость. Поэтому у животных на протяжении всей жизни она прилежит непосредственно к диафрагме и у большинства из них располагается в правом и левом подреберьях, опускаясь острым (вентральным) краем в область мечевидного хряща (не у лошади).

Желудок, сделав в процессе эмбриогенеза два поворота, располагается сзади печени таким образом, что кардиальная его часть находится в левом подреберье, пилорическая — в правом, а дно — в области мечевидного хряща (последнее — не у лошади).

В связи с питанием животных различными кормами длина и объем кишечника в филогенезе млекопитающих сильно изменяется. При питании малыми количествами концентрированного корма длина и объем кишечника невелики и не мешают обычному расположению желудка сзади печени, которые при этом соприкасаются друг с другом наиболее выпуклыми частями. При питании более грубыми кормами, поедаемыми к тому же в больших количествах, кишечник сильно удлиняется, объем его увеличивается, давление со стороны кишечника на желудок и печень становится очень значительным, и они смещаются в разные стороны. При этом желудок смещается больше влево, а печень свободнее развивается справа.

У *хищных* животных, питающихся наиболее концентрированной животной пищей, имеющих сравнительно небольшой объем желудка и кишок, печень и желудок почти равномерно лежат в правом и левом подреберьях и доходят до вентральной стенки области мечевидного хряща. У *свиньи* (всеядного животного) печень (рис. 220—*14*) уже лучше развивается в правом подреберье, а желудок — в левом (*4*). У *лошади* (травоядного животно-

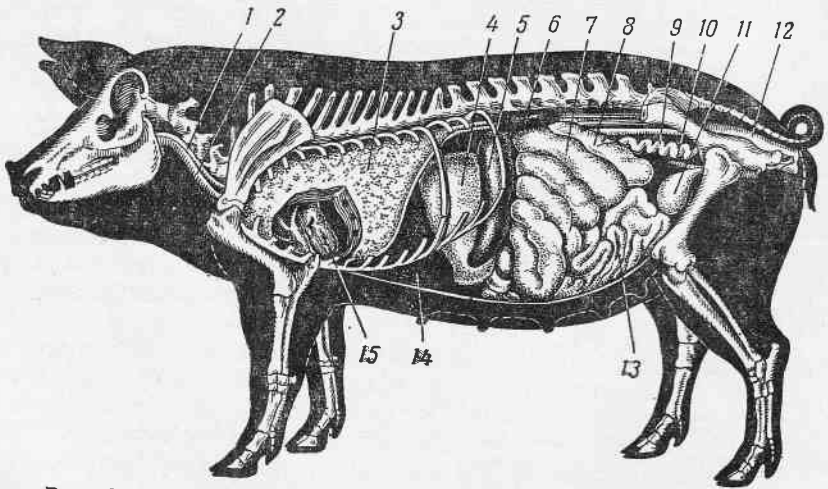


Рис. 220. Положение внутренних органов свиньи (вид слева):
1 — пищевод; *2* — трахея; *3* — левое легкое; *4* — желудок; *5* — селезенка; *6* — левая почка; *7* — ободочная кишка; *8* — слепая кишка; *9* — левый рог матки; *10* — левый мочеточник (отрезан); *11* — мочевой пузырь; *12* — прямая кишка; *13* — тощая кишка; *14* — печень; *15* — сердце.

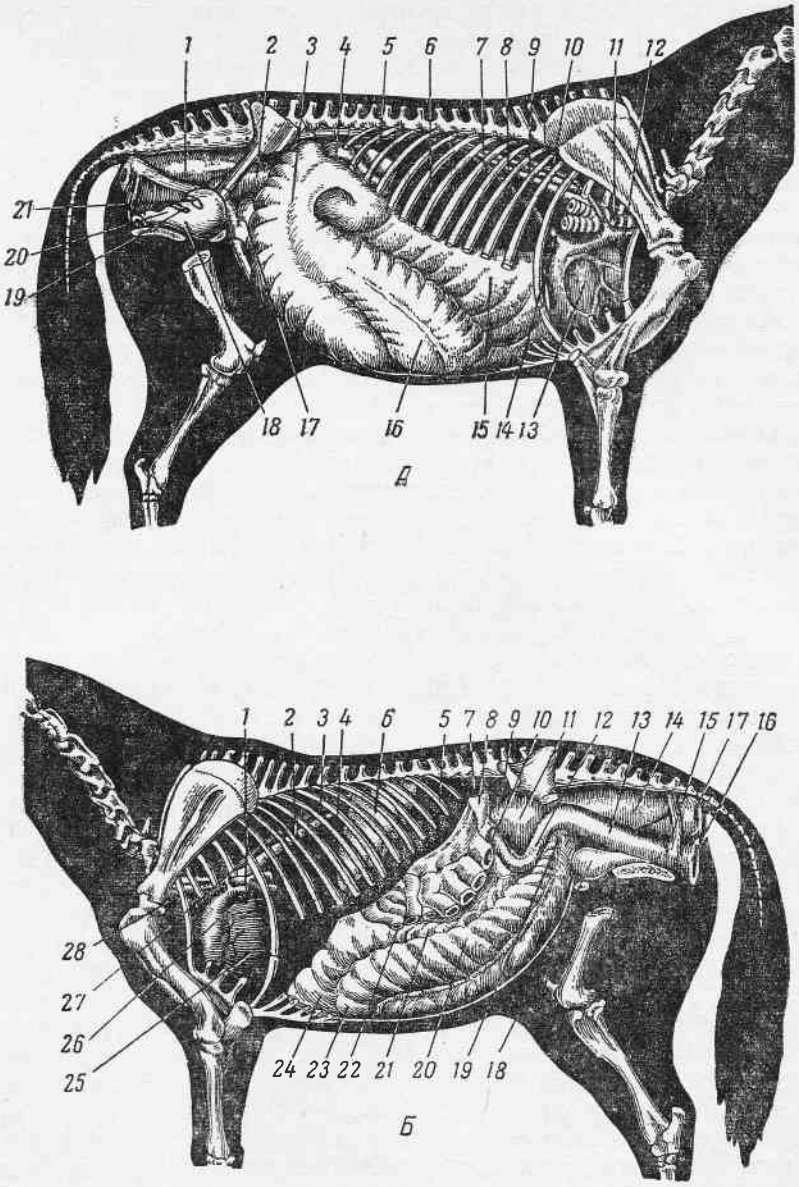


Рис. 221. Положение внутренних органов лошади:

А — вид справа: *1* — прямая кишка; *2* — тазовая петля большой ободочной кишки; *3* — слепая кишка; *4* — двенадцатиперстная кишка; *5* — правая почка; *6* — печень; *7* — диафрагма; *8* — пищевод; *9* — грудная аорта; *10* — правая непарная вена; *11* — трахея; *12* — краниальная полая вена; *13* — сердце; *14* — каудальная полая вена; *15* — правое дорсальное положение большой ободочной кишки; *16* — правое вентральное положение большой ободочной кишки; *17* — петли тощей кишки; *18* — мочевой пузырь; *19* — конец мочеточника; *20* — предстательная железа; *21* — правая пузырьковидная железа; *Б* — вид слева; *1* — трахея; *2* — пищевод; *3* — диафрагма; *4* — печень; *5* — желудок; *6* — селезенка; *7* — левая почка; *8* — малая ободочная кишка; *9* — левый яичник; *10* — левый яйцевод; *11* — широкая маточная связка; *12* — левый рог матки; *13* — влагалище; *14* — прямая кишка; *15* — мочеполовое преддверие; *16* — половая щель; *17* — заднепроходное (анальное) отверстие; *18* — мочевой пузырь; *19* — тазовая петля большой ободочной кишки; *20* — левое вентральное положение большой ободочной кишки; *21* — левое дорсальное положение большой ободочной кишки; *22* — тощая кишка (отрезана); *23* — поперечное (диафрагмальное) вентральное положение большой ободочной кишки; *24* — поперечное (диафрагмальное) дорсальное положение большой ободочной кишки; *25* — сердце; *26* — легочная артерия; *27* — грудная аорта; *28* — общий плечеголовной ствол.

го) благодаря необычайно сильному развитию толстого отдела кишечника печень (рис. 221—*А—6*) еще больше, чем у свиньи, развита в правом подреберье, а желудок — в левом (*Б—5*). В область мечевидного хряща они не заходят, так как оттесняются оттуда сильно развитой большой ободочной кишкой, в частности ее вентральным и дорсальным диафрагмальными положениями. У *рогатого скота*, имеющего объемистый рубец (рис. 222—*Б—6*), желудок занимает почти всю левую половину брюшной полости, частично заходит даже в правую половину. В левой половине брюшной полости наибольшее место занимают рубец и сетка (*13*); в правую половину области мечевидного хряща заходят книжка, сычуг (*А—13*) и частично вентральная стенка рубца. Печень рогатого скота почти полностью расположена в правом подреберье и частично остается в области мечевидного хряща.

Толстый отдел кишечника. В связи со вторым поворотом желудка происходит и поворот кишечника вокруг краниальной брыжеечной артерии, в результате чего слепая кишка переходит назад и вправо.

У *рогатого скота* (рис. 222) вследствие сильного развития рубца, занимающего почти всю левую половину брюшной полости, уже весь толстый отдел кишечника в основном располагается в правом подреберье, в правых подвздошной и паховой областях, в правой половине пупочной области. У *свиньи* (рис. 220) толстый отдел кишечника лежит в основном в левой половине брюшной полости, чем резко отличается от положения его у других сельскохозяйственных животных. Так, он занимает у них поясничную, частично левую подвздошную область, большую часть левого подреберья до границы с областью мечевидного хряща. У *лошади* (рис. 221) толстый отдел кишечника, выполняя функцию, в известной мере сходную с функцией рубца жвачных животных, имеет огромные размеры и занимает почти всю нижнюю и часть верхней половины брюшной полости (правый подвздох, правое подреберье, поясничная область, область мечевидного хряща, левое подреберье, левый подвздох, левый пах и даже часть левой стороны тазовой полости). Два ряда трех положений большой ободочной кишки образуют у лошади как бы стенки большого полуовального углубления, дно которого составляют тело и верхушка слепой кишки. Всеми этими кишками создается большое вместилище, где располагаются петли преимущественно тощей, а частично и малой ободочной кишки. У *собаки* толстый отдел кишечника находится преимущественно в правой половине брюшной полости.

Зная положение желудка, легко представить и положение **двенадцатиперстной кишки с поджелудочной железой**. Если пилорическая часть желудка у всех животных находится в правом подреберье, то и двенадцатиперстная кишка, отходящая от этой части желудка, располагается в правом подреберье и заходит в правую подвздошную область. А так как проток поджелудочной железы впадает в начало двенадцатиперстной кишки, то и поджелудочная железа большей своей частью также лежит в правом подреберье, а частично заходит в левое подреберье.

Тонкий отдел кишечника. Петли *тощей кишки* занимают у животных все свободные участки брюшной полости. У *свиньи* (рис. 220—*13*) и *собаки* они располагаются по периферии толстого отдела кишок, то есть занимают область мечевидного хряща, правого и левого подреберий, правого и левого подвздохов, правой и левой паховых областей, а также и в пупочной области. У *рогатого скота* они находятся преимущественно в правом подвздохе и правом подреберье (рис. 222—*А—16*). У *лошади* петли тощей кишки лежат в правом и левом подреберьях, располагаясь в углублении, образованном толстым отделом кишечника, а также в левом подвздохе между

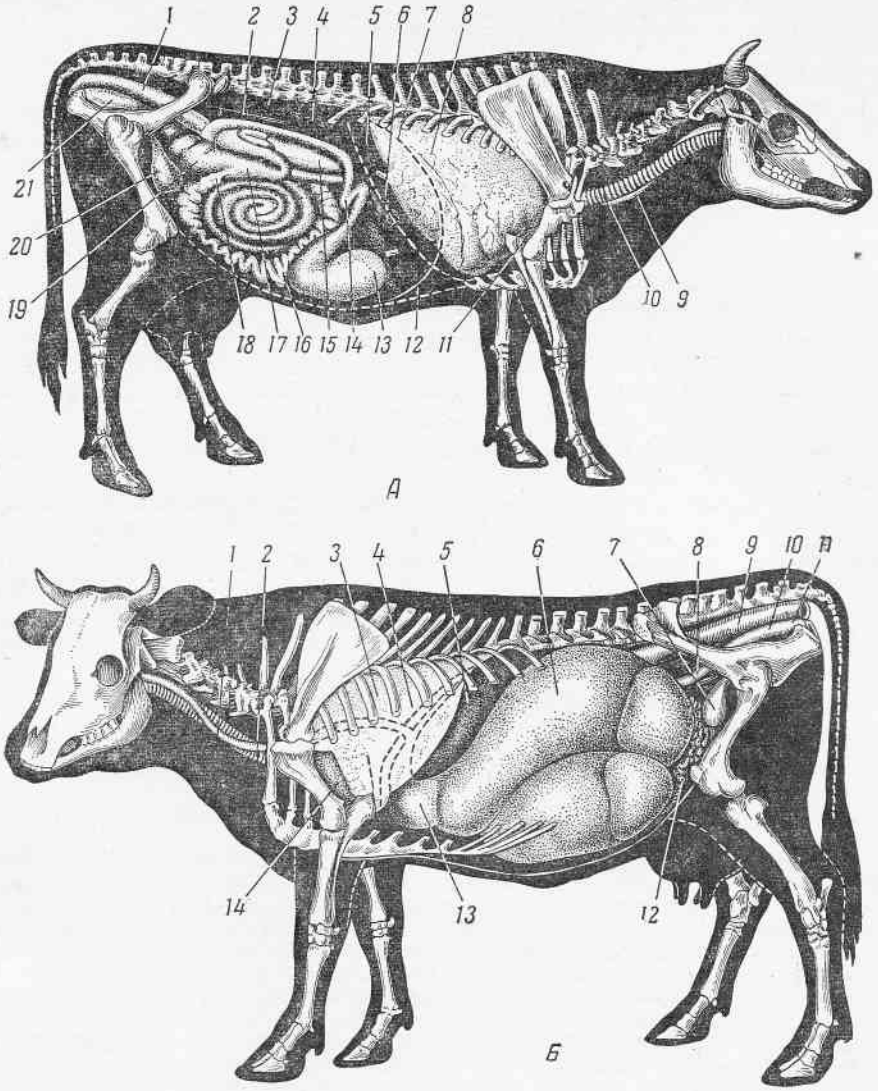


Рис. 222. Схема положения внутренних органов коровы:

А — вид справа: *1* — прямая кишка; *2* — брюшная аорта; *3* — левая почка; *4* — правая почка; *5* — печень (отвернута); *6* — желчный пузырь; *7* — контур купола диафрагмы; *8* — правое легкое; *9* — пищевод; *10* — трахея; *11* — сердце; *12* — контур прикрепления диафрагмы к ребрам; *13* — сычуг; *14* — двенадцатиперстная кишка; *15* — поджелудочная железа; *16* — тощая кишка; *17* — ободочная кишка; *18* — конец подвздошной кишки; *19* — слепая кишка; *20* — мочевой пузырь; *21* — влагалище; *Б* — вид слева: *1* — пищевод; *2* — трахея; *3* — легкие; *4* — передний контур купола диафрагмы; *5* — селезенка (ее передний контур очерчен штриховой линией); *6* — рубец; *7* — мочевой пузырь; *8* — левый рог матки; *9* — прямая кишка; *10* — влагалище; *11* — мочеполовое преддверие; *12* — петли тощей кишки; *13* — сетка; *14* — сердце.

левым дорсальным положением большой ободочной кишки и стенкой брюшной полости (рис. 221—*Б*—*22*).

Подвздошная кишка у рогатого скота (рис. 222—*А*—*18*) и лошади в соответствии с положением у них толстого отдела кишок находится в правой подвздошной области, у свиньи и собаки — на границе правого подвздоха с поясничной областью.

2. СИСТЕМА ОРГАНОВ ДЫХАНИЯ

Все процессы, происходящие в организме животного, требуют наличия кислорода. В результате жизнедеятельности организма в нем накапливаются газообразные продукты окисления. Поглощение кислорода воздуха и выведение из организма углекислого газа обеспечивается системой органов дыхания (нос, дыхательная часть глотки, гортань, трахея и легкие). Большинство из них построено по типу трубкообразных органов. Дыхательная трубка, проводящая вдыхаемый и выдыхаемый воздух, остается постоянно открытой. Это обеспечивается тем, что в составе среднего слоя стенки дыхательной трубки в разных участках ее, помимо мышечной ткани, имеются эластическая соединительная ткань, эластический и гиалиновый хрящи и даже костная ткань (в стенках носовой полости). Внутри дыхательная трубка имеет слизистую оболочку. Снаружи часть трахеи, лежащей в грудной полости, и легкие покрыты серозной оболочкой, в отделе шеи наружным пластом трахеи является рыхлая соединительная ткань, а нос покрыт кожей.

Система органов дыхания функционально тесно связана с центральной нервной системой, обеспечивающей согласованную работу отдельных органов дыхания, и с системой органов кровообращения, доставляющей кислород воздуха каждой части организма и выносящей продукты жизнедеятельности клеток. Не менее тесная функциональная связь системы органов дыхания с системой органов произвольного движения, создающей необходимые условия для поступления в легкие воздуха (расширение грудной клетки) и выведения его (уменьшение объема грудной клетки). Деятельность системы органов дыхания невозможна без питательных веществ, подготавливаемых к усвоению в системе органов пищеварения.

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О РАЗВИТИИ ОРГАНОВ ДЫХАНИЯ

Система органов дыхания в процессе филогении прошла сложный путь. По-видимому, первичные организмы не имели специальных органов дыхания. Газообмен у них происходил непосредственно через поверхность каждой клетки. *Тип дыхания* был *диффузным*. На дальнейшей ступени развития, с возникновением полости глотки, у водных животных образовались жаберные щели, в стенках которых густой сетью расположились кровеносные сосуды. Заглатываемая вода проходила через жаберные щели, а кислород, находившийся в воде, диффундировал через стенки жаберных щелей и сосудов в кровь. Таким же образом, но в обратном направлении вместе с оттекающей из жаберных щелей водой выводился из организма углекислый газ. Так возник *жаберный тип дыхания*. С выходом животных на сушу жабры редуцировались, а кислород воздуха стал поступать в организм по особым органам, которые развились из первичной кишечной трубки и закончились легкими. Развился *легочный тип дыхания*.

Возникновение легочного типа дыхания связано также с примитивными органами обоняния, которые представляли собой вначале впячивания эктодермального слоя в виде двух ямок у начала головы животного (рис. 223). В этих ямках среди клеток эктодермы находились обонятельные эпителиальные клетки, связанные с первой парой черепномозговых нервов. В дальнейшем ямки углублялись и удлинялись, образуя два желоба с двумя открытыми концами. По ним протекала вода, обследуемая на запах обонятельными клетками. В других случаях обонятельные желоба, развиваясь, стали открываться в ротовую полость (*Б*). Получились два канала с двумя отверстиями в каждом: входные отверстия в нос (*1*) — *ноздри* и выходные из носа в ротовую полость — первичные *хоаны* (*4*). Дыхательный путь объединился с обонятельным, образовав *носовую полость* с органом обоняния в задневерхней ее части. При этом носовая полость отделилась от ротовой полости *твердым нёбом* (*12*), сзади которого образовались *дефинитивные хоаны* (*13*).

Органы газообмена — *легкие* прошли длительный путь развития от полых *плавательных пузырей*, сообщающихся с полостью глотки, до весьма сложных трубчато-альвеолярных органов млекопитающих с огромной поверхностью легочных ячеек и сетью тонкостенных сосудистых капилляров (рис. 224). Одновременно с усложнением органов

дыхания шло усложнение сосудистой системы и системы органов произвольного движения. Вначале всасыванию и выталкиванию воздуха способствовала мышечная и эластичная ткань стенок плавательного пузыря. В дальнейшем мышечный слой стенок пузыря заменился сильно развитой специальной мускулатурой, расположенной у начала пищеварительной кишки (в области ротовой полости, глотки и шеи, как это имеет место у амфибий), а затем в области грудной и брюшной стенок (у рептилий и млекопитающих).

В ранний период *онтогенеза* у зародыша усиленно растет головной отдел. В нем сильно развиваются мозговые пузыри, вследствие чего на поверхности головы появляются неровности с различными выступами и бороздами между ними. На лицевой части головы выделяются отверстия в обонятельные ямки, отверстие ротовой полости, два носовых, лобный, верхнечелюстной и нижнечелюстной отростки (рис. 225). В дальнейшем обонятельные ямки сообщаются с ротовой полостью, образуя *первичные хоаны*, а передние концы верхнечелюстных отростков, сближаясь, формируют остов *твердого нёба*, которое отделяет собственно ротовую полость от носовой полости. Последняя, в свою очередь, разделяется хрящевой носовой перегородкой на две половины, правую и левую, и сообщается с ротовой полостью и глоткой позади твердого нёба двумя широкими отверстиями — *дефинитивными хоанами*. *Гортань*, *трахея* и *легкие* развиваются путем выпячивания вентральной стенки головной кишки. Вначале здесь появляется продольная бороздка, которая превращается позднее в дыхательную трубку. Оральная часть этой трубки остается связанной с головной кишкой и формирует гортань. Каудальная часть дыхательной трубки отщепляется от головной кишки и становится трахеей. На каудальном конце дыхательной трубки появляются два выпячивания, которые направляются в правую и левую стороны и становятся бронхами (рис. 226). Оставшаяся часть головной кишки после отщепления от нее дыхательной трубки образует пищевод. *Бронхи*, разветвляясь на большое количество дополнительных боковых веточек, ста-

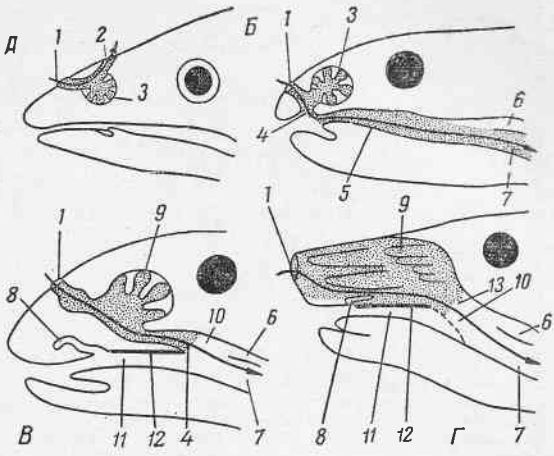


Рис. 223. Схема деления примитивной ротоглотки на ротовую и носовую полости:

А — орган обоняния рыб; *Б* — отношения органа обоняния к ротовой полости у амфибий; *В* — у рептилии; *Г* — у млекопитающих; *1* — вход в орган обоняния и носовую полость; *2* — выход из органа обоняния; *3* — примитивная носовая полость; *4* — первичные хоаны; *5* — примитивная ротоглотка; *6* — пищевод; *7* — гортань; *8* — сошниково-носовой канал; *9* — вторичная носовая полость; *10* — глотка; *11* — вторичная ротовая полость; *12* — вторичное твердое нёбо; *13* — дефинитивные хоаны; *14* — нёбная занавеска (стрелка показывает дыхательный путь).

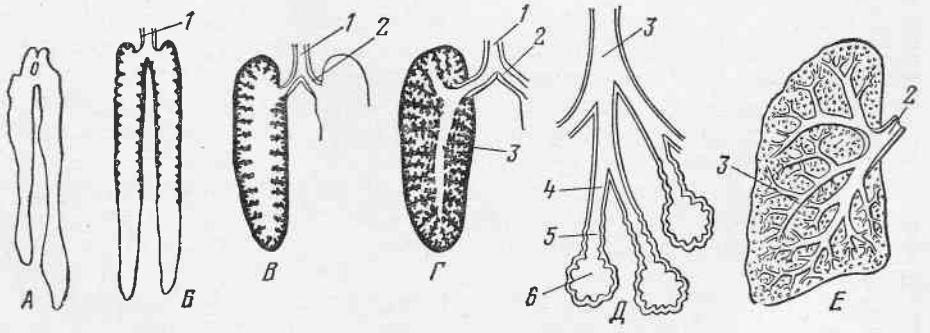


Рис. 224. Схема легких:

А — Necturus; *Б* — саламандры; *В* — ящерицы; *Г* — черепахи; *Д—Е* — млекопитающего; *1* — трахея; *2* — бронх; *3* — внутрилегочный бронх (энтобронх); *4* — бронхиола; *5* — альвеолярный бронх; *6* — конечные пузырьки с альвеолами.

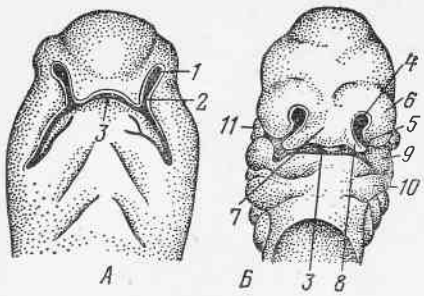


Рис. 225. Вентральная поверхность головы акулы (*А*) и зародыша млекопитающего (*Б*):

1 — носовое отверстие в обонятельные ямки; *2* — желоб, прикрытый складками кожи и соединяющий обонятельную ямку с ротовой полостью; *3* — ротовая полость; *4* — обонятельная ямка; *5* — носовая борозда; *6* — латеральный носовой отросток; *7* — лобный валик; *8* — медиальный носовой отросток; *9* — верхнечелюстной отросток; *10* — нижнечелюстной отросток; *11* — глаз.

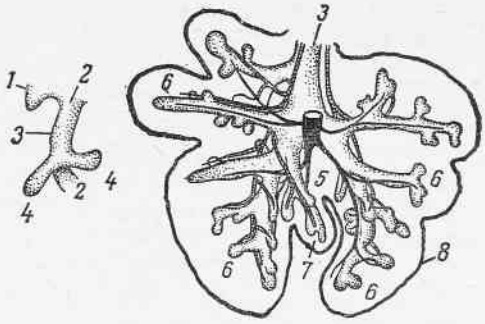


Рис. 226. Две фазы развития легких свиньи (с брюшной стороны):

1 — жаберный мешок; *2* — пищевод; *3* — трахея; *4* — зачаток легких; *5* — спинные; *6* — боковые и *7* — брюшные бронхи; *8* — плевра.

новятся все более мелкими трубочками, которые оканчиваются пузырьками — *альвеолами*. Бронхи и альвеолы, погруженные в соединительнотканный остов, в котором имеется множество кровеносных сосудов и нервов, образуют легкие. Легкие растут по направлению к грудной полости, увлекая за собой висцеральный листок плевры. Последний, одевая легкие, становится легочной плеврой.

Нос

Нос — násus (рис. 194) — начало дыхательной трубки. В нем различают носовую полость, в которой находится орган обоняния. Нос имеет два входных отверстия — *ноздри* и два выходных — *хоаны* (рис. 196—*24*). Основу ноздрей образуют хрящи (рис. 227), что обеспечивает постоянное зияние носовых отверстий и свободное движение через них воздуха. Ноздри имеют мускулатуру, действием которой они расширяются. Особенно подвижны ноздри у лошадей, что дает возможность при больших напряжениях (бег, возка тяжести) вдыхать большое количество воздуха. У лошади на латеральной стороне ноздрей имеются слепо заканчивающиеся впячивания кожи длиной до 7 см, которые называются *носовыми дивертикулами* или *ложными ноздрями* (*В—14*).

Остов носовой полости образован костями черепа. *Хрящевая перегородка* (*10*) делит носовую полость на правую и левую половины, а носовые раковины (рис. 104—*10*, *12*) образуют в ней четыре носовых хода: дорсальный, средний, вентральный и общий (между носовой перегородкой и раковинами). Дорсальный носовой ход (*9*), ведущий в лабиринт решетчатой кости, называется *обонятельным*.

Средний носовой ход (*11*) ведет в синусы костей черепа и называется *синусным*. Вентральный носовой ход (*13*) — собственно дыхательный — направляется к хоанам. По *общему* носовому ходу воздух идет во всех направлениях.

Стенки носовой полости покрыты слизистой оболочкой. У входа в носовую полость — в *преддверии носовой полости* — слизистая оболочка выстлана многослойным плоским эпителием. Задневерхний участок носовой полости выстлан обонятельным эпителием, остальная часть ее — многорядным мерцательным эпителием с вкрапленными отдельными бокаловидными

клетками. В толще слизистой оболочки расположены трубчато-альвеолярные железы, выделяющие слизь. Их секрет увлажняет слизистую и проходящий воздух, и, кроме того, попадающие в носовую полость вместе с воздухом пылевые и другие твердые частицы обволакиваются этой слизью. Действием ресничек мерцательного эпителия, колеблющихся по направлению к ноздрям, эти частицы вместе со слизью выбрасываются наружу. Под эпителием располагается базальная мембрана, а под ней — собственный слой слизистой оболочки, построенный главным образом из ретикулярной ткани с большим количеством лимфатических узелков. Собственный слой слизистой оболочки тесно связан с костями носовой полости. В подслизистой основе носовой полости сильно разветвляются кровеносные сосуды, обеспечивающие приближение температуры вдыхаемого воздуха к температуре тела животного.

Задневерхний отдел носовой полости занят лабиринтом решетчатой кости (*7*), который является остовом органа обоняния. Воздух проходит сюда главным образом по дорсальному носовому ходу. Вследствие чрезвычайной извитости лабиринта решетчатой кости поверхность его, покрытая слизистой оболочкой, достигает значительных размеров. Это обеспечивает большую площадь соприкосновения с вдыхаемым воздухом. Слизистая оболочка обонятельного отдела носовой полости покрыта обонятельным эпителием, состоящим из призматических поддерживающих клеток, лишенных ресничек, и обонятельных клеток. Обонятельные клетки, похожие на длинные палочки, являются первичночувствующими невронами. Центральные отростки их проходят в составе обонятельных нервов в обонятельные луковицы.

Степень развития обоняния у различных животных неодинакова, что зависит от вида, индивидуальности и упражнения животного.

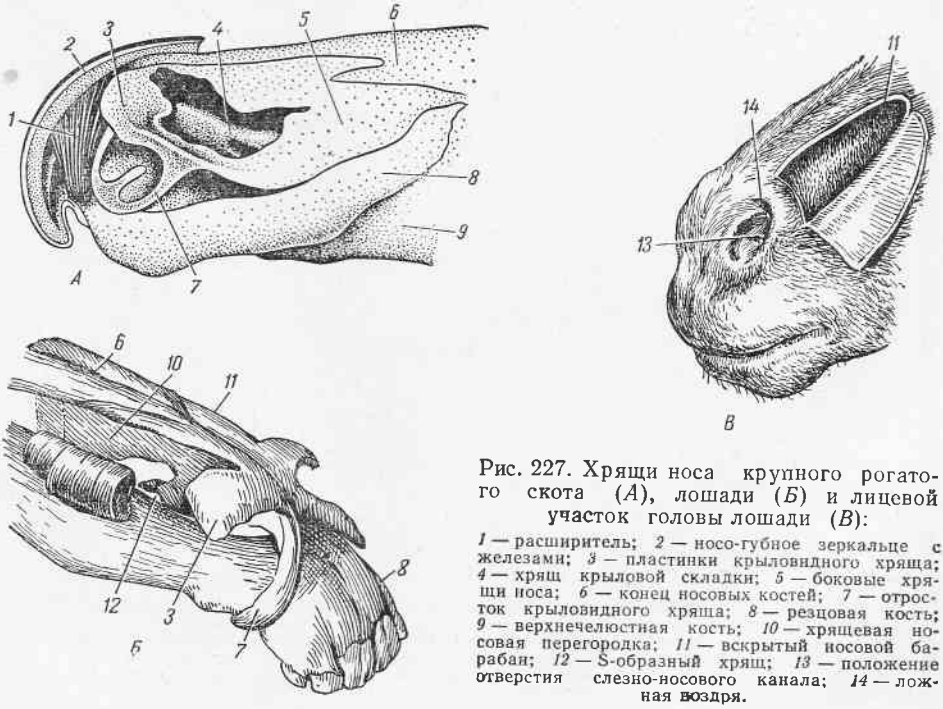


Рис. 227. Хрящи носа крупного рогатого скота (*А*), лошади (*Б*) и лицевой участок головы лошади (*В*):

1 — расширитель; *2* — носо-губное зеркальце с железами; *3* — пластинки крыловидного хряща; *4* — хрящ крыловой складки; *5* — боковые хрящи носа; *6* — конец носовых костей; *7* — отросток крыловидного хряща; *8* — резцовая кость; *9* — верхнечелюстная кость; *10* — хрящевая носовая перегородка; *11* — вскрытый носовой барабан; *12* — S-образный хрящ; *13* — положение отверстия слезно-носового канала; *14* — ложная ноздря.

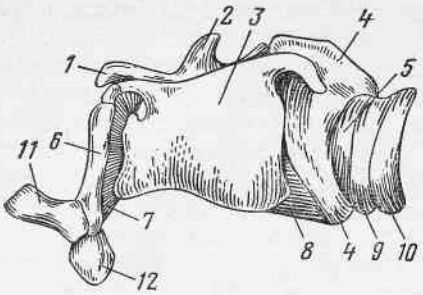


Рис. 228. Скелет гортани крупного рогатого скота:

1 — надгортанный хрящ; *2* — черпаловидный хрящ; *3* — щитовидный хрящ; *4* — перстневидный хрящ; *5* — кольца трахеи; *6* — большой рог подъязычной кости; *7*, *8* — связки щитовидного хряща; *9*, *10* — кольца трахеи; *11* — малый рог подъязычной кости; *12* — язычный отросток подъязычной кости.

Придаточные полости носа. Носовая полость через средний носовой ход соединяется с целым рядом пазух, имеющихся в отдельных костях лицевого черепа, — лобная, верхнечелюстная и др. (рис. 104). Воздух пазух перемешивается с вдыхаемым воздухом и приближает его температуру к температуре тела животного.

Гортань

Из носовой полости воздух идет через хоаны в дыхательную часть глотки, а из глотки — в гортань и дальше в трахею и легкие.

Гортань — lárynx (рис. 228) — лежит между черепом и шеей, под глоткой, близ углов нижней челюсти. Она является не только органом, проводящим вдыхаемый и выдыхаемый воздух, но и органом, который не позволяет проглатываемой пище попадать в трахею. В гортани находится голосовой аппарат, благодаря которому животное издает различные звуки. В соответствии с разнообразной функцией гортань довольно сложного строения. Остов ее составляют пять хрящей: два черпаловидных (*2*), надгортанный, или просто надгортанник (*1*), щитовидный (*3*) и перстневидный (*4*). Надгортанник и часть черпаловидных хрящей состоят из эластического хряща, обусловливающего их гибкость, остальные хрящи построены из гиалинового хряща, что обеспечивает зияние гортани.

Все хрящи гортани подвижно связаны между собой при помощи суставов, имеют связки и хорошо выраженные расширяющие и суживающие гор-



Рис. 229. Связки и мышцы гортани лошади:

А — внутренняя поверхность левой половины; *Б* — левая наружная сторона (часть щитовидного хряща удалена); *1* — первое кольцо трахеи; *2* — кольцевидно-трахеальная связка; *3* — кольцевидный хрящ; *4* — капсула кольцевидно-черпаловидного сустава; *5* — черпаловидный хрящ; *6* — кармашковая связка; *7* — щитовидный хрящ; *8* — кармашковая м.; *9* — надгортанник; *10* — голосовая м.; *11* — голосовая связка; *12*, *13* — м. м. гортани; *14* — кольцевидный хрящ; *15* — малые и *16* — большие рога подъязычной кости; *17* — боковой гортанный кармашек.

тань мышцы (рис. 229). При расширении гортани через нее проходят большие порции воздуха, что необходимо во время быстрого бега или очень напряженной работы животного. Хрящи гортани соединены с языком (надгортанник) и с подъязычной костью (щитовидный хрящ). При глотании мышцы подъязычной кости приближают ее вместе с гортанью к ротовой полости, а мышцы языка и подъязычной кости приближают корень языка вплотную к гортани. Корень языка надавливает на пищевой ком и надгортанник, который закрывает вход в гортань, вследствие чего пищевой ком скользит по ротовой поверхности надгортанника мимо гортани в пищевод.

Изнутри гортань покрыта слизистой оболочкой, эпителий которой в основном состоит из многорядного мерцательного эпителия с включением бокаловидных клеток, а на подгортаннике и в складках голосовых губ находится многослойный плоский эпителий.

Между щитовидным хрящом и нижними отростками черпаловидных хрящей лежат голосовые мышцы и связки, которые покрыты слизистой оболочкой и составляют *голосовые губы* (*10*, *11*),

Снаружи гортань покрыта фасцией.

Трахея

Трахея — trachéa—служит продолжением гортани. Она лежит под шейными позвонками и под пищеводом или рядом с ним. В области первых ребер трахея входит в грудную полость.

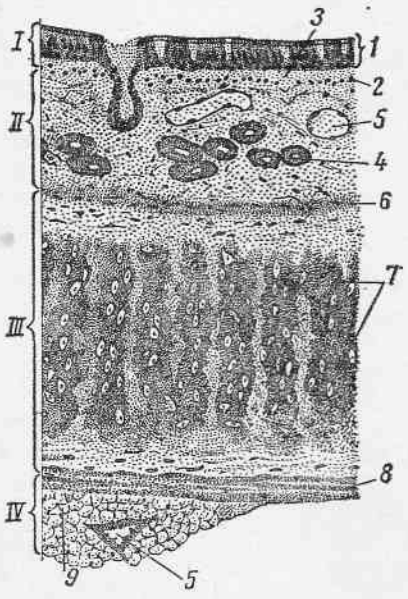


Рис. 230. Поперечный разрез стенки трахеи в области хрящевого кольца:

I — слизистая оболочка; *II* — собственная пластинка; *III* — фиброзно-хрящевая оболочка; *IV* — адвентиция; *1* — мерцательный эпителий с бокаловидными клетками; *2* — поперек перерезанная сеть эластических волокон; *3* — собственная оболочка слизистой оболочки; *4* — железы собственной пластинки; *5* — кровеносные сосуды; *6*, *8* — надхрящница; *7* — хрящ; *9* — жировые клетки.

Гистологическое строение. Стенка трахеи состоит из слизистой оболочки с подслизистой основой, фиброзно-хрящевой оболочки с пучками мышечной ткани и наружной оболочки (рис. 230).

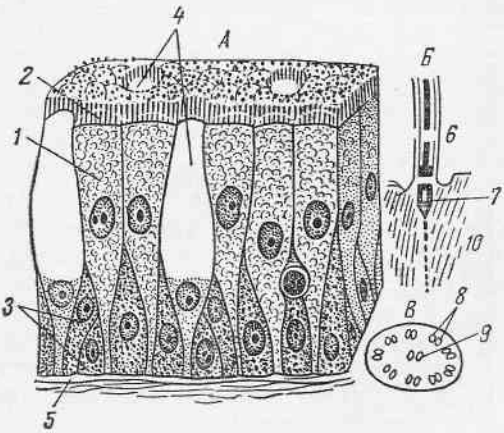


Рис. 231. Однослойный многорядный мерцательный эпителий дыхательных путей и строение реснички:

А — эпителий; *Б* — ресничка в продольном и *В* — поперечном разрезе (по данным электронной микроскопии); *1* — мерцательная клетка; *2* — мерцательные реснички; *3* — вставочные клетки; *4* — бокаловидные клетки; *5* — базальная мембрана; *6* — ресничка; *7* — базальное тельце ее; *8* — одна из девяти пар периферических нитей; *9* — пара центральных нитей; *10* — цитоплазма мерцательной клетки.

Слизистая оболочка состоит из эпителия, собственной пластинки слизистой оболочки и подслизистой основы. Эпителий относится к типу многорядного мерцательного (рис. 231—*А*). Он состоит из коротких и длинных клеток, играющих роль камбия (*3*), мерцательных (*1*) и бокаловидных клеток (*4*).

Мерцательные клетки широким основанием обращены во внешнюю среду, а вершиной опираются на базальную мембрану (*5*). В одной мерцательной клетке может быть до 300 ресничек.

Бокаловидные клетки увлажняют своим секретом поверхность трахеи. Кроме того, слизь осаждает пыль и микроорганизмы из вдыхаемого воздуха. Движением ресничек слизь постепенно движется в гортань, далее в глотку, а из нее в органы пищеварения. Основная пластинка слизистой оболочки состоит из небольшого слоя рыхлой соединительной ткани, в которой находится много блуждающих фагоцитарных клеток и расположен слой хорошо развитых эластических волокон. Мышечной пластинки слизистой оболочки в трахее нет. Поэтому слизистая не образует складок.

Под эластическими волокнами находится *подслизистая основа*. В ней находится большое число сложных серозно-слизистых желез, секрет которых играет ту же роль, что и секрет бокаловидных клеток.

Фиброзно-хрящевая оболочка трахеи образована соединительной тканью с правильно расположенными в ней хрящевыми незамкнутыми кольцами. В области хрящевых колец соединительная ткань развита слабо и представлена надхрящницей, а между кольцами она образует мощный слой. Чередование хряща и соединительной ткани позволяет трахее сохранять должную жесткость, постоянное зияние и в то же время легко изгибаться при поворотах шеи. Незамкнутые концы хряща тоньше и соединяются при помощи соединительной и гладкой мышечной ткани. Последняя образует попеременную мышцу трахеи. Сокращаясь, мышца сближает и даже заводит друг за друга концы трахеи, благодаря чему диаметр трахеи уменьшается. Это дает возможность пищеводу беспрепятственно расширяться в момент прохождения пищи. Ее продвижение облегчается также тем, что истонченные концы хрящей допускают прогиб стенки трахеи при давлении на нее расширенного пищей пищевода.

Легкие, плевра

Легкие — лат. pulmónes, греч. pnéumones (рис. 232). На уровне пятого межреберного пространства у жвачных, четвертого-пятого у всеядных и пятого-шестого у лошади трахея (*1*) делится на две трубки — главные бронхи (*3*). Место деления трахеи на два главных бронха называется *бифуркацией* (*2*).

Главные бронхи образуют основу *корней легких* и делятся на ряд более мелких бронхов различного диаметра. Деление главных бронхов на меньшие бронхи напоминает ветвление дерева, и эта фигура бронхов называется *бронхиальным деревом*.

Число крупных бронхов, на которые делятся главные бронхи, соответствует количеству долей в каждом легком (рис. 233).

Бронхи, их разветвления и упаковывающая их соединительная ткань с огромным количеством капилляров и нервных окончаний образуют легкие.

Легкие являются органом газообмена. Расположены они в грудной полости, стенки ее хорошо предохраняют их от разных механических повреждений и обеспечивают их расширение и суживание. У легких форма

конуса, основание его расположено каудо-вентрально, а усеченная верхушка — краниально. Форма легких домашних животных в соответствии с формой их грудной клетки может быть сведена (по В. Н. Жеденову) к четырем видам: 1) длинные легкие, особенно далеко простирающиеся в каудальном направлении, суженные в краниальной трети (у быстроаллюрных однокопытных); 2) умеренно длинные легкие, также суженные в краниальной части (у жвачных); 3) округлые, умеренно вытянутые легкие (у всеядных животных); 4) округлые, более короткие легкие (у хищных). Различают два легких — *правое* и *левое*, правое обычно больше левого. Каждое легкое бо́льшими или меньшими вырезками делится на ряд *долей*. У разных животных и даже у одного и того же вида животных число долей в легких различно, на чем основано деление легких на несколько типов (В. Н. Жеденов, Г. М. Удовин).

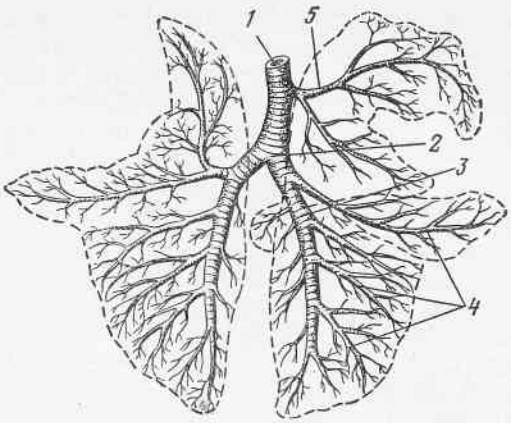


Рис. 232. Бронхиальное дерево рогатого скота:

1 — трахея; *2* — бифуркация трахеи; *3* — главный бронх; *4* — бронхи; *5* — эпартериальный бронх.

У большинства сельскохозяйственных животных каждое легкое имеет сравнительно слабо выраженную и направленную краниально *верхушечную долю* (*5*). Каудально от нее находится *сердечная доля* (*6*), медиальной поверхностью прилегающая к сердцу и не у всех животных ясно выраженная. Наиболее сильно развита каудальная доля, прилегающая к диафрагме и

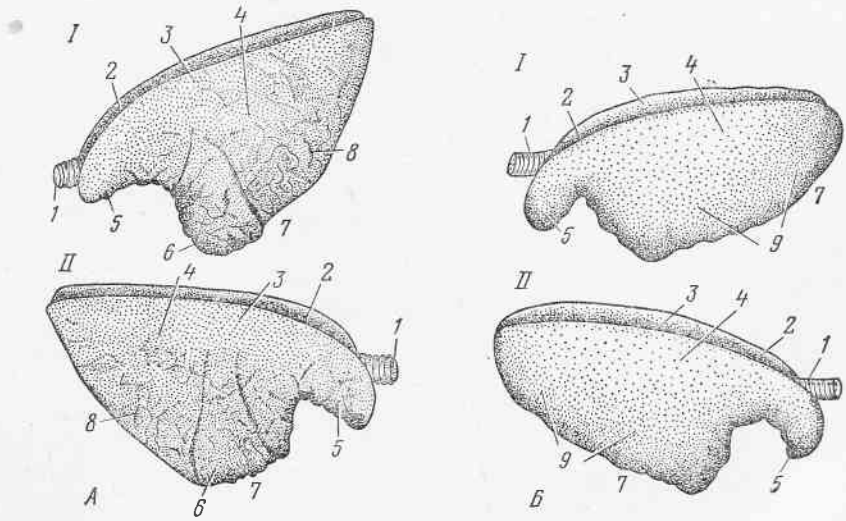


Рис. 233. Легкое крупного рогатого скота (*А*) и лошади (*Б*):

I — с левой и *II* — с правой стороны; *1* — трахея; *2* — средостенная поверхность; *3* — тупой край; *4* — реберная поверхность; *5* — верхушечная доля; *6* — сердечная доля; *7* — острый край; *8* — диафрагмальная доля; *9* — сердечно-диафрагмальная доля.

называющаяся *диафрагмальной* (*8*). У всех животных в правом легком на медиальной поверхности есть еще *добавочная* доля, отщепившаяся в процессе эмбриогенеза легких в результате прохождения здесь задней полой вены. У легких два *края*: *тупой* (*3*), обращенный к телам позвонков и позвоночным концам ребер, и *острый* (*7*), направленный вентро-каудально. Различают также *поверхности* легких: *реберную* (*4*), прилежащую к ребрам, *диафрагмальную*, прилежащую к диафрагме, *средостенную* (*2*), соприкасающуюся в верхней части со средостением, и *сердечную* (*6*), соприкасающуюся с сердцем.

Сосуды легких бывают двух видов. По бронхиальной артерии они получают артериальную кровь, несущую к ним питательные вещества. Это *нутритивные*, или питающие, сосуды. По легочной артерии в легкие приходит венозная кровь, которая, отдав здесь углекислый газ, обогащается кислородом и становится артериальной. Из легких артериальная кровь по легочным венам поступает в сердце, откуда через аорту разносится по всему организму. Таким образом, легочная артерия не является нутритивным сосудом.

Легкие *рогатого скота* (*А*) в большинстве случаев состоят из 7—8 ясно разделенных долей: 4—5 в правом легком и три в левом. В правом легком отмечают верхушечную (*5*), сердечную (*6*), диафрагмальную (*8*) и добавочную доли. При этом часто верхушечная доля расщепляется еще на две доли. В левом легком три доли: верхушечная, сердечная и диафрагмальная. В легких рогатого скота, кроме двух главных бронхов, имеется еще *эпартериальный* бронх—он отходит от трахеи к верхушечной доле правого легкого еще до бифуркации (рис. 232—*5*). Соединительнотканная основа легких у рогатого скота выражена очень хорошо, вследствие чего поверхность легких представляется ячеистой, а при поражении соединительнотканных прослоек легкие приобретают мраморный оттенок. Правое легкое почти в 1,5 раза больше левого. У быков правое легкое тяжелее, чем у коров.

В легких *свиньи* и *собаки* семь долей: четыре в правом легком — верхушечная, сердечная, диафрагмальная и добавочная и три в левом — верхушечная, сердечная и диафрагмальная. Поверхность легких мелкосетчатая. К правой верхушечной доле отходит эпартериальный (трахейный) бронх.

Легкие *лошади* (рис. 233—*Б*) менее дольчаты, чем легкие рогатого скота и свиньи. Сердечная доля в них слилась с диафрагмальной в одну сердечно-диафрагмальную долю (*9*). Поэтому в легких лошади различают всего пять долей: три в правом легком — верхушечную, сердечно-диафрагмальную и добавочную и две в левом легком — верхушечную и сердечно-диафрагмальную доли. Легкие лошади бледно-розового цвета. Эпартериального бронха нет.

Плевра. В состав стенки грудной полости, кроме ребер (рис. 234—*2*) и мышц, входит внутригрудная фасция (*9*), к ней с медиальной стороны примыкает выстилающая грудную полость серозная оболочка, называемая *плеврой*. Она формирует два плевральных мешка. Каждый из них состоит из двух листков — париетального и висцерального. *Париетальный* листок примыкает к ребрам (реберная плевра) и к диафрагме (диафрагмальная плевра). *Висцеральный* листок является продолжением париетального. Опускаясь с тел позвонков вентрально и поднимаясь от грудной кости дорсально с каждого плеврального мешка, эти листки образуют средостение, то есть пространство, заполненное соединительной тканью. В нем располагаются пищевод, трахея, крупные кровеносные и лимфатические сосуды, лимфатические узлы, сердце и нервы. Сами листки называются средостенными (средостенная плевра). Они покрывают снаружи пищевод и трахею, образуя их

серозную оболочку, и входят в состав сердечной сорочки. Дойдя до бронхов, средостенная плевра переходит в легочную плевру, которая покрывает легкое. От грудной кости поднимается между серозной оболочкой сердца и средостенными листками плевры два листка внутригрудной фасции, также входящие в состав сердечной сорочки.

Между париетальными и висцеральными листками плевры в каждом серозном мешке находится плевральная полость (*11*), имеющая отрицательное давление. В ней находится небольшое количество плевральной жидкости. Все это вместе взятое при сокращении дыхательной мускулатуры в достаточной мере обеспечивает расширение и суживание легких. При повреждении плевральных листков между ними образуются спайки, мешающие нормальному движению легких при дыхании. Легочная плевра состоит из волокнистой соединительной ткани, в которой в большом количестве представлены эластические волокна. Имеются в ней и клетки мышечной ткани. Наружная поверхность ее выстлана мезотелием, внутренняя срастается с легкими.

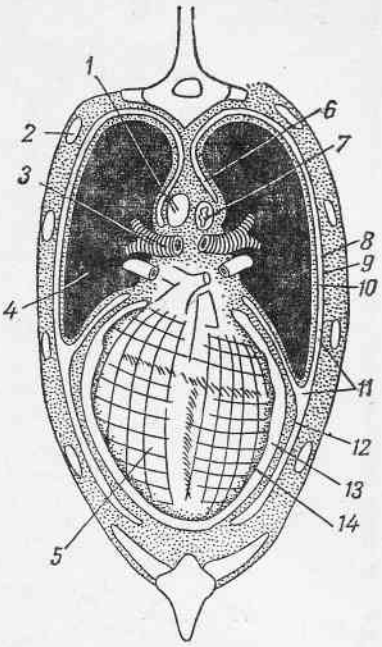


Рис. 234. Схематический поперечный разрез грудной полости:
1 — аорта; *2* — ребро; *3* — бронх; *4* — легкие; *5* — сердце; *6* — средостенная плевра; *7* — пищевод; *8* — реберная плевра; *9* — фиброзный листок; *10* — легочная плевра; *11* — плевральная полость; *12* — сердечная плевра; *13* — перикардиальная полость; *14* — эпикард.

Гистологическое строение легких. Снаружи легкие покрыты серозной оболочкой — *легочной плеврой*. Каждое легкое построено по типу компактного органа (рис. 235). Строма, образующая соединительнотканный остов легкого, развита слабо. Паренхима, наоборот, составляет основную массу легкого и состоит из бронхиального дерева (или воздухопроводящей системы) и альвеолярного дерева (или дыхательного респираторного отдела).

Строма. Прослойками соединительной ткани каждая доля легкого делится на дольки конической формы; лежат они так, что основания их составляют поверхность легкого, а вершина обращена внутрь. Дольчатость легких хорошо выражена у рогатого скота и свиньи (рис. 233—*А*). Внутри дольки разделены на ацинусы, комплекс которых и образует дыхательный отдел легких. В соединительной ткани легкого проходят кровеносные и лимфатические сосуды и нервы вегетативной нервной системы.

Паренхима слагается из бронхиального и альвеолярного дерева. *Бронхиальное дерево* состоит из бронхов и бронхиол. Бронхи находятся вне долек, а бронхиолы — внутри них. По размеру и строению стенки различают бронхи крупные, являющиеся ветвями главных бронхов, средние и мелкие.

Крупные бронхи расположены ближе к корням легкого и по строению сходны с трахеей. Эпителий слизистой оболочки в них многорядный мерцательный с бокаловидными клетками. В собственной пластинке слизистой оболочки много блуждающих клеток и эластических волокон, имеется хорошо развитая мышечная пластинка, благодаря сокращению которой слизис-

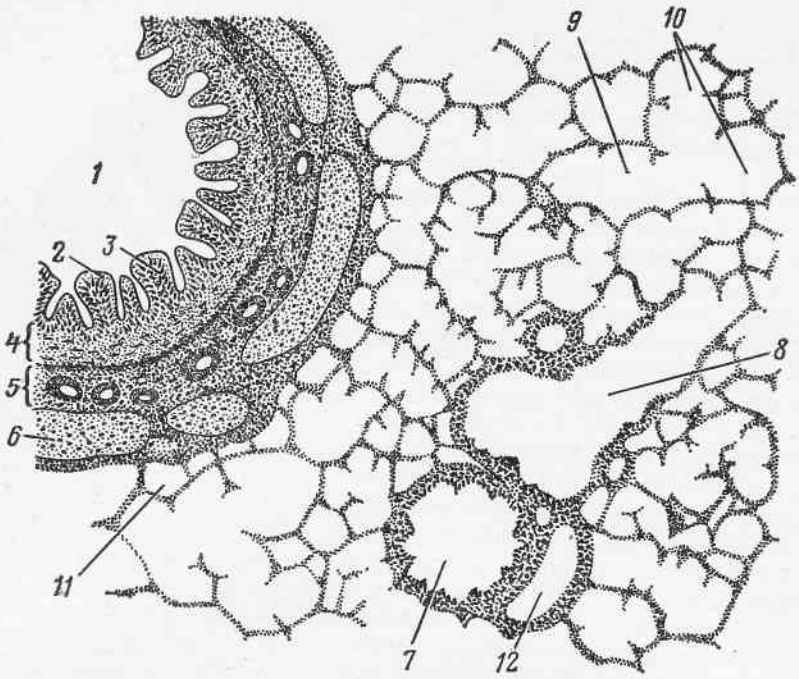


Рис. 235. Срез легкого:

1 — бронх среднего калибра; *2* — многорядный мерцательный эпителий; *3* — собственная пластинка; *4* — слой кольцевых мышц; *5* — подслизистая оболочка с железами; *6* — хрящ; *7* — мелкий бронх; *8* — конечный бронх, переходящий в альвеолярную бронхиолу; *9* — альвеолярный ход; *10* — альвеолярные мешочки; *11* — альвеолы; *12* — вена.

тая оболочка образует складки. В подслизистой основе расположены железы. Крупные бронхи в составе своей стенки имеют гиалиновый хрящ, но у них хрящевые кольца замкнутые, а по мере уменьшения диаметра бронха они истончаются и состоят не из полных колец, а из отдельных пластинок. *Средние бронхи* меньшего диаметра и лежат ближе к поверхности легкого. Стенка их тоньше и количество хряща в ней по сравнению с крупным бронхом уменьшается, а мышечная пластинка слизистой оболочки относительно увеличивается. *Мелкие бронхи* имеют эпителий двурядный мерцательный, а в самых мелких бронхах — однослойный кубический мерцательный. В основной пластинке слизистой оболочки появляется большое количество эластических волокон. Мышечная пластинка слизистой сболочки хорошо развита, она способствует активному проталкиванию воздуха. Подслизистая основа не выражена. Хряща нет. Мелкий бронх подходит в вершине дольки легкого и здесь разветвляется, давая бронхиолы.

Бронхиолы разветвляются уже внутри дольки. Конечные ветви их—терминальные бронхиолы. Стенка последних состоит из кубического реснитчатого эпителия и сильно развитой эластической ткани, благодаря которой бронхиолы могут сильно расширяться при вдохе.

Альвеолярное дерево. Каждая терминальная бронхиола заканчивается альвеолярным деревом, или *ацинусом* (рис. 236). Ацинус представляет собой систему трубок, на стенках которых имеются пузырьки с широким отверстием — альвеолы. Начальные трубочки ацинуса несут небольшое количество альвеол и называются альвеолярными бронхиолами (*3*). Последние,

разветвляясь, дают альвеолярные ходы (*5*), на стенке которых уже много альвеол. Альвеолярные ходы переходят в альвеолярные мешочки (*7*), их стенки сплошь усеянные альвеолами. Альвеолы сообщаются между собой отверстиями, или альвеолярными порами. *Легочные альвеолы* все вместе имеют поверхность, равную нескольким десяткам квадратных метров, что облегчает газообмен. Стенка их состоит из эпителия с базальной мембраной и слоя эластических волокон. Эластические волокна позволяют альвеоле расширяться во время вдоха и возвращают ее в первоначальное состояние в момент выдоха. Респираторный эпителий в виде синцития состоит из двух видов очень низких клеток, образующих возвышения только в местах, где находятся ядра. Первый вид клеток— это респираторные, альвеолярные эпителиальные клетки неправильной вытянутой формы, с большим количеством микроворсинок, обращенных в полость альвеол. Эти клетки наползают иногда друг на друга в виде черепицы. Второй вид клеток — большие альвеолярные клетки. Они несколько крупнее, но отростки их короче. Эти клетки способны секретировать липопротеидные вещества, образующие пленку на поверхности эпителия.

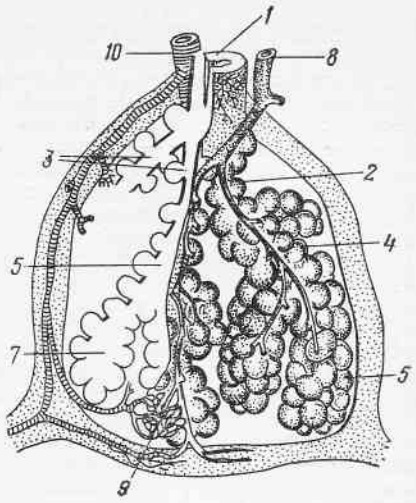


Рис. 236. Схема дольки легкого с альвеолярным деревом внутри:

1 — терминальный бронх (частично разрезан); *2* — альвеолярная бронхиола; *3* — она же в разрезе; *4* — альвеолярный ход; *5* — он же в разрезе; *6* — альвеолярный мешок; *7* — он же в разрезе; *8* — ветвь легочной вены; *9* — капилляры, оплетающие альвеолы; *10* — ветвь легочной артерии.

К альвеолам тесно прилегает эндотелий кровеносных капилляров. Общая толщина стенки альвеолы и капилляров около 0,5 мкм, что и обеспечивает возможность газообмена между кровью и воздухом полости альвеолы.

В легком находятся также клетки, способные, подобно макрофагам, улавливать пыль и микроорганизмы. Они называются пылевыми и выполняют защитную роль.

3. СИСТЕМА ОРГАНОВ МОЧЕВЫДЕЛЕНИЯ

В состав системы органов мочевыделения входят почки, мочеточники, мочевой пузырь, мочеиспускательный канал, мочеполовой синус (у самок) и мочеполовой канал (у самцов). Органы мочевыделения обеспечивают выведение из организма отработанных продуктов его жизнедеятельности, минеральных солей и некоторых органических соединений, находящихся в жидком состоянии, ненужных или даже вредных для него. Через эту же систему выделяется находящийся в крови избыток воды. Все эти вещества по кровеносным сосудам поступают в почки. Почками они извлекаются и превращаются в мочу.

Система органов мочевыделения в своем развитии тесно связана с системой органов пищеварения, кровообращения и с системой органов размножения, которая, однако, функционально с системой органов мочевыделения не имеет ничего общего.

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О РАЗВИТИИ СИСТЕМЫ ОРГАНОВ МОЧЕВЫДЕЛЕНИЯ

В процессе филогенеза система органов мочевыделения прошла через три последовательные стадии. Исходной формой системы органов мочевыделения являлись метамерно располагающиеся *мочеотделительные трубочки*, имеющие по два отверстия. Одно из них — расширенное — открывалось мерцательной воронкой в полость тела, а второе сначала, вероятно, открывалось во внешнюю среду, а затем в выводной канал, тянувшийся вдоль тела животного и сообщавшийся с кишечной трубкой. Вблизи от воронки в полости тела развился сначала наружный по отношению к канальцу, а затем внутренний *сосудистый клубочек*, образованный сплетением кровеносных сосудов и вдавленный в стенку воронки (рис. 237). Мочеотделительные трубочки с открытыми воронками и сосудистыми клубочками получили название *пронефроса* или *предпочки*, а выводной канал его — *протока предпочки* (*4*). Функция мочеотделительных извитых трубочек и сосудистого клубочка различная. Стенки извитого канальца, выстланные кубическим эпителием, выполняли в основном функцию выведения из полости тела органических веществ (мочевой кислоты, мочевины и других соединений). Раствор солей выделялся через стенки полости тела и сосудистого клубочка путем фильтрации.

В дальнейшем мочеотделительные трубочки удлинились, стали более извитыми и разветвлялись на ряд новых трубочек. В их стенке появилось двухслойное слепое выпячивние — *внутрипочечная капсула* (Шумлянского—Боумена), в которое вдавливается хорошо развитый сосудистый клубочек (*Б—6*). Так образовалось *почечное* (мальпигиево) *тельце*. Фильтрационная функция перешла целиком к нему. Орган, имеющий такое строение, является компактным, располагается сзади предпочки и называется *первичной*, *промежуточной* или *средней почкой* — *мезонефросом*, а его выводной канал называется *протоком промежуточной почки* (*7*). Промежуточная почка у рыб и амфибий остается на всю жизнь; у птиц и млекопитающих она функционирует только в эмбриональный период их жизни. В конечном развитии системы органов мочевыделения наибольшие изменения произошли в извитом канальце. Он образовал еще большее количество извилин. Конец извитого канальца расправился и перешел в прямую собирательную трубочку, впадающую в дефинитивный мочеточник. Воронка исчезла. Так образовалась компактная железа, называемая *конечной* или *дефинитивной почкой* — *метанефросом* (*12*). Эта конечная почка развивается сзади промежуточной почки.

Мочеточники образуются из заднего выпячивания первичнопочечного выводного протока. Это выпячивание удлиняется, заходит внутрь почки и расширяется, образуя *почечную лоханку* (рис. 240—*9*). Таким образом формируются два *мочеточника* (*5*) (правый и левый). Почечные канальцы, вырастая навстречу новым выростам лоханки, сходятся с ними, а затем их стенки на месте схождения прорываются. У рептилий и птиц моча из мочеточника поступает в *клоаку*, у млекопитающих — в *мочевой пузырь*. В клоаке моча смешивается с каловыми массами и вместе с ними выбрасывается наружу. Из мочевого пузыря моча переходит в *мочеиспускательный канал*, а из последнего у самок — в *мочеполовой синус*, а у самцов — в *мочеполовой канал*, откуда выводится наружу.

Органы мочевыделения в *онтогенезе* млекопитающих проходят три стадии развития: стадию предпочки (пронефроса), промежуточной почки (мезонефроса) и дефинитивной почки (метанефроса) (рис. 237). Развиваются они последовательно, заменяя одна другую и располагаясь вдоль тела животного в области перехода сомитов в боковые пластинки, то есть в области сегментных ножек.

Предпочка млекопитающих — временный сегментированный орган мочевыделения. Закладывается она в области первых пяти-десяти сегментов. В каждом из сегментов выпячиванием париетального листка спланхнотома образуется трубочка, слепой конец которой отделяется в процессе развития от места возникновения и поворачивает назад, сливаясь с соседними трубочками. Так образуется *проток предпочки*, доходящий до клоаки. Мочеотделительные трубочки предпочки вскоре исчезают, а протоки предпочек впоследствии становятся тесно связанными с половыми органами. Еще в тот период развития организма млекопитающего, когда протоки предпочки не дошли до клоаки, начинается закладка промежуточной почки.

Промежуточная почка закладывается сзади предпочки рядом с ее протоком в области следующих двух десятков сегментов. Сегментные ножки этих участков тела у млекопитающих утрачивают сегментальное строение и образуют *нефрогенный тяж*. Последний, разрастаясь, формирует сегментально расположенные узкие закрытые трубочки. Один конец их доходит до протока предпочки и открывается в него, после чего этот проток превращается в проток промежуточной почки и называется *вольфовым каналом*. Другой конец этих трубочек входит в перитонеальную полость. Здесь слепыми концами трубочек формируются двустенные внутрипочечные капсулы, в которых располагаются сосудистые клубочки (*6*). Так возникают *почечные* (мальпигиевы) *тельца* и *мочеотделительные трубочки*. Каждая из таких трубочек дает ряд вторичных трубочек

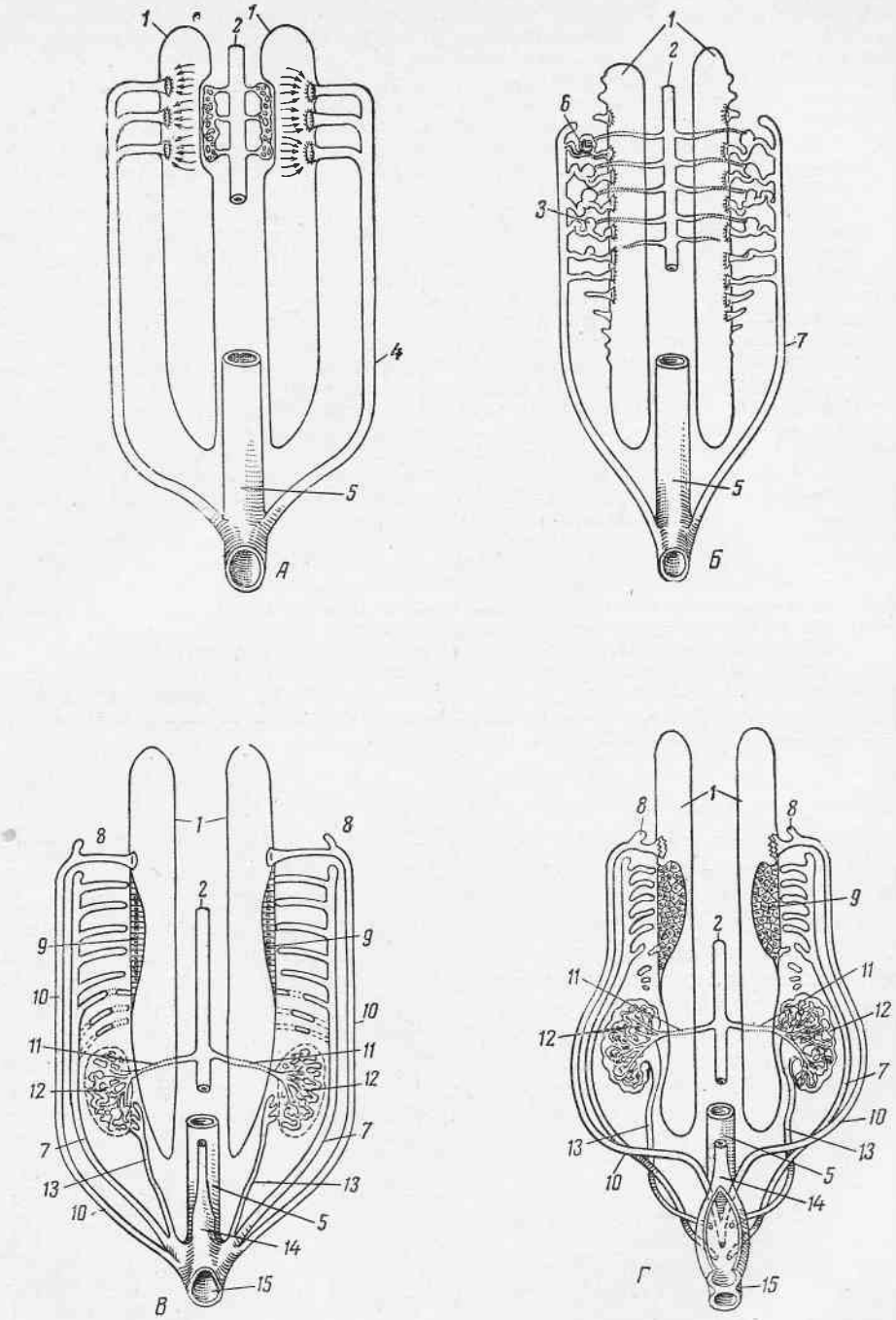


Рис. 237. Схема соотношения предпочки, первичной и окончательной почки:

А — предпочка; *Б* — промежуточная почка; *В, Г* — дефинитивная почка; *1* — спланхнотом; *2* — аорта; *3* — сосудистый клубочек; *4* — проток предпочки; *5* — кишка; *6* — внутрипочечная капсула и сосудистый клубочек; *7* — проток промежуточной почки; *8* — стебельчатая гидатида; *9* — зачатковый эпителий; *10* — мюллеров канал; *11* — почечная артерия; *12* — дефинитивная почка; *13* — проток постоянной почки, или мочеточник; *14* — аллантоис; *15* — клоака.

с почечными тельцами. Образуется компактный орган — *вольфово тело*. Промежуточная почка функционирует только в эмбриональный период. Продукты ее жизнедеятельности в это время выделяются в *мочевой мешок*, или *аллантоис* (*14*).

Дефинитивная почка образуется из заднего участка нефрогенного тяжа, дающего начало мочеотделительной зоне почки. Из него развиваются *извитые мочеотделительные слепые трубочки*, один конец которых открывается в *собирательную трубочку*, а другой превращается в двустенную *почечную капсулу* и входит в состав почечного тельца. Мочеотделительные трубочки, развиваясь, превращаются в *извитые канальцы I* и *II порядка* и в *почечную петлю* (петля Генле).

Основной функцией сосудистых клубочков одни ученые считают фильтрацию воды, минеральных веществ, продуктов конечного обмена, находящихся в крови. Основной функцией извитых канальцев признается преимущественно обратное всасывание излишней воды. Другие ученые придают стенкам сосудистых клубочков и извитых канальцев активную роль в образовании мочи. Предполагают, что в сосудистых клубочках выделяются вода и минеральные соли, а в клетках извитых канальцев синтезируются мочевина, мочевая кислота и другие продукты обмена. Выводящие мочу канальцы дефинитивной почки расположены преимущественно в центральной ее части — *мозговой зоне*. Формируются они из развитого уже протока промежуточной почки. От конечного участка протока промежуточной почки выпячивается в сторону дефинитивной почки новый канал — *вторичный*, или *окончательный*, *мочеточник* (*13*). Слепой конец мочеточника, врастая в нефрогенную ткань, образует *почечную лоханку*. Из почечной лоханки выпячиваются *почечные чашечки*, от которых радиально идут *прямые* (*сосочковые*) *собирательные трубочки*. Сосочковые собирательные трубочки в дальнейшем соединяются с мочеотделительными трубочками.

Мочевой пузырь млекопитающих развивается путем выпячивания, а затем и отшнуровывания вентральной стенки клоаки и частично ножки аллантоиса (рис. 236, *14*, *15*). Сначала на стенках клоаки образуются две парные мочеполовые складки, которые направляются одна насвстречу другой, срастаются и разделяют *клоаку* на участок *прямой кишки* и *мочеполовой синус*. Отхождение ножки аллантоиса от прямой кишки, начинающееся спереди назад, довершает полное разделение указанных полостей. Мочеточник, открывающийся в задний конец канала промежуточной почки, вначале бывает соединен с мочеполовым синусом. В дальнейшем мочеточник постепенно отходит от протока промежуточной почки и, наконец, совсем отделяется от него и открывается самостоятельно в мочеполовой синус (рис. 245—*18*).

Почки

Почки — лат. rénes, греч. nephroi — орган, обеспечивающий извлечение из разветвляющихся в них кровеносных сосудов продуктов жизнедеятельности клеток и излишней воды и выведение их из организма в виде мочи.

Типы почек. Почки разных животных имеют различную форму и относятся к разным типам. У некоторых водных животных и у белого медведя почки состоят из несливших маленьких *почечек*, соединенных полыми стебельками с мочеточником, и имеют вид виноградной кисти (рис. 238).

На продольном разрезе в каждой из таких почечек выделяют *корковую* (рис. 239—*I*), или мочеотделительную (периферическую), и *мозговую*, или отводящую (*III*, центральную), зоны, разделяющиеся *пограничной* зоной (*II*). Средний участок отводящей зоны, обращенный внутрь почечки, образует выступ, называемый почечным сосочком (*2*). В нем открываются собирательные трубочки, по которым моча переходит в лежащую под почечным сосочком почечную чашечку (*3*), оттуда по отдельному канальцу — стебельку (*4*) она проходит в расширенную часть мочеточника — лоханку и далее в мочеточник (*5*). Такие почки относятся к типу множественных.

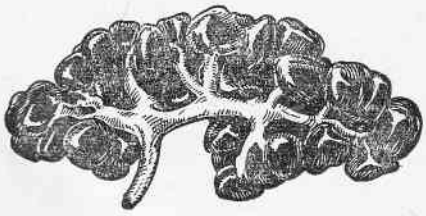


Рис. 238. Тип множественной почки.

У *крупного рогатого скота* почки представляют собой как бы слившиеся

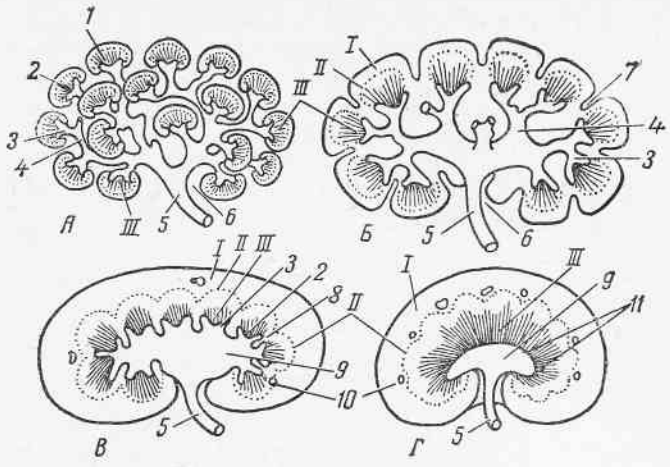


Рис. 239. Полусхема типов почек млекопитающих:

А — множественная почка; *Б* — бороздчатая многососочковая почка; *В* — гладкая многососочковая почка; *Г* — гладкая однососочковая почка; *1* — маленькая почечка; *2* — почечный сосочек; *3* — почечная чашка; *4* — стебельки мочеточника; *5* — мочеточник; *6* — почечная ямка; *7* — почечные борозды; *8* — почечные столбики; *9* — лоханка; *10* — перерезанные дуговые сосуды; *11* — общий сосочек; *I* — мочеотделительная зона; *II* — пограничная линия; *III* — отводящая зона.

средней частью множественные почки, в которых остались неслившимися периферические участки почек и их сосочки. Такие почки имеют на поверхности бороздки (*7*), а внутри раздельные сосочки и относятся к типу *бороздчатых многососочковых почек*. У эмбрионов крупного рогатого скота почки значительно сильнее разделены на дольки. У *свиньи* корковая зона почечек полностью сливается и с поверхности становится гладкой, а сосочки остаются разделенными; такие почки относятся к типу *гладких многососочковых* (*В*). У *мелкого рогатого скота*, *собаки* и *лошади* сливаются в одно целое и корковая зона, и сосочки мозговой зоны, которые формируют один общий сосочек. Поэтому почки данных животных относят к типу *гладких однососочковых* (*Г*).

В организме животных имеются две почки — правая и левая. Почки большинства животных бобовидной формы, но правая и левая почки все же несколько различаются между собой. У лошади левая почка бобовидной, а правая сердцевидной формы. У крупного рогатого скота левая почка перекручена по оси.

Положение и строение почек. Почки большинства животных располагаются в поясничной области под телами позвонков (рис. 240). У *крупного рогатого скота* (*Б*) правая почка лежит впереди левой, частично заходит в правое подреберье и тесно соприкасается с печенью. Левая почка свободно подвешена на брюшине и при наполнении рубца может перемещаться в правую половину поясничной области, располагаясь сзади правой почки. У *свиньи* и *собаки* почки лежат в поясничной области. У *лошади* (*В*) правая почка почти целиком находится в правом подреберье и тесно соприкасается с печенью. Левая почка также немного заходит в левое подреберье. У крупного рогатого скота, лошади и собаки правая почка на печени образует почечное вдавление. У свиней его нет.

Располагаясь под телами позвонков, почки одеты серозной оболочкой только с вентральной и боковых сторон. При хорошем кормлении животных почки окружаются большим количеством жировой ткани. Под серозной

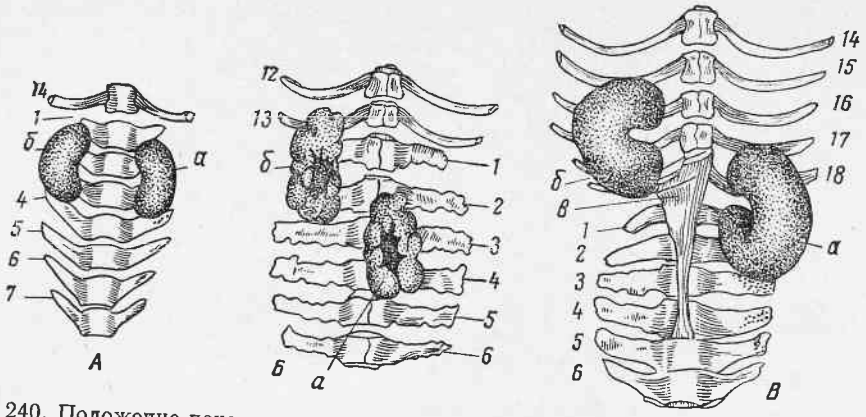


Рис. 240. Положение почек у свиньи (*А*), у крупного рогатого скота (*Б*) и лошади (*В*) (вид с вентральной стороны):

1—7 — поперечнореберные отростки соответствующих поясничных позвонков; *12—18* — ребра; *а* — левая почка; *б* — правая почка; *в* — ножки диафрагмы (обрезаны).

оболочкой находится соединительнотканная оболочка — *капсула почки*, слабо соединенная с самой почкой. При нормальном состоянии почки капсула свободно с нее снимается, за исключением того места, где она, образуя соединительнотканный остов почки, вдается в углубление ее, называемое *воротами почки* (рис. 241—*12*). Из ворот почки ведет ход в расширенную ее полость — *синус*. В нем лежит *почечная лоханка* (рис. 239—*9*). Поверхность ее покрыта внутри слизистой оболочкой, выстланной многослойным переходным эпителием. В однососочковой почке в полость почечной лоханки выступает один широкий, а в многососочковых почках открываются в чашечки несколько узких почечных сосочков (*7*).

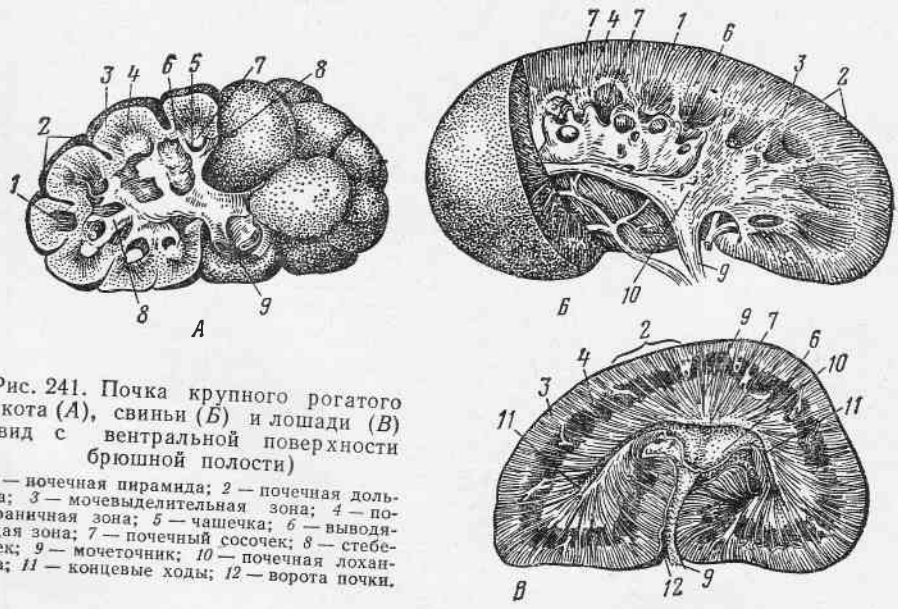


Рис. 241. Почка крупного рогатого скота (*А*), свиньи (*Б*) и лошади (*В*) (вид с вентральной поверхности брюшной полости)

1 — почечная пирамида; *2* — почечная долька; *3* — мочевыделительная зона; *4* — пограничная зона; *5* — чашечка; *6* — выводящая зона; *7* — почечный сосочек; *8* — стебелек; *9* — мочеточник; *10* — почечная лоханка; *11* — концевые ходы; *12* — ворота почки.

На продольном разрезе почки различают два слоя с узкой полосой между ними (рис. 241). Периферический слой почки имеет розоватый оттенок и называется корковым или мочевыделительным. Центральный слой почки расположен ближе к ее воротам, имеет более светлый цвет с беловатым оттенком и называется мозговым или мочеотводящим слоем. Более темная узкая полоса, лежащая на границе этих двух слоев, называется пограничным слоем (*4*).

Мочеточник, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал

Мочеточники — urēteres — узкие длинные трубочки, проводящие мочу из почечной лоханки в мочевой пузырь. Мочеточники входят в дорсальную стенку мочевого пузыря и некоторое время идут в толще его стенки между мышечной и слизистой оболочками. При переполнении мочевого пузыря стенка его напрягается и придавливает слизистую оболочку к мышечной, вследствие чего вход мочеточников в мочевой пузырь плотно прикрывается. Это обеспечивает свободное продвижение мочи в мочевой пузырь, но не позволяет обратному движению ее. Открываются мочеточники в мочевой пузырь возле его шейки.

Мочевой пузырь — лат. — vesíca urinária, греч. — cýstis — грушевидной формы, в ненаполненном состоянии располагается на дне тазовой полости, при наполнении заходит в лонную область. В нем различают краниальный широкий округлый конец — *верхушку*, основную часть — *тело* и суженную каудальную часть — *шейку*.

Мочеиспускательный канал — urēthra (рис. 248—*16*) — сравнительно короткий. По нему моча идет из мочевого пузыря в мочеполовой канал у самцов (*14*) или в мочеполовой синус у самок (рис. 251—*19*). У самцов недалеко от шейки мочевого пузыря в мочеиспускательный канал открываются семяпроводы, после чего канал, по которому в одно время проходит моча, а в другое время — сперма, называется *мочеполовым каналом* (рис. 248—*9*, *14*). У самок мочеиспускательный канал несколько длиннее, чем у самцов, и открывается он в стенке мочеполового преддверия, перед вступлением в которое он у крупного рогатого скота, овец и свиней имеет клапан, препятствующий затоку в мочевой пузырь жидкости из влагалища (Г. В. Шичкова). Конечный отрезок этого общего полового и мочеполового отрезка пути называется мочеполовым преддверием или мочеполовым синусом у всех самок.

Гистологическое строение почки. Вещество почки разделено на дольки (рис. 242—*А* и 243), соответствующие отдельным почечкам эмбриона и множественной почки. Границы между дольками обозначаются благодаря участкам коркового вещества, которое вдается между ними в область мозгового вещества, образуя почечные колонки, и благодаря междолевым кровеносным сосудам. Соединительной ткани в почке очень мало, и она находится только около сосудов. *Междолевые артерии* (рис. 242—*11*) являются ветвями входящей в почку *почечной артерии*. На границе коркового и мозгового вещества междолевые артерии соединяются *дуговыми артериями* (*12*). От них в корковую зону отходят радиальные *междольковые артерии* (*13*), которые, разветвляясь, переходят в приносящие артерии. Каждая приносящая артерия распадается на капилляры, образующие *сосудистый клубочек* (*3*). Из капилляров сосудистого клубочка кровь собирается в более тонкую *выносящую артерию*. Таким образом, капиллярный клубочек находится между двумя артериями. Это вторая чудесная сеть, только не венозная, как в печени, а артериальная.

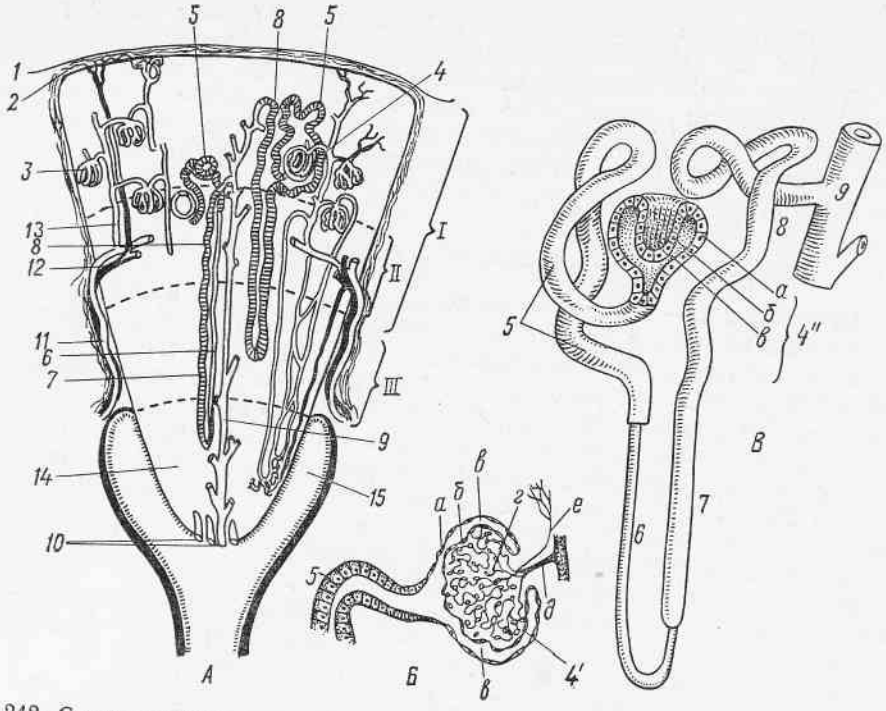


Рис. 242. Схема строения почечной дольки (*А*), почечного тельца (*Б*) и нефрона (*В*)
I — корковое вещество; *II* — юкстамедулярная зона; *III* — мозговое вещество; *1* — серозная оболочка почки; *2* — фиброзная капсула; *3* — клубочек почечного тельца; *4* — почечное тельце; *5* — главный отдел нефрона; *6* — нисходящая часть петли; *7* — восходящая часть петли; *8* — дистальный (вставочный отдел); *9* — собирательная почечная трубочка; *10* — сосочковые отверстия; *11* — межлолевая артерия; *12* — дуговая артерия; *13* — радиальная (междольковая) артерия; *14* — почечный сосочек; *15* — почечная чашечка; *а* — наружная часть капсулы; *б* — внутренняя часть капсулы; *в* — просвет капсулы; *г* — клубочек почечного тельца; *д* — приносящий сосуд; *е* — выносящий сосуд.

Каждая *долька* делится на корковое (*I*) и мозговое вещество (*III*). Последнее разделено на пирамиды. Вершиной пирамиды является *почечный сосочек* (*14*), который вдается в чашечку (*15*), а *основание* пирамиды граничит с корковым веществом. Через основание пирамиды мозговое вещество вдается в корковое в виде *мозговых лучей* (*9*). Различие между корковым и мозговым веществом связано с особенностями гистологического строения и функции этих участков.

Нефроны являются основными структурными единицами почки, они состоят из капсулы клубочка (капсулы Шумлянского), проксимального (главного) отдела, имеющего вид извитых канальцев, петли нефрона (петли Генле), состоящей из нисходящей и восходящей частей, и дистального (вставочного) извитого отдела (рис. 242). Длина нефрона около 4 см. В обеих почках крупного рогатого скота около 8 млн. нефронов. Около 80% нефронов находится в корковом веществе и примерно 20% располагается так, что клубочки и часть проксимальных отделов нефронов лежат в корковом веществе, а петля — в мозговом веществе. Эти нефроны называются юкстамедулярными. Нефроны впадают в собирательные трубки коркового вещества, входя вместе с прямыми канальцами нефронов в состав мозговых лучей. Собирательные трубочки проходят через мозговое вещество и оканчиваются сосочковым каналом. Таким образом, в корковом веществе почки находятся почечные тельца и проксимальные и дистальные отделы нефронов

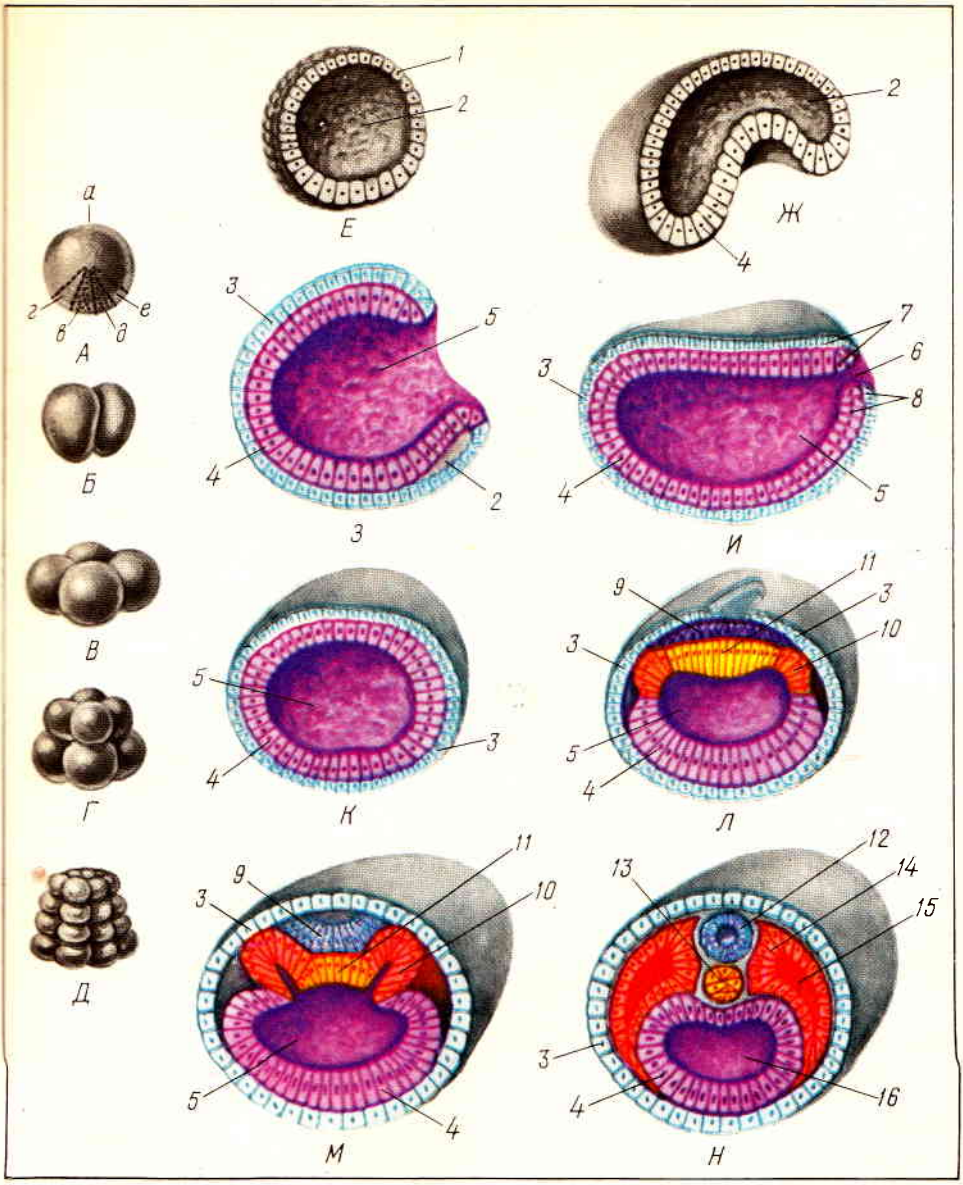


Табл. I. Развитие ланцетника:

А — зигота; *Б*, *В*, *Г*, *Д* — последовательные стадии дробления; *Е* — бластула; *Ж* — ранняя гаструла; *З*, *И* — поздняя гаструла (продольный разрез); *К* — поздняя гаструла (поперечный разрез); *Л*, *М*, *Н* — последующие стадии развития; *1* — бластодерма; *2* — бластоцель; *3* — эктодерма; *4* — энтодерма; *5* — гастроцель; *6* — бластопор; *7* — верхняя губа бластопора; *8* — нижняя губа бластопора; *9* — нервная пластинка; *10* — зачаток мезодермы; *11* — зачаток хорды; *12* — нервная трубка; *13* — хорда; *14* — мезодерма; *15* — целом; *16* — полость кишечника; *а* — анимальный полюс; *в* — вегетативный полюс; *г* — область заднего полумесяца; *д* — область, занятая желтком; *е* — область переднего полумесяца.

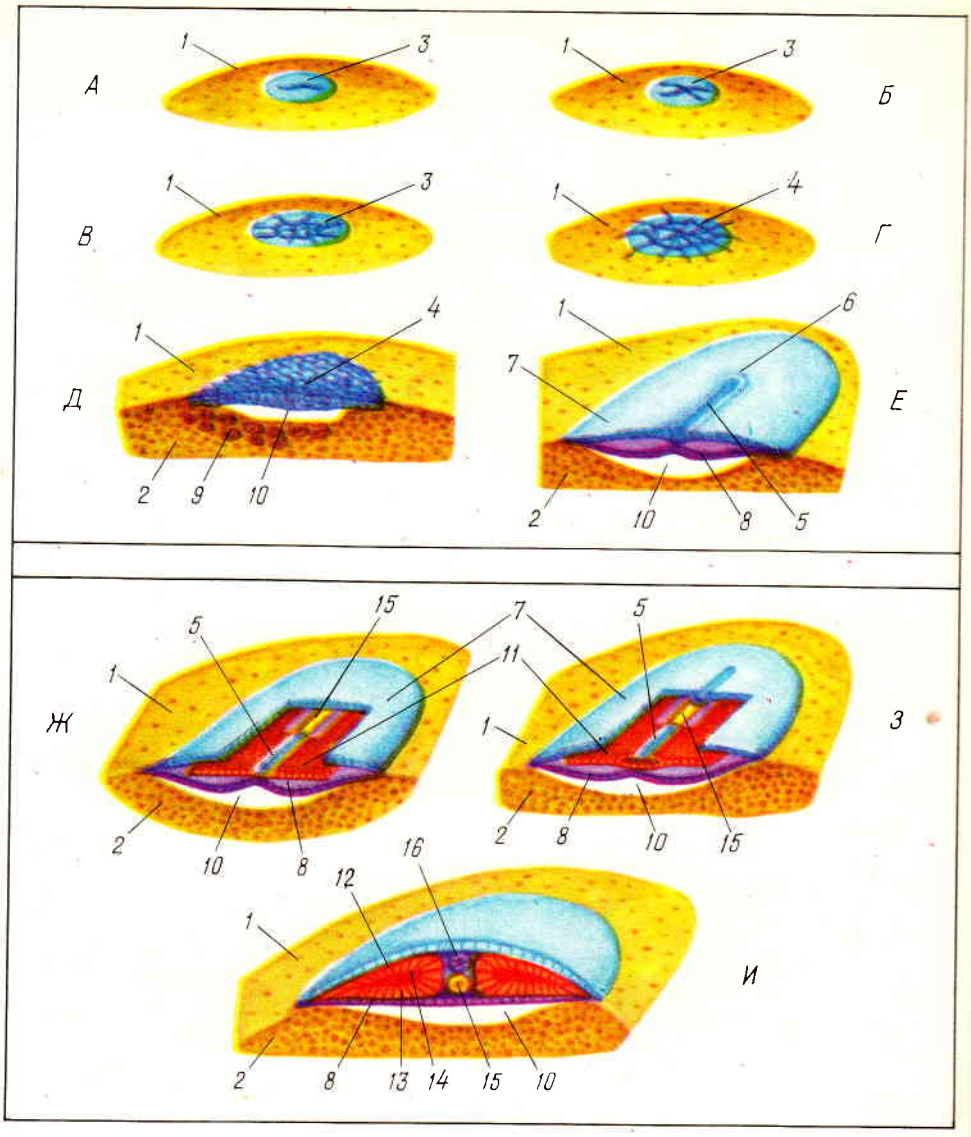


Табл. II. Схема последовательных этапов развития куриного зародыша:

А, Б, В, Г — последовательные стадии дробления; *Д* — дистобластула (вид сверху и на разрезе); *Е, Ж, З, И* — гаструляция, образование зародышевых листков хорды и нервной трубки (вид сверху и на разрезе) (на рис. *Ж, З* — эктодерма частично удалена для того, чтобы показать лежащую под ней мезодерму); *1* — поверхность желтка; *2* — он же в разрезе; *3* — диск с первыми бороздами дробления; *4* — зародышевый диск; *5* — первичная полоска; *6* — гензеновский узелок; *7* — эктодерма; *8* — энтодерма; *9* — перибласт; *10* — подзародышевая полость (бластоцель); *11* — мезодерма; *12* — париетальный листок мезодермы; *13* — висцеральный листок мезодермы; *14* — целом; *15* — хорда; *16* — нервная трубка.

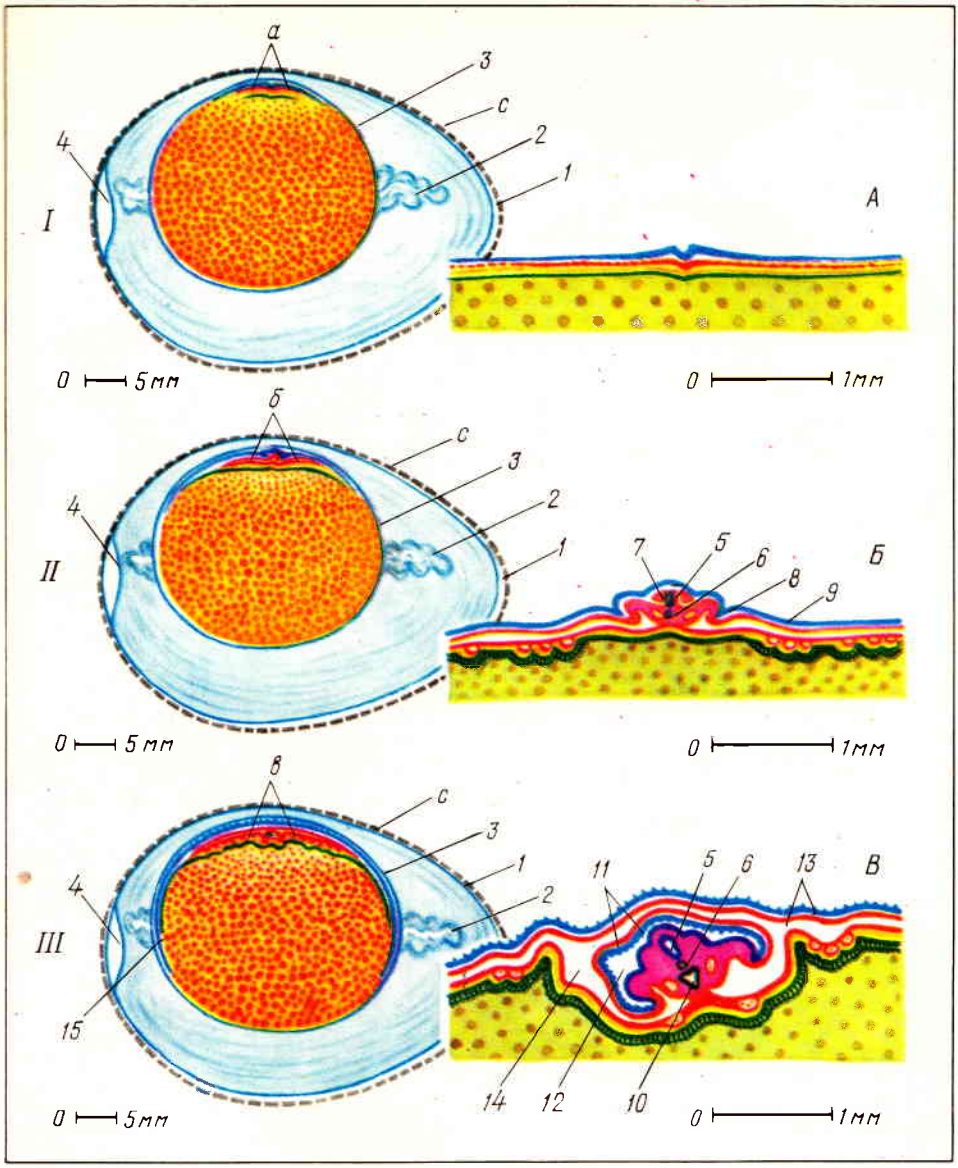


Табл. III. Последовательные стадии развития эмбриона курицы (по М. Н. Рагозиной): *I, II, III* — общий вид куриного яйца с развивающимся эмбрионом в продольном разрезе; *а* — зародышевый щиток; *А* — он же в увеличенном масштабе; *б, в* — зародыш на вторые и третьи сутки насиживания; *Б, В* — они же в увеличенном масштабе. *Синяя* — эктодерма; *красная* — мезодерма; *зеленая* — энтодерма; *зеленая с точками* — аллантоис; *желтая* — желток; *голубая* — белок; *С* — скорлупа; *1* — подскорлуповая оболочка; *2* — халазы; *3* — желточная оболочка; *4* — воздушная камера; *5* — нервная трубка; *6* — хорда; *7* — сомиты; *8* — туловищная складка; *9* — амниотическая складка; *10* — кишечник; *11* — амнион; *12* — амниотическая полость; *13* — серозная оболочка; *14* — полость серозной оболочки; *15* — край обрастания.

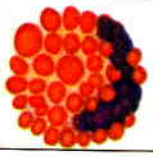
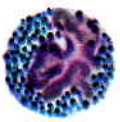
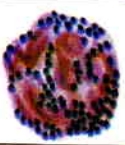
	Зернистые лейкоциты			
	Нейтрофил юный	Нейтрофил сегментно-ядерный	Эозинофил	Базофил
Крупный рогатый скот				
Овца				
Свинья				
Лошадь				
Осел				
Верблюд				
Кролик				
Курица				

Табл. IV. Сравнительная таблица некоторых клеток крови у домашних животных.

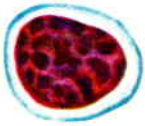
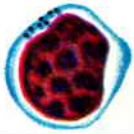
	Незернистые лейкоциты			
	Большой лейкоцит	Средний лейкоцит	Малый лимфоцит	Моноцит
Крупный рогатый скот				
Овца				
Свинья				
Лошадь				
Осел				
Верблюд				
Кролик				
Курица				

Табл. V. Продолжение табл. IV.

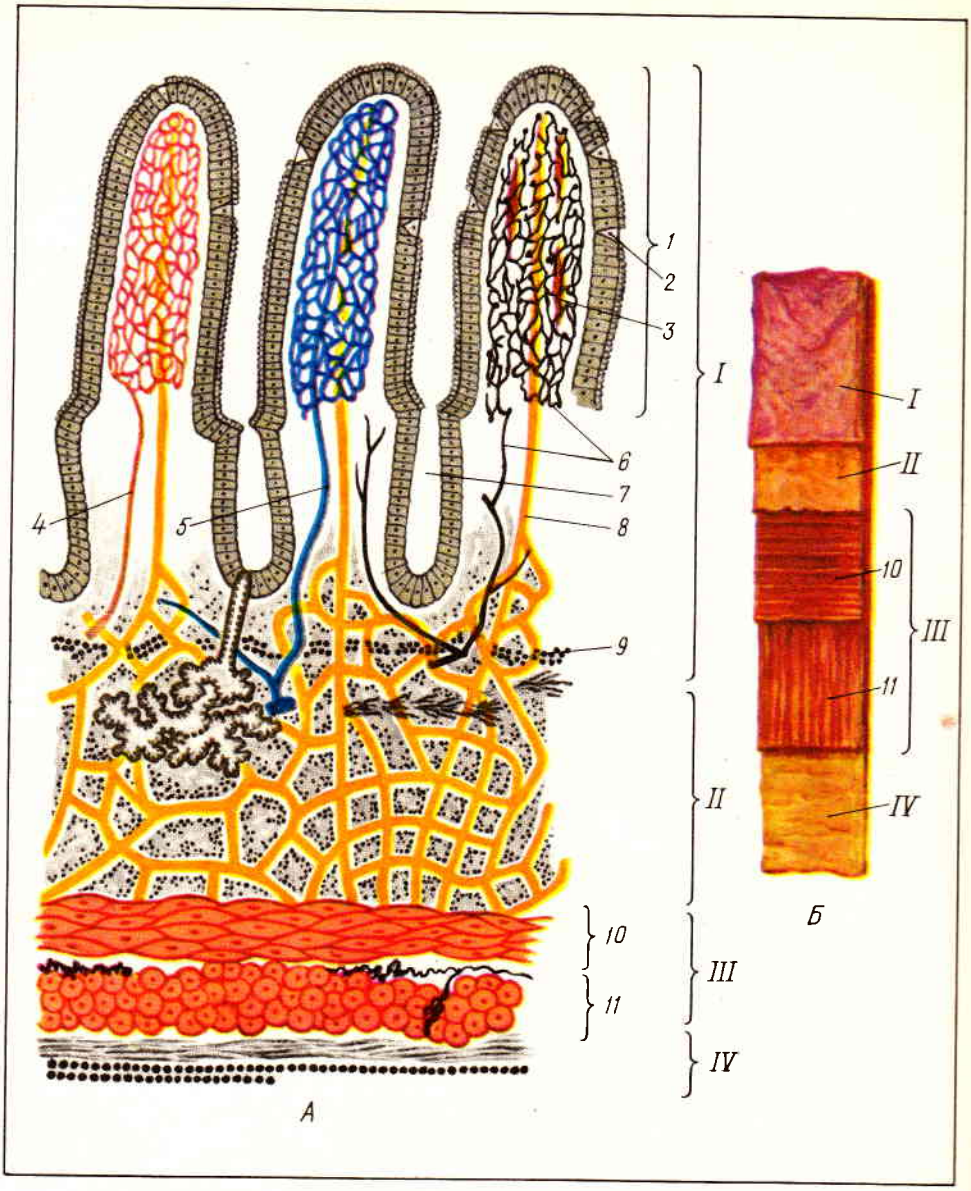


Табл. VI. Полусхема вырезанной стенки кишечника:

А — поперечный срез; *Б* — часть вырезанной стенки кишечника с внутренней стороны. Чтобы видеть послойность строения кишки, отдельные ее пласты на рисунке *Б* срезаны; *I* — слизистая оболочка; *1* — ворсинки; *2* — бокаловидные клетки; *3* — мышечные пучки; *4* — артерия ворсинки; *5* — вена ворсинки; *6* — нерв ворсинки; *7* — железы основной пластинки слизистой оболочки; *8* — лимфатические сосуды ворсинки; *9* — мышечная пластинка слизистой оболочки; *11* — подслизистая основа; *III* — мышечная оболочка; *10* — круговой и *11* — продольный слой мышечных пучков; *IV* — серозная оболочка.

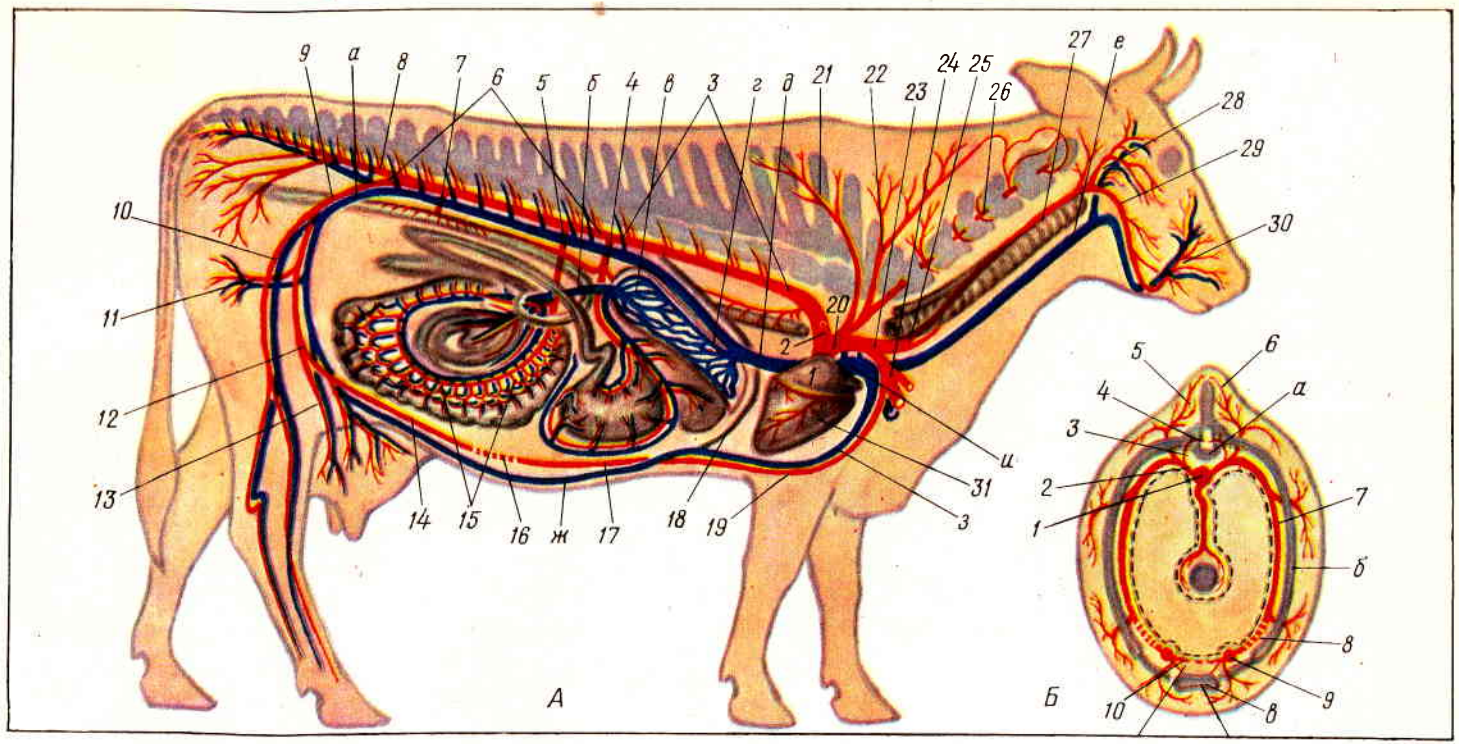


Табл. VII. Схема сосудистой системы головы и туловища:

схема основных артерио-венозных сосудов коровы: *1* — сердце; *2* — дуга аорты; *3* — грудная аорта; *4* — чревная а.; *5* — краниальная брыжеечная а.; *6* — брюшная аорта; *7* — каудальная брыжеечная а.; *8* — внутренняя подвздошная а.; *9* — наружная подвздошная а.; *10* — бедренная а.; *11* — глубокая бедренная а.; *12* — надчревно-срамной ствол; *13* — наружная срамная а.; *14* — каудальная надчревная а.; *15* — анастомозы кишечных а.; *16* — анастомоз кишечной надчревной а. с *17* — краниальной надчревной а.; *18* — контур диафрагмы; *19* — внутренняя грудная а.; *20* — плечеголовной ствол; *21* — глубокая шейная а.; *22* — поперечная шейная а.; *23* — плечеголовная а.; *24* — правая подключичная а.; *25* — общий ствол сонных а.; *26* — позвоночная а.; *27* — общая правая сонная а.; *28* — наружная правая сонная а; *29* — наружная челюстная а.; *30* — лицевая а.; *31* — правый желудочек сердца; *а* — общая повздошная вена; *б* — воротная вена; *в* — печеночные капилляры; *г* — печеночные вены; *д* — каудальная полая вена; *е* — яремная вена; *ж* — подкожная брюшная молочная в.; *з* — внутренняя грудная в.; *и* — краниальная полая в.; *Б* — схема сегментальных артериальных дуг туловища; *1* — аорта; *2* — межреберные а.; *3* — спинномозговая а.; *4* — их анастомозы; *5* — дорсальные ветви; *6* — их анастомозы; *7* — вентральные ветви межреберных а.; *8* — их анастомозы с; *9* — внутренними грудными а.; *10* — анастомозы между внутренними грудными а.; *а* — тело грудного позвонка; *б* — ребро; *в* — грудная кость.

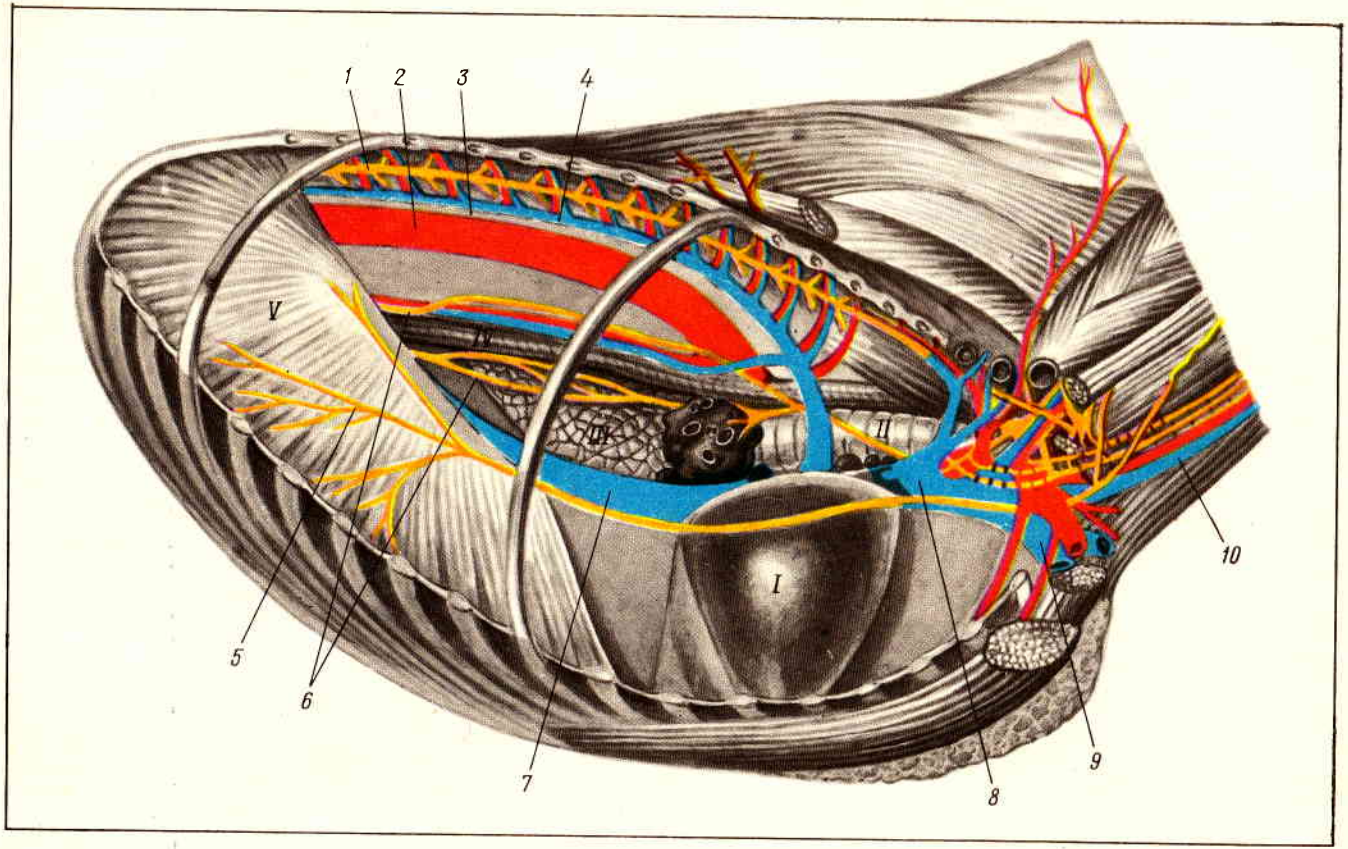


Табл. VIII. Сосуды и нервы грудной полости лошади справа:

I — сердце в сердечной сорочке; *II* — трахея; *III* — легкое; *IV* — пищевод; *V* — диафрагма; *1* — пограничный симпатический ствол; *2* — грудная аорта; *3* — грудной лимфатический проток; *4* — непарная вена; *5* — диафрагмальный нерв; *6* — блуждающий нерв; *7* — каудальная полая вена; *8* — краниальная полая вена; *9* — подмышечная вена; *10* — яремная вена.

(извитые канальцы). Мозговое вещество и мозговые лучи состоят из прямых канальцев. В мозговых лучах проходят нисходящие и восходящие части петель корковых нефронов и начальные отделы собирательных трубок, а в мозговом веществе находятся нисходящие и восходящие части петель юкстамедулярных нефронов, конечные отделы собирательных трубок и сосочковых каналов. Нефрон начинается расширенным слепым концом мочевого канальца, стенка которого вдавливается, образуя как бы двустенную чашу с щелевидным пространством между стенками (просвет капсулы). Это образование называется *капсулой клубочка*. Внутри капсулы располагается клубочек из артериальных капилляров, анастомозирующих между собой. Капсула с клубочком называется *почечным* (мальпигиевым) *тельцем* (рис. 243).

Капилляры состоят из одного слоя эндотелия, лежащего на трехслойной базальной мембране. В эндотелиальных клетках имеются поры, поэтому они получили название окончатых эндотелиоцитов. Между капиллярами располагаются клетки типа фибробластов и соединительнотканные элементы — мезангии. Диаметр капилляров клубочка корковой зоны вдвое больше, чем диаметр отводящей артериолы, вследствие чего давление крови в капиллярах очень высокое и благодаря этому фильтруется первичная моча. В юкстамедулярных нефронах диаметр приносящей и выносящей артериол примерно одинаков, поэтому давление крови в капиллярах невелико. Эта система имеет большое значение в случае прохождения через почки повышенных количеств крови.

Наружная часть капсулы клубочка состоит из одного слоя эпителиальных клеток непостоянной высоты, лежащих на базальной мембране. Эпителий наружной части капсулы переходит в высокий эпителий проксимального отдела нефрона. Внутренняя часть капсулы образована плоскими, неправильной формы клетками — *подоцитами* с большими широкими отростками — цитотрабекулами, которые, в свою очередь, ветвятся на мелкие отростки — *цитоподии*. Между подоцитами находятся межклеточные промежутки. Цитоподии подоцитов соприкасаются с трехслойной базальной мембраной, к обратной стороне которой прилежат эндотелиоциты капилляров.

Через внутреннюю часть капсулы нефрона и стенку капилляров клубочка выделяется в полость капсулы первичная моча — все составные части плазмы крови, за исключением белков. Первичной мочи образуется примерно на 80% больше, чем окончательной. Из полости капсулы она попадает в полость проксимального (главного извитого) канальца главного отдела (*5*). Этот каналец имеет значительную протяженность и сильно извивается. Стенка его состоит из кубического эпителия, с отчетливой базальной исчерченностью, обусловленной впячиванием плаз-

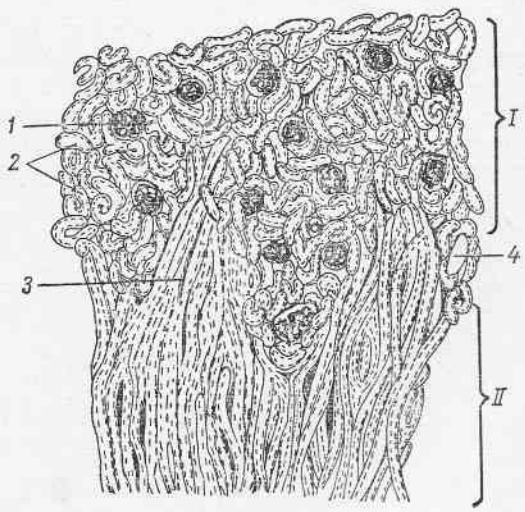


Рис. 243. Радиальный разрез почки лошади:
I — корковое вещество; *II* — мозговое вещество; *1* — клубочек почечного тельца; *2* — извитые канальцы главного и дистального отделов; *3* — прямые собирательные трубочки; *4* — артерия.

малеммы (*6*) и ориентированно расположенными митохондриями. На апикальном полюсе, обращенном в просвет канальца, клетки несут щеточную каемку (*7*), состоящую из микроворсинок. Цитоплазма этих клеток всегда мутная. В этом отделе происходит обратное всасывание воды и глюкозы.

Следом за главным отделом располагается *петля нефрона*, представляющая собой прямую трубку, состоящую из тонкой нисходящей части петли и толстой восходящей. Нисходящая часть петли состоит из плоских клеток, лишь в части, где лежит ядро, клетки утолщаются, и эти участки выступают в просвет петли. На этой же поверхности имеются малочисленные ворсинки. В дистальном отделе всасывается только вода и окончательно формируется моча. Дистальный отдел переходит в собирательную почечную трубочку, выстланную однослойным кубическим эпителием. Собирательные трубочки впадают в сосочковые протоки, которые открываются на вершине пирамид. Из сосочковых протоков моча стекает в почечные чашечки (*15*), а из них через *стебельки в лоханку*. Все эти образования выстланы переходным эпителием (рис. 244). Из лоханки моча направляется во внепочечную систему органов (мочеточники, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал), отводящую мочу от почек.

Гистологическое строение стенки органов, отводящих мочу от почек. Все эти органы относятся к типу трубкообразных, а следовательно, стенка их состоит из трех оболочек.

Снаружи мочеточник и краниальная часть мочевого пузыря покрыты *серозной оболочкой* обычного строения, каудальная же часть мочевого пузыря и мочеиспускательный канал — адвентицией.

Средняя оболочка образована гладкой мышечной тканью. В мочеточнике и мочевом пузыре пучки мышечных клеток формируют два продольных и лежащий между ними кольцевой слой. В шейке мочевого пузыря кольцевые слои формируют крепкий сфинктер, который расслабляется лишь в момент мочеиспускания. В мочеиспускательном канале мышечная оболочка развита слабее.

Внутренняя, слизистая оболочка состоит из переходного эпителия и основной пластинки слизистой. Ни мышечной пластинки слизистой, ни подслизистой основы в путях, отводящих мочу, нет. Переходный эпителий (рис. 244) выстилает просвет мочеотводящих путей, начиная от почечных чашечек до мочеиспускательного канала. Строение его подчинено двум задачам: 1) обеспечению возможности органам резко изменять свой объем в связи с опорожнением или наполнением их мочой и 2) ограждению организма от вредного контакта с мочой, так как последняя содержит ядовитые продукты, которые не должны всосаться обратно, и обладает высоким осмотическим давлением, следствием чего может быть чрезмерное обеднение организма водой. Переходный эпителий — многослойный. В нем различают слои базальных, промежуточных и покрывающих клеток. *Базальные клетки* мелкие, лежат на базальной мембране и бла-

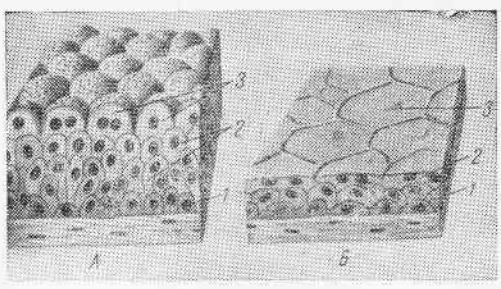


Рис. 244. Переходный эпителий при сокращенном (*А*) и растянутом (*Б*) состоянии почки:
1 — конические базальные клетки; *2* — призматические булавовидные клетки; *3* — покровные, или кроющие, клетки.

годаря митотической активности играют роль камбия. *Клетки промежуточного слоя* крупнее, грушевидной формы и связаны тонким отростком с базальной мембраной. У крупных животных эта зона включает несколько слоев клеток.

Покрывающие клетки самые крупные, часто двуядерные. Широкое основание их обращено в просвет органа и несет кутикулярную каемку. У травоядных они вырабатывают слизь, которая предохраняет поверхность эпителия от действия мочи. При наполнении мочой эпителий сильно растягивается и становится значительно ниже, количество рядов клеток в нем уменьшается. Это и дало повод назвать эпителий переходным.

4. СИСТЕМА ОРГАНОВ РАЗМНОЖЕНИЯ

Система органов размножения, обеспечивающая продолжение вида, находится в неразрывной связи с другими системами организма. Через системы органов пищеварения, дыхания, кровообращения она получает все необходимые питательные вещества и кислород; через систему органов кровообращения, лимфообращения и мочеотделения она освобождается от отработанных продуктов жизнедеятельности. Тесно связана она и с системой органов кожного покрова и с системой органов движения. Нервная система регулирует деятельность системы органов размножения, связывая ее с другими системами организма и с внешней средой. Через систему органов кровообращения и систему органов внутренней секреции она оказывает огромное влияние на развитие и формирование всего организма.

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О РАЗВИТИИ СИСТЕМЫ ОРГАНОВ РАЗМНОЖЕНИЯ

Система органов размножения млекопитающих прошла в филогенезе сложный путь, тесно связанный с условиями жизни их предков. У одноклеточных и первичных многоклеточных организмов никаких специальных органов размножения не было, все клетки их тела были одинаковыми, и все они могли принимать участие в размножении. Затем появились организмы со специальными половыми клетками. При этом последние были разного вида; одни крупные — *макрогаметы*, а другие мелкие — *микрогаметы*. Такие организмы называются *анизогамными*, а организмы с одинаковыми клетками — *изогамными*.

Размножение у таких животных, по-видимому, шло и бесполым путем (вегетативное размножение), как на ранней стадии развития жизни, и половым путем, то есть путем слияния микрогаметы с макрогаметой. Такие организмы были вначале *гермафродитами*, то есть в одном организме были и крупные и мелкие клетки, и обе эти клетки, соединившись, могли дать начало новому организму. В дальнейшем появились *раздельнополые* животные, то есть у одного из них были только макрогаметы, у другого только микрогаметы, и только слияние этих разных клеток различных организмов могло дать начало новому организму.

Таким путем повышалась жизненность потомства, и гермафродитизм стал постепенно уступать место *гонохоризму*. Специальных органов для местоположения и развития таких клеток не было.

С усложнением жизни животного организма, с увеличением его объема половые клетки начали развиваться и концентрироваться в особых участках организма—*гонадах*, расположенных ближе к поверхности тела животного. Половые клетки выходили из гонад путем прорыва их стенки. Затем половые клетки стали концентрироваться в стенке вторичной полости, откуда они выводились или по специальным выводным протокам, или по смешанным протокам, общим с мочевыделительными. Таким образом появились органы — гонады, где развивались половые клетки, и специальные *выводные каналы*, по которым половые клетки выводились наружу.

В дальнейшем органы, в которых развивались макрогаметы, еще больше усложнились и стали называться *яичниками*, а развившиеся в них половые клетки — *яйцеклетками*.

Органы, в которых развивались микрогаметы, получили название *семенников*, а развившиеся в них половые клетки — *спермиев*. Выводные протоки яичников

стали называться *яйцеводами* (или яйцепроводами), а выводные протоки семенников — *семяпроводами*.

Все эти протоки открывались уже не прямо во внешнюю среду, а в развившуюся у таких животных клоаку, то есть в конец кишечной трубки, куда поступали не только каловые массы, но и моча и половые клетки. *Оплодотворение* у таких животных все еще было наружным, развитие организма также происходило во внешней среде, в которой для этого были соответствующие условия, прежде всего влага и тепло. Форма и строение половых клеток таких организмов были приспособлены к условиям их существования.

С выходом животных на сушу наружное оплодотворение уже не могло обеспечить развитие нового организма, так как для этого не было нужных условий. Оно заменилось внутренним оплодотворением, повлекшим за собой усложнение и изменение половых клеток самки и ее половых выводных протоков. Оплодотворенная в половых органах самки половая клетка — *зигота*, давая возможность развиться новому организму вне тела матери, приобрела способность накапливать нужное количество питательного материала и соответствующую оболочку для предохранения ее от высыхания во внешней среде.

Все это повело к усложнению у самки *половых протоков*, превратившихся в каналы, обеспечивающие наращивание питательных веществ в половой клетке, наружную скорлупу и т. д. У некоторых самцов появились особые *купулятивные органы*, лучше обеспечивающие введение спермиев в половые органы самки.

Наконец, появились организмы, могущие жить и развиваться в любых широтах земли, при любых климатических условиях, то есть появились животные с *внутренним оплодотворением и с развитием эмбриона и плода в теле матери*, появились млекопитаю-

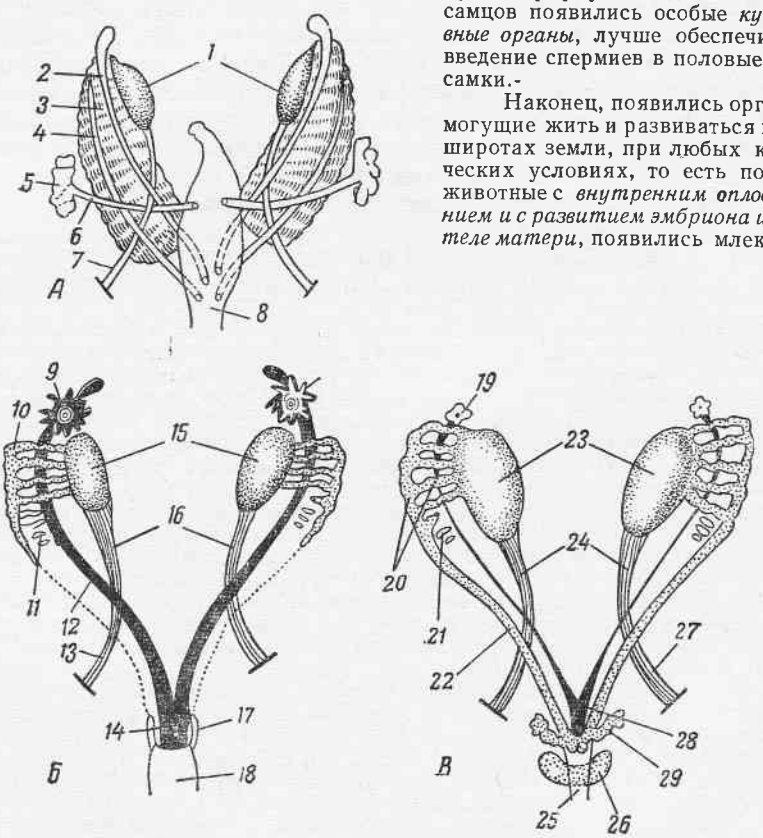


Рис. 245. Схема дифференциации половой системы в сторону самки или самца:

А — индифферентная стадия; *Б* — дифференциация в сторону самки; *В* — дифференциация в сторону самца; *1* — половая железа; *2* — мюллеров канал; *3* — промежуточная почка (вольфово тело); *4* — проток промежуточной почки (вольфов проток); *5* — дефинитивная почка; *6* — мочеточник; *7* — направляющая связка; *8* — клоака; *9* — воронка яйцевода; *10* — придаток яичка (эпоофорон); *11* — парооформ; *12* — яйцевод; *13* — круглая связка матки; *14* — влагалище; *15* — яичник; *16* — специальная связка яичника; *17* — гартнеров канал; *18* — мочеполовое преддверие; *19* — гидатида семенника; *20* — выносящие канальцы и проток придатка семенника; *21* — парадидимис; *22* — семяпровод; *23* — семенник; *24* — специальная связка семенника; *25* — мочеполовой канал; *26* — предстательная железа; *27* — паховая связка; *28* — мужская матка и влагалище; *29* — пузырьковидная железа.

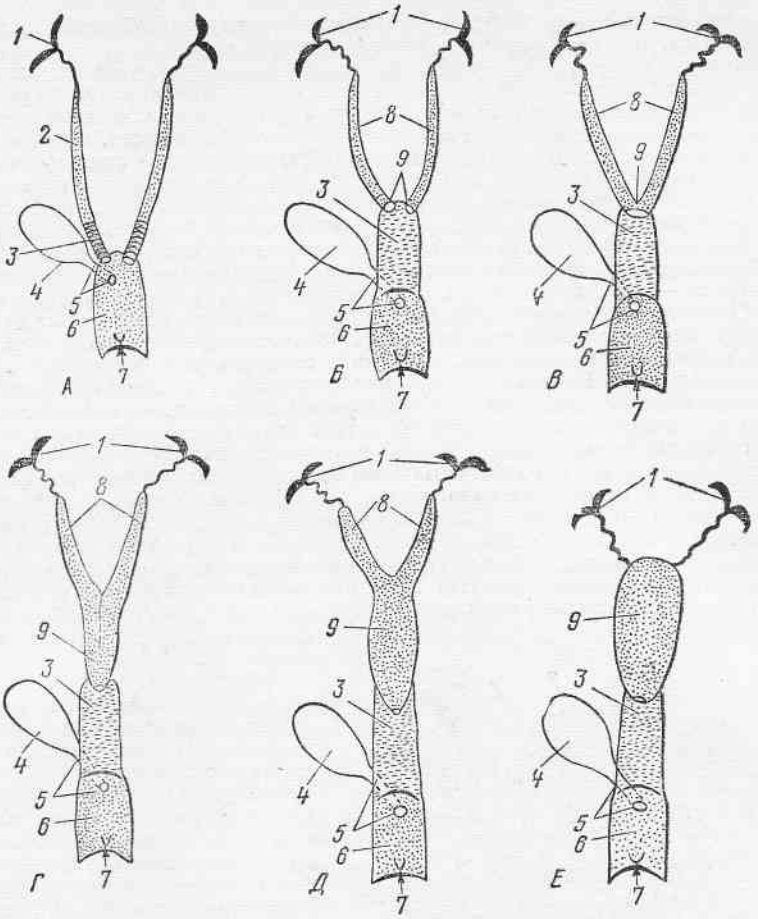


Рис. 246. Схема типов маток:

А — двойная матка и двойное влагалище; *Б* — двойная матка; *В* — двураздельная матка; *Г* — двурогая матка, близкая к двураздельной; *Д* — типичная двурогая матка; *Е* — простая матка; *1* — ворсинка яйцевода; *2* — матка; *3* — влагалище; *4* — мочевой пузырь; *5* — мочеиспускательный канал и его отверстие; *6* — мочеиспускательный синус; *7* — клитор; *8* — рога матки; *9* — тело матки.

щие. В связи с этим в их системе органов размножения образовались новые усложнения. У самок млекопитающих , помимо яичников и яйцеводов, появились *матка*, где развивается зародыш и плод до окончательного его формирования, а также *влагалище*, обеспечивающее более надежную доставку спермиев в половые органы самки. У самцов, помимо семенников и семяпроводов, образовались половой член, добавочные половые железы, препуций и семенниковый мешок.

Органы размножения млекопитающих закладываются в **эмбриональный период** в виде двух *половых складок мезотелия* на медиальных сторонах промежуточных почек (рис. 245). Развиваясь, половые складки принимают овальную форму и представляют собой индифферентный зачаток половых желез (*1*).

Органы размножения развиваются в тесной связи с органами мочевыделения. Овальные зачатки половых желез закладываются около передней части промежуточных почек (*3*) и превращаются в дальнейшем в семенники или яичники. Рядом с протоком промежуточной почки (*4*) почти одновременно с возникновением половых складок появляется особый клеточный тяж, одной стороной примыкающий к протоку промежуточной почки. В дальнейшем этот тяж обособляется и становится *мюллеровым каналом* (*2*).

При развитии *семенников* происходят иные (рис. 247) изменения в закладывающихся органах размножения и мочеотделения. Мезотелий первоначальных половых

складок начинает врастать в толщу овального зачатка половой железы, формируя *клеточные тяжи*, превращающиеся в *извитые семенные канальцы*.

Промежуточная почка в это время частично редуцируется, частично входит в тесные взаимоотношения с половой железой. Передние мочеотделительные трубочки промежуточной почки, врастая в семенники навстречу извитым канальцем и соединяясь с ними, образуют *прямые канальцы* и *семенниковую сеть*. Те их части, которые остаются около семенников, входят в состав головки придатка семенника и становятся *семявыносящими канальцами семенника*. Задние мочеотделительные трубочки промежуточной почки сохраняются в виде сильно редуцированных остатков в области придатка семенника и называются *парадидимисом* (околосеменником, рис. 245—*21*). Проток промежуточной почки (вольфов канал, *4*) превращается в *канал придатка семенника* и *семяпровод* (*22*). От мюллеровых каналов у самцов остаются редуцированные раздельные начальные их участки — *гидатиды* (*19*), которые располагаются около семенника и срастаются с ним. Сросшиеся же вместе (правый и левый) задние концы мюллеровых каналов находятся в толще мочеполовой складки между семяпроводами и называются *мужской маткой* и *мужским влагалищем* (*28*). Семенники соединяются с брюшной стенкой *направляющей связкой* (*7*). Начальный участок ее (до вольфова протока) становится в дальнейшем *специальной связкой семенника* (*24*), а конечный участок — *паховой связкой* (*27*). Семенники при этом вместе с серозной оболочкой опускаются в мошонку.

При развитии *яичников* наблюдаются другие изменения. Срослие в индифферентный зачаток половой железы клеточные тяжи превращаются в первичные фолликулы, которые позднее развиваются в яичниковые, или граафовы, пузырьки. Яичники остаются в поясничной области (рис. 253). Направляющая связка (рис. 245—*7*), сильно развитая у самцов, у самок в каудальной части теряет связь с брюшной стенкой и называется *круглой связкой матки* (*13*). Краниальная же ее часть превращается в хорошо развитую *специальную связку яичника* (*16*). Передняя часть промежуточной почки, врастая в связки яичника, остается в виде рудимента под названием *эпоофорон* (*10*), который является гомологом головки придатка семенника.

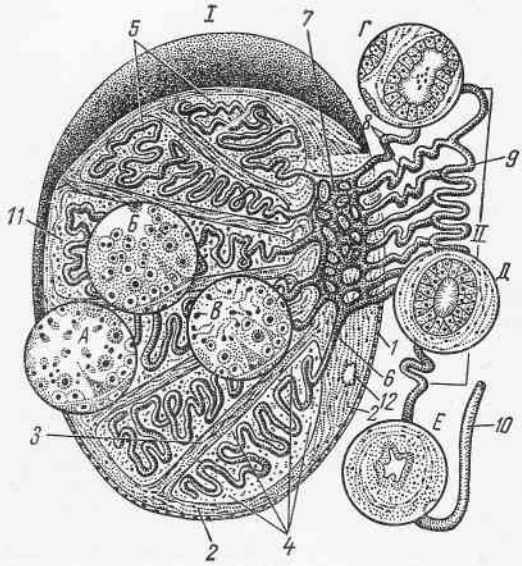


Рис. 247. Схема строения семенника (*I*) и придатка (*II*):

1 — мезотелий собственной влагалищной оболочки; *2* — белочная оболочка; *3* — междольковые трабекулы; *4* — долька семенника; *5* — извитые семенные канальцы в ней; *6* — прямые канальцы; *7* — сеть семенника в средостении; *8* — выносящие канальцы; *9* — проток придатка; *10* — спермиопровод, или семявыводящий проток; *11* — интерстициальная соединительная ткань; *12* — кровеносный сосуд; *А, Б, В* — различные стадии спермиогенеза на поперечном разрезе извитых канальцев; *Г* — гистологическое строение выносящих канальцев; *Д* — протока придатка и *Е* — спермиопровода.

Задняя часть промежуточной почки сохраняется в рудиментированном виде под названием *парооформон* (около яичника) и соответствует парадидимису самца (*11*).

Проток промежуточной почки (вольфов канал) у самок редуцируется почти полностью. От него остается только слабо выраженный задний конец — гартнеров канал (*17*). Мюллеровы каналы (*2*), наоборот, сильно развиваются. Из передней части мюллеровых каналов образуются яйцеводы с широкими воронками (*9*), открывающимися в перитонеальную полость, и с рудиментами этих каналов — *стебельчатыми гидатидами*. Из средних участков мюллеровых каналов развиваются *рога*, *тело* и *шейка* матки. Задние участки мюллеровых каналов превращаются во *влагалище* (*14*), открывающееся в мочеполовой синус.

Типы маток. Мюллеровы каналы у разных животных на разном расстоянии сливаются между собой, начиная с задних концов, что обусловливает различные типы маток. Из неслившихся мюллеровых каналов формируется двойная матка и двойное влагалище (рис. 246). При слиянии только каудально-

го участка мюллеровых каналов образуется *двойная матка*, которая открывается двумя отверстиями в одно влагалище (у некоторых грызунов, слонов). Если слияние мюллеровых каналов произошло на большем протяжении и матка открывается во влагалище одним отверстием, тогда говорят о *двураздельной матке* (*В*) (у некоторых грызунов, рукокрылых). Еще большее слияние мюллеровых каналов приводит к формированию более или менее ясно выраженной полости в теле матки при наличии неслившихся рогов. Такая матка называется *двурогой* (*Г*, *Д*). Она свойственна большинству сельскохозяйственных животных. При почти полном слиянии мюллеровых каналов, когда формируется большая полость тела матки, остаются неслившимися одни краниальные участки этих каналов, получающие название яйцеводов; образуется простая матка, свойственная приматам (*Е*).

ОРГАНЫ РАЗМНОЖЕНИЯ САМЦА

К органам размножения самцов относят семенники, придатки семенников, семенные канатики, семяпроводы, семенниковый мешок, добавочные половые железы, половой член и препуций (рис. 247, 248).

Семенник, придаток семенника, семенной канатик, семяпровод

Семенник — лат. — téstis, греч. — didymis, orchis — парный орган, эллипсовидной или овальной формы. В нем развиваются половые клетки самцов — *спермии*. Располагаются семенники между бедрами в *семенниковом мешке* (рис. 248—*Г*). К каждому семеннику тесно примыкает и частично с ним срастается *придаток семенника*, имеющий головку, тело и хвостик, в связи с чем на семеннике различают головной и хвостовой концы, придатковый и свободный края, латеральную и медиальную поверхности (*А*, *Б*, *В*). Снаружи семенник покрыт *собственной влагалищной оболочкой* (*Г—7*), под которой находится сравнительно толстая и прочная белочная оболочка (рис. 247—*2*). Из семенника спермии переходят в канал придатка семенника (рис. 248—*22*), затем в семяпровод (*4*), расположенный в брюшной полости. Из семяпровода спермии продвигаются в мочеполовой канал (*14*).

Придаток семенника — epididymis (248—*Г—13*) — состоит из головки, тела и хвоста, который специальной связкой соединяется с хвостовым концом семенника, а паховой связкой — с общей влагалищной оболочкой и мошонкой.

Гистологическое строение семенника. Снаружи семенники покрыты серозной, или *собственно влагалищной, оболочкой* (рис. 247). Под ней находится толстая и прочная *белочная оболочка*. В месте соприкосновения семенника с придатком она впячивается внутрь семенника и образует утолщение, называемое *средостением*. От белочной оболочки отходят внутрь семенника пластинообразные выросты — *трабекулы*, разделяющие семенник на много долек конической формы. Белочная оболочка, трабекулы и средостение образованы плотной соединительной тканью с сильно развитой сетью эластических волокон. Вершины долек обращены к средостению. Основу каждой дольки составляет рыхлая соединительная ткань, в массе которой лежат элементы паренхимы, образованные *извитыми семенными канальцами*.

В каждой дольке находится 2—3 слепо начинающихся канальца длиной в несколько десятков сантиметров. Суммарная же длина всех канальцев семенника составляет несколько сотен метров. В стенке извитых семенных канальцев развиваются спермии.

Вблизи средостения извитые семенные канальцы переходят в *прямые семенные канальцы*; последние, соединяясь в области средостения друг с другом, образуют сложную сеть канальцев — *сеть семенника*. Из сети семенника в придаток семенника направляется около двух десятков слабо извивающихся *выносящих канальцев*. Сливаясь один с другим, они формируют проток придатка, который переходит в семявыносящий проток. Прямые

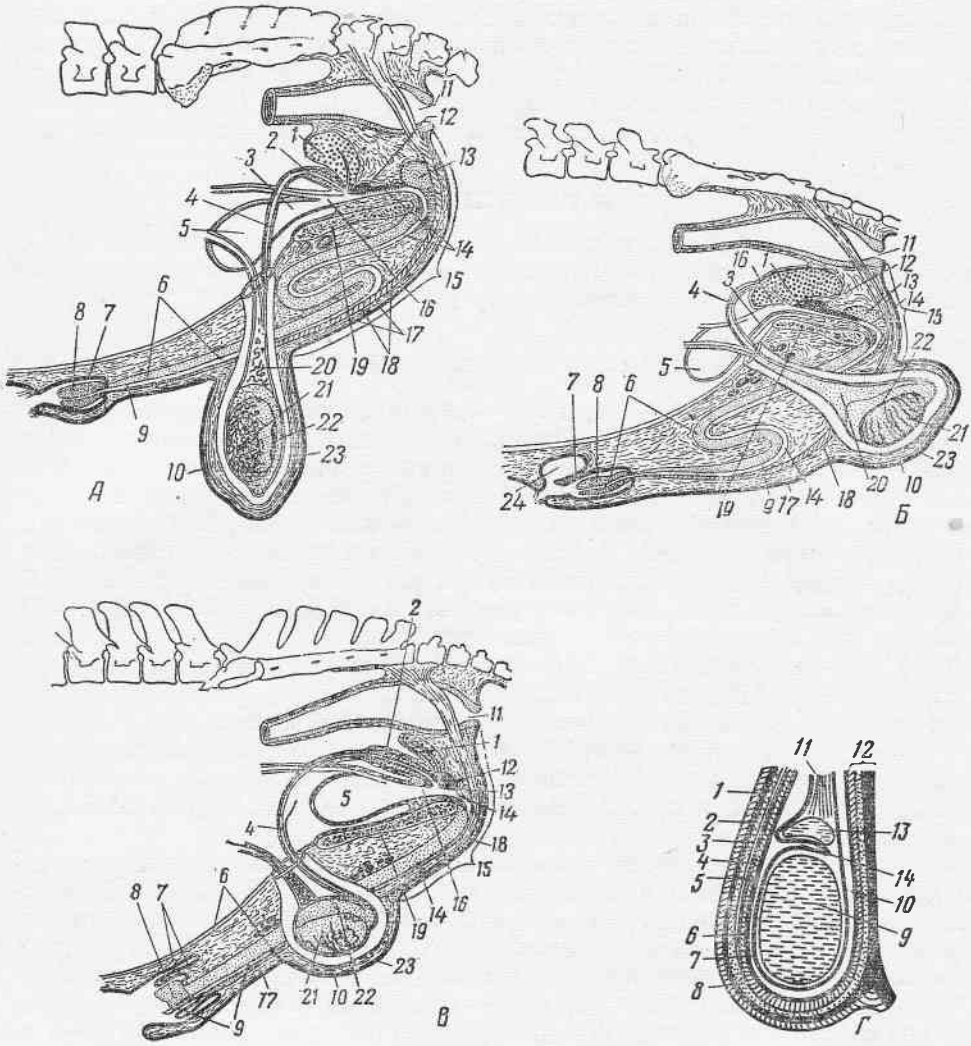


Рис. 248. Схема системы органов размножения самца:

А — быка; *Б* — хряка; *В* — жеребца; *1* — пузырьковидные железы; *2* — железистая часть семяпровода; *3* — шейка мочевого пузыря; *4* — семяпровод; *5* — мочевой пузырь; *6* — пенис; *7* — препуций; *8* — головка пениса; *9* — мочеполовой канал; *10* — кожа мошонки; *11* — анальное отверстие; *12* — предстательная железа; *13* — луковичная железа; *14* — мочеполовой канал; *15* — промежность; *16* — мочеиспускательный канал; *17* — кожа пениса; *18* — мышца, оттягивающая пенис; *19* — дно тазовой полости; *20* — семенной канатик; *21* — семенник; *22* — проток придатка семенника; *23* — мошонка; *24* — дивертикул препуция (у хряка и борова); *Г* — сегментальный разрез семенникового мешка жеребца (схема); *1* — кожа мошонки; *2* — мышечно-эластическая оболочка; *3* — рыхлая соединительная ткань; *4* — наружный подниматель семенника; *5* — фиброзный и *6* — серозный листки общей влагалищной оболочки; *7* — специальная влагалищная оболочка; *8* — мошонка; *9* — семенник; *10* — влагалищная полость; *11* — семенной канатик; *12* — перегородка мошонки; *13* — придаток семенника; *14* — синус придатка семенника.

канальцы, сеть семенника, выносящие канальцы семенника, проток придатка и семявыносящий проток являются путями выведения зрелых спермиев.

В стенке извитого семенного канальца происходит спермиогенез (см. стр. 54). Сама стенка состоит из спермиев разной степени зрелости, причем более молодые формы (сперматогонии) расположены дальше от просвета канальца, тогда как зрелые спермии лежат у самого просвета и даже вдаются в него. Между половыми клетками находятся *поддерживающие (сертолиевы) клетки*, обеспечивающие питание развивающихся спермиев. Они конической формы и находятся друг с другом в синцитиальной связи. Их расширенное основание, где помещается крупное светлое ядро, занимает наиболее периферическое положение в стенке канальца, длинные же центральные отростки сертолиевых клеток почти доходят до просвета канальца. В цитоплазме этих клеток находятся трофические включения (жиры, белки). Снаружи каналец покрыт тонкой собственной соединительнотканной оболочкой. Между канальцами в рыхлой соединительной ткани находятся интерстициальные клетки, их особенно много в период половой зрелости. Считают, что они вырабатывают половой гормон, определяющий вторичные половые признаки, а также обладают способностью к фагоцитозу.

Семяпровод — dúctus déferens (spermaticus) — (*4*) прямое продолжение канала придатка семенника в форме длинной узкой трубки. Дойдя в составе семенного канатика до брюшной стенки, он через паховой канал направляется в брюшную полость на дорсальную поверхность мочевого пузыря и открывается в мочеиспускательный канал, который с этого места называется *мочеполовым* (рис. 248—*9*). В части семяпровода, лежащей над мочевым пузырем, стенка утолщается, где развиваются особые железистые образования. Эта его часть называется *железистой частью* (ампулой) семяпровода (*2*).

Семенной канатик — funículus spermáticus (*20, Г—11*) — состоит из артерий и нервов, идущих к семеннику, вен и лимфатических сосудов, выходящих из семенника, объединенных соединительной тканью и покрытых снаружи специальной серозной оболочкой. Длина канатика у разных животных в зависимости от расположения семенников оказывается весьма различной. Проходит семенной канатик в паховом канале в виде сдавленного с боков конуса. Основание конуса прикреплено к семеннику и придатку семенника, а вершина доходит до внутреннего пахового кольца, где составляющие семенной канатик элементы — сосуды, нервы и серозная оболочка — расходятся в разные стороны. В складке серозной оболочки на медиальной поверхности семенного канатика располагается семяпровод.

Семенниковый мешок

Семенниковый мешок — saccus téstium (рис. 248—*Г*) — своеобразное выпячивание брюшной стенки или специальное преобразование бывшей когда-то подтазовой полости, являющейся продолжением брюшной полости в каудальном направлении и располагавшейся под лонными костями (В. В. Колесников). Поэтому в составе стенок семенникового мешка имеются все элементы брюшной стенки, а именно: серозная оболочка, фасции, мышечный пласт и кожа.

Серозная оболочка с фасциальным листком формирует *влагалищные оболочки* семенника (*5, 6, 7*); мышечный пласт составляет *наружный подниматель семенника* (*4*); поверхностная фасция, подкожный слой и

кожа семенникового мешка образуют *мошонку* (*1, 2*) — наружную часть семенникового мешка.

Семенники, опускаясь из поясничной области в подтазовую полость или в полость мошонки, увлекают за собой серозную оболочку, складывающуюся в два листка. Висцеральный листок ее, срастаясь с белочной оболочкой семенника и отдельно с оболочкой придатка семенника, составляет *специальную влагалищную оболочку* семенника и придатка (*7*), формируя при этом брыжейку семенника. Близ внутреннего пахового кольца висцеральный листок серозной оболочки переходит в париетальный листок ее. Париетальный листок, срастаясь с фиброзным листком (продолжение поперечной брюшной фасции), одевает вместе семенник и придаток семенника и называется *общей влагалищной оболочкой* (*5, 6*). Между висцеральным и париетальным листками остается влагалищная полость (*10*) с небольшим количеством серозной жидкости, что обеспечивает свободное движение семенника. Через влагалищный канал, расположенный в паховом канале, влагалищная полость сообщается с перитонеальной. Влагалищные оболочки являются выпячиванием серозных слоев брюшной стенки для каждого семенника с его придатком.

С латеральной стороны семенника в общую влагалищную оболочку его врастают мышечные пучки, формирующие *наружный поднематель семенника*. Снаружи он покрыт фасциальным листком, являющимся продолжением желтой брюшной фасции. За общей влагалищной оболочкой и мышечным слоем снаружи располагается значительный слой рыхлой соединительной ткани (*3*), позволяющей при кастрации закрытым способом свободно отделять мошонку от семенников, заключенных в общую влагалищную оболочку. Сохранение общей влагалищной оболочки оставляет закрытой влагалищную полость, предупреждает возможность выпадения внутренностей.

Мошонка — scrotum — состоит из двух сросшихся пластов: мышечно-эластической оболочки и кожи мошонки. *Мышечно-эластическая оболочка* (*2*) формируется из поверхностной фасции и подкожного слоя кожи. Она тесно соединяется с кожей мошонки. В ней имеется значительное количество гладких мышечных пучков и эластических волокон. Это позволяет ей временами быть расправленной, гладкой, временами сокращаться, формируя на коже мошонки складки. Образуя мешок для обоих семенников, мышечно-эластическая оболочка отдает от дна этого мешка к белой линии живота хорошо выраженный листок, называемый *перегородкой мошонки* (*12*). Последняя разделяет полость мошонки на две отдельные полости, в которых располагаются правый и левый семенники с их придатками, одетые влагалищными оболочками. *Кожа* мошонки (*1*) у большинства животных (кроме баранов и козлов) почти безволосая, цвет зависит от различной ее пигментации.

Расстояние от заднепроходного отверстия до мошонки, а у самок до половой щели называется *промежностью* (рис. 248—*15*). У *хряков* и *кобелей* мошонка находится недалеко от заднепроходного отверстия, и промежность у них очень короткая. Семенники в мошонке хряка располагаются косо: головной конец их направлен кранио-вентрально, а хвостовой — каудо-дорсально. Придаток семенника лежит на кранио-дорсальной поверхности семенника (*Б—22*). У жеребца мошонка находится между бедрами. Промежность у них больше, чем у хряка. Семенники лежат почти горизонтально. Головные концы семенников обращены краниально, хвостовые — каудально (*В—22*). Придатки расположены над семенниками. У самцов *рогатого скота* мошонка лежит краниальнее, чем у жеребца, и промежность очень большая. Семенники подвешены почти вертикально. Головной их конец

направлен дорсально, хвостовой — вентрально. Придаток семенника расположен на его каудальной поверхности (*А—22*). У всех животных семенники в мошонке лежат не на одном уровне. Левый семенник обычно опущен ниже правого, чем устраняется их ущемление.

Мочеполовой канал, половой член, препуций

Мочеполовой канал — canalis urogenitalis — (*А—14*) — состоит из двух частей. Одна из них находится в тазовой полости и называется тазовой частью, другая выходит за пределы тазовой полости, входит в половой член и называется половочленной частью.

В *тазовую часть* мочеполового канала открываются семяпроводы, добавочные половые железы, расположенные возле мочеполового канала. Секрет добавочных половых желез имеет различное значение. Его смесь с секретом желез семяпровода и спермиями составляет *сперму*. На границе тазовой и половочленной частей мочеполового канала находится кавернозное тело — *луковица мочеполового канала*, которая слабо развита у самцов свиньи и лошади и хорошо выражена у самцов рогатого скота (*13*).

Половочленная часть мочеполового канала располагается на вентральной стороне пениса. Конец мочеполового канала у самцов крупного рогатого скота и свиньи не выходит за пределы конца пениса, а у самцов мелкого рогатого скота он образует разной формы мочеполовой отросток (рис. 250). В половочленной части имеется *кавернозное тело*, особенно хорошо выраженное у жеребца. Оно составляет среднюю оболочку мочеполового канала. Остовом кавернозного тела является соединительная ткань со значительным количеством эластических и гладких мышечных волокон. В этом остове находится густое венозное сплетение с кавернами и сосудистым лабиринтом.

Внутренняя оболочка мочеполового канала — слизистая — покрыта переходным эпителием и собрана в складки. Наружная его оболочка состоит преимущественно из поперечнополосатой мышечной ткани, из которой формируются иногда хорошо выраженные мышцы.

Половой член — penis (рис. 249) — состоит из кавернозных тел пениса и мочеполового канала с его кавернозным слоем. Конец его скрыт в особом

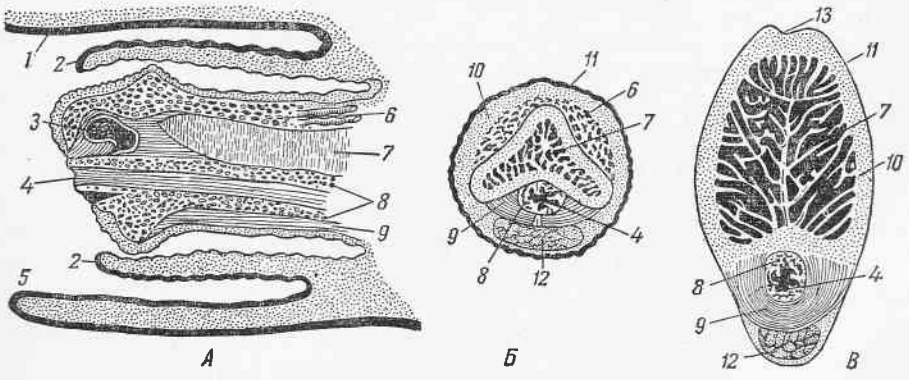


Рис. 249. Строение полового члена жеребца:

А — продольный разрез препуция и конца пениса; *Б* — поперечный разрез пениса ближе к его головке; *В* — разрез его недалеко от корня; *1* — листок препуция, переходящий в брюшную стенку; *2* — внутренний препуций; *3* — ямка головки; *4* — мочеполовой канал; *5* — наружный препуций; *6* — кавернозное тело головки полового члена; *7* — кавернозное тело полового члена; *8* — кавернозное тело мочеполового канала; *9* — продолжение луковично-кавернозной мышцы; *10* — белочная оболочка; *11* — кожный покров полового члена; *12* — ретрактор полового члена; *13* — сосудистый желоб.

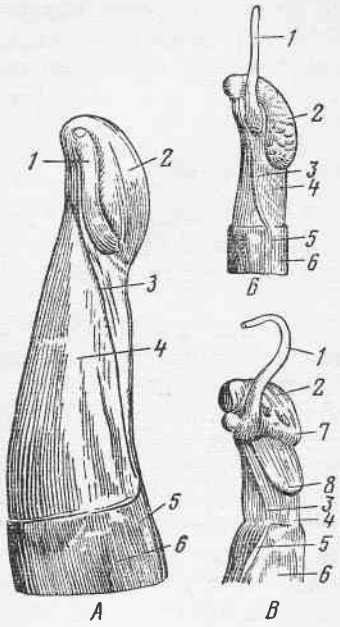


Рис. 250. Концевая часть полового члена:

А — быка; *Б* — козла; *В* — барана; *1* — отросток мочеполового канала на головке члена; *2* — колпачок головки; *3* — шов головки; *4* — шейка головки; *5* — шов препуция; *6* — препуциальный мешок; *7* — венчик головки; *8* — бугорок с левой стороны.

препуциальном мешке (*А*). В половом члене различают корень, тело и головку. *Корень пениса* образован двумя ножками, которые начинаются от седалищных бугров. Сливаясь, они образуют *тело пениса*. Остовом кавернозного тела полового члена является соединительнотканная *белочная оболочка* (*10*), составляющая его наружный слой, от нее внутрь пениса отходят многочисленные перегородки. В них формируются сообщающиеся между собой *ходы* и расширения — *каверны*, выстланные внутри эндотелием. Стенки каверн состоят из гладкой мышечной ткани и эластических волокон, что обеспечивает возможность изменения просвета каверн. Обильный приток крови к кавернозным образованиям и задержка ее там влекут за собой увеличение и напряжение полового члена — *эрекцию*. На пенисе, между двумя кавернозными ножками, образуются два желоба. В дорсальном желобе, менее выраженном, расположены нервы, артерии и вены пениса (*13*). В вентральном желобе, более глубоком, лежит половочленная часть мочеполового канала (*4*), покрытая луковично-кавернозной мышцей (*9*) и мышцей, оттягивающей пенис назад (*12*). Первая, сокращаясь, способствует выведению спермы при половом акте или моче при мочеиспускании, второй оттягивает пенис после эрекции в препуциальный мешок.

Пенис самцов *рогатого скота* имеет цилиндрическую форму, сравнительно небольшой диаметр, на конце заострен. В нем имеется S-образный изгиб, расправляющийся во время эрекции. У быка пенис достигает длины 100 см, у барана — 30—35 см. На конце пениса различают отросток мочеполового канала (рис. 250—*1*), шейку (*4*), головку и колпачок головки (*2*). Отверстие мочеполового канала в пенисе *быка* не выходит за пределы колпачка и расположено в спиралеобразном желобе головки. У барана и козла (*Б*, *В*) отверстие мочеполового канала (*1*) выходит далеко за пределы колпачка головки (*2*), располагаясь в отростке мочеполового канала. Белочная оболочка пениса самцов рогатого скота формирует в начальной половине его толстую *срединную перегородку*. Кавернозные тела у них развиты слабо. Поэтому объем пениса самцов рогатого скота при эрекции изменяется мало. Ретрактор пениса закрепляется на S-образно изогнутой части пениса.

Пенис *хряка* по строению сходен с пенисом быка. Он также S-образно изогнут, объем его невелик, отверстие мочеполового канала не выходит за пределы головки пениса. Головка пениса спиралеобразно закручена, что особенно заметно при эрекции. Длина пениса хряка достигает 45—50 см.

В пенисе самцов *лошади* хорошо развиты кавернозные тела, головка пениса на конце имеет утолщение, называемое *венчиком головки* и образовано кавернозным телом мочеполового канала (рис. 249—*8*). Венчик головки, как и весь пенис, при эрекции сильно увеличивается, диаметр его достигает 12—15 см. Мочеполовой канал открывается в ямке головки, которая

располагается на конце венчика головки и в которую выходит конец отростка мочеполового канала. Ретрактор пениса (рис. 248—*12*) тянется по всему пенису, от первых хвостовых позвонков и до головки пениса. Пенис *кобеля* имеет длинную головку. В краниальной ее части располагается кость пениса. В каудальной части головки находится хорошо выраженная луковица головки. В обеих частях пениса содержится кавернозная ткань.

Препуций — praepútium, или препуциальный мешок (рис. 248—*7*),— является кожной складкой, скрывающей конец пениса. Снаружи препуций одет кожей с волосами. Внутренняя его поверхность выстлана плоским многослойным эпителием. Длина препуция самцов крупного *рогатого скота* достигает 40 см, а диаметр его полости 3 см. Во внутреннем его листке встречаются трубчатые железы, в каудальной его части находятся лимфатические узелки. Отверстие препуция расположено немного каудальнее пупка и окружено длинными волосами. Препуций самцов рогатого скота имеет две парные — краниальную и каудальную — препуциальные мышцы, которые тянут начальную часть препуциального мешка вперед или назад.

Препуций *хряка* очень длинный и состоит из каудальной, более узкой, и краниальной, более широкой, частей. Отверстие препуция узкое и окружено жесткими волосами. Краниальная часть препуция широким отверстием (у взрослых самцов можно ввести в него два пальца) сообщается со слепым мешком — *дивертикулом препуция* (*24*), который иногда засоряется и заболевает, вследствие чего производитель может выйти из строя.

Длина дивертикула у взрослых самцов достигает 9 см, ширина 12 см, высота 6 см. У животных, кастрированных в раннем возрасте, величина дивертикула препуция бывает меньшей.

Препуций самцов *лошади* (рис. 249—*А*) двойной — *наружный* (*5*) и *внутренний препуций* (*2*), каждый из которых состоит из двух листков и имеет два — *наружное* и *внутреннее — препуциальных отверстия.* В глубоком листке наружного препуция и в поверхностном листке внутреннего препуция находятся сальные железы. Во время эрекции внутренний препуций расправляется, допуская значительное удлинение пениса.

У *кобеля* внутренние листки препуция желез не имеют.

Добавочные половые железы

В тазовую часть мочеполового канала открываются добавочные половые железы: пузырьковидные, предстательная и луковичные.

Пузырьковидные железы — glándulae vesiculáres у самцов *рогатого скота* компактные дольчатого строения (рис. 248—*А—1*). Остов их — толстая фиброзная капсула, от которой отходит внутрь железы ряд трабекул, разделяющих ее на дольки. В капсуле расположены многочисленные гладкие мышечные волокна, которые, сокращаясь, обеспечивают выведение секрета желез. Пузырьковидные железы *быка* значительных размеров, достигают 12 см в длину и 5 см в ширину. Располагаются они параллельно семяпроводам в области шейки мочевого пузыря. Протоки их открываются в мочеполовой канал вместе с семяпроводами. У *хряка* железы также компактные и дольчатые (*Б—1*). Размеры желез больше, чем у самцов рогатого скота. Их длина достигает 15 см. Располагаются железы возле шейки мочевого пузыря. Протоки их открываются в мочеполовой канал, иногда перед впадением соединяясь в один проток. Железы самцов *лошади* (*В—1*) имеют хорошо выраженную полость и похожи на пузырьки грушевидной формы длиной 12—15 см. Поверхность их гладкая, стенка состоит из трех оболочек, внутренней — слизистой, средней — мышечной и наружной — соеди-

нительнотканной. Секреторным является призматический эпителий, покрывающий многочисленные складки слизистой оболочки. Секрет пузырьковидных желез быстро свертывается. Это свойство расценивается как приспособление к образованию влагалищной пробки, препятствующей обратному выливанию спермы из половых путей самки. Протоки пузырьковидных желез открываются в мочеполовой канал или вместе с семяпроводом (семяизвергательный канал), или самостоятельно. У *кобеля* пузырьковидные железы отсутствуют.

Предстательная железа — glándula prostáta (*А—12*) — у самцов *крупного рогатого скота* и *свиньи* состоит из слабо выраженного тела и рассеянной части. *Тело* ее переброшено поперек шейки мочевого пузыря и мочеполового канала, а *рассеянная часть* простирается вдоль тазовой части мочеполового канала, окружая его слизистую оболочку. *Протоки* железы открываются в мочеполовой канал многими отверстиями, расположенными в несколько рядов по длине канала. Секрет железы, возможно, стимулирует движение спермиев и нейтрализует кислую среду влагалища. У самцов *мелкого рогатого скота* тело предстательной железы отсутствует. Железа у самцов *лошади* имеет правую и левую доли и связывающий их перешеек (*В—12*). Лежит она на шейке мочевого пузыря и открывается в мочеполовой канал небольшим отверстием. У *кобеля* железа относительно велика. Располагается она у краниального края лонных костей.

Луковичные железы — glándulae bulbósae (*А—13*) — расположены на конце тазовой части мочеполового канала. У самцов *крупного рогатого скота* каждая железа имеет размер крупного грецкого ореха. Открываются они одним протоком в дорсальную стенку мочеполового канала. У *хряка* железы цилиндрической формы и у хряка достигают 12 см. Каждая железа открывается в мочеполовой канал одним протоком в области седалищной дуги.

У самцов *лошади* железы длиной около 4 см, прикрыты луковично-кавернозной мышцей и открываются в мочеполовой канал пятью — восемью протоками каждая. У *кобеля* луковичных желез нет. Функция секрета луковичных желез не выяснена и, вероятно, видоспецифична. Возможно, он защищает спермий от остатков мочи в мочеиспускательном канале.

Добавочные половые железы у животных, кастрированных в раннем возрасте, меньших размеров.

ОРГАНЫ РАЗМНОЖЕНИЯ САМОК

К органам размножения самок принадлежат: яичники, яйцеводы, матка, влагалище, мочеполовое преддверие с их пристенными железами и наружные половые органы (рис. 251). Яйцеклетка из яичника попадает в яйцевод, где происходит ее оплодотворение. Из яйцевода оплодотворенная яйцеклетка — зигота передвигается в рога матки. Здесь она задерживается и развивается до полного формирования плода. Бывают отдельные случаи, когда оплодотворенная яйцеклетка останавливается в яйцеводе, продолжая в нем свое развитие. Это называется *внематочной беременностью.* Развившийся плод выходит наружу через влагалище и мочеполовое преддверие. На границе влагалища с мочеполовым преддверием расположена девственная плева.

Яичники, яйцеводы

Яичники — ovaria (*2*) — парные органы, у разных животных различной величины и формы. У *коровы* (*А*) и *собаки* они гладкие, небольшие, эллипсоидной формы. У *свиньи* (*В*) яичники более длинные (до 5 см), бугрис-

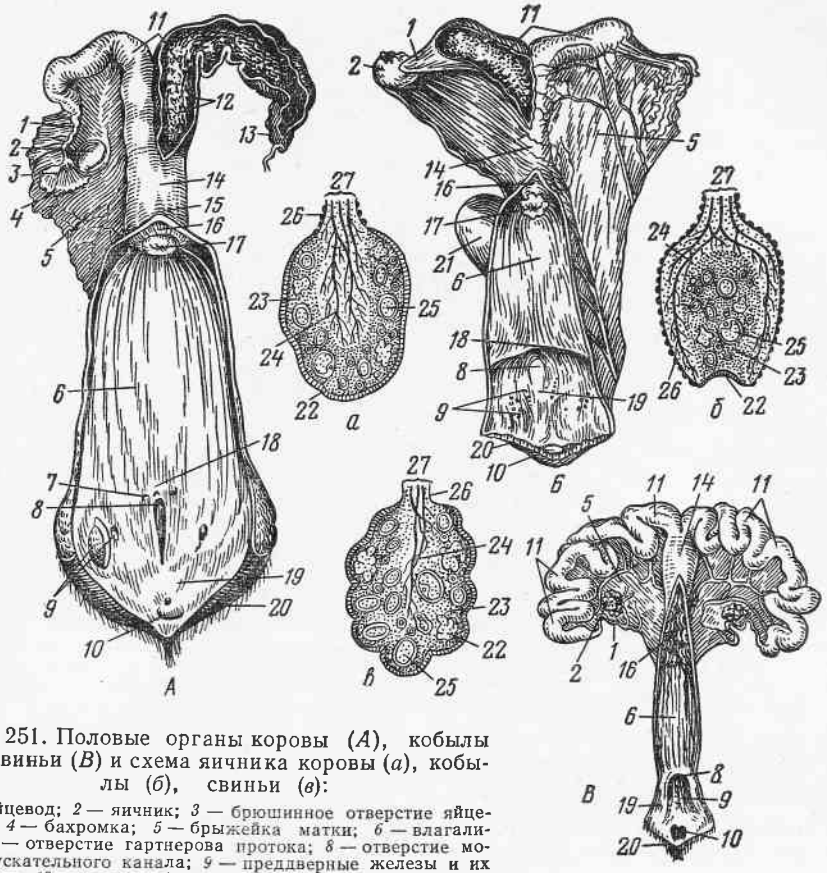


Рис. 251. Половые органы коровы (*А*), кобылы (*Б*), свиньи (*В*) и схема яичника коровы (*а*), кобылы (*б*), свиньи (*в*):

1 — яйцевод; *2* — яичник; *3* — брюшинное отверстие яйцевода; *4* — бахромка; *5* — брыжейка матки; *6* — влагалище; *7* — отверстие гартнерова протока; *8* — отверстие мочеиспускательного канала; *9* — преддверные железы и их протоки; *10* — клитор; *11* — невскрытый и вскрытый рога матки; *12* — карункулы; *13* — маточное отверстие яйцевода; *14* — тело матки; *15* — маточная порция шейки матки; *16* — ее влагалищная порция; *17* — влагалищное отверстие шейки матки; *18* — девственная плева и ее рудимент; *19* — мочеполовое преддверие (синус); *20* — половые губы; *21* — мочевой пузырь; *22* — поверхностный эпителий; *23* — корковое вещество; *24* — мозговое вещество; *25* — фолликулы; *26* — серозная оболочка; *27* — ворота яичника.

тые, похожи на тутовую ягоду или ежевику. Яичники *кобылы* (*Б*) еще более длинные (до 8 см), гладкие, бобовидной формы. Яичники кобылы покрыты, как и другие компактные органы, серозной оболочкой (висцеральным ее листком). На вдавлении вентро-латерального края яичника, называемом овуляционной ямкой, эпителий серозной оболочки становится зачатковым. Серозная оболочка оставляет орган и образует брыжейку яичника, на которой он подвешен. У коров, свиней и собак зачатковым эпителием покрыт почти весь яичник, который на его крае переходит в целомический эпителий брыжейки яичника. Выход половых клеток у коровы и свиньи происходит поэтому почти по всей поверхности яичника, а у кобыл — только в области овуляционной ямки. У крупного рогатого скота и овец правый яичник, как правило, тяжелее левого, а у свиней и лошадей наоборот. На величине половой железы, по-видимому, сказывается развитие у рогатого скота рубца, у лошади — головка слепой кишки, а у свиней — основания конуса толстой кишки.

Гистологическое строение яичника. Снаружи яичник покрыт серозной оболочкой, эпителий которой хорошо развит и называется *поверхностным*

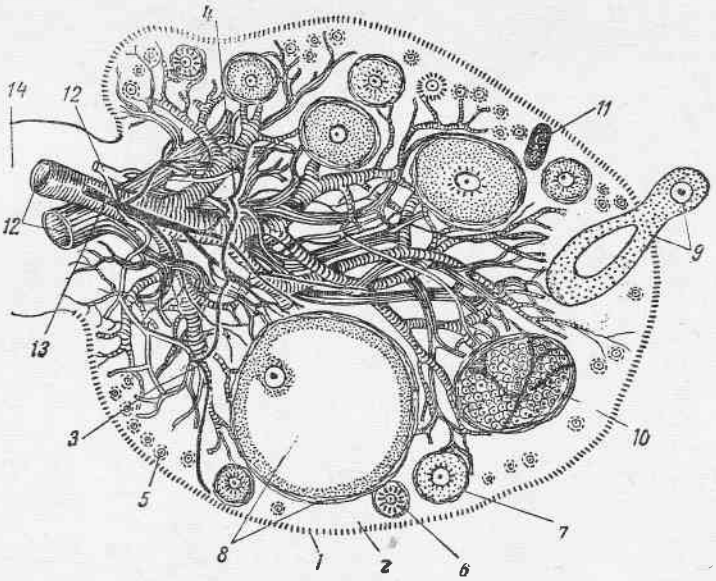


Рис. 252. Яичник половозрелой самки млекопитающего в разрезе:
1 — поверхностный эпителий; *2* — белочная оболочка; *3* — корковое вещество; *4* — мозговое вещество; *5* — первичные фолликулы; *6, 7* — растущие яичниковые фолликулы; *8* — пузырчатый яичниковый фолликул; *9* — овуляция; *10* — желтое тело; *11* — рассасывающееся тело; *12* — кровеносные и лимфатические сосуды; *13* — нервы; *14* — ворота яичника.

(рис. 252—*1*). Под серозной находится *белочная капсула* из плотной соединительной ткани. Масса яичника делится на фолликулярную и сосудистую зоны. Первая у крупного рогатого скота, свиней и собак располагается снаружи, а вторая внутри яичника. У лошадей их соотношение обратное. Основу того и другого образует рыхлая соединительная, а также ретикулярная ткань. В фолликулярной зоне яичника половозрелой самки находятся фолликулы, где проходят стадию роста половые клетки — ооциты (см. оогенез). По мере роста изменяются строение, размер и положение фолликулов. В поверхностном слое коркового вещества расположены мелкие, но очень многочисленные первичные фолликулы, у коров и овец они более или менее равномерно рассеяны под поверхностным эпителием, а у хищных образуют группы разной величины. У молодой коровы в одном яичнике около 50 000 первичных фолликулов. Часть из них превращается в более крупные фолликулы, которые лежат несколько глубже. Развиваясь дальше, первичные фолликулы превращаются во вторичные. Они еще крупнее и занимают более глубокие слои коркового вещества. Наконец, пузырчатый фолликул занимает не только всю толщину коркового вещества, но и выступает на поверхности яичника в виде заметной невооруженным глазом бугристости. Фолликулы состоят из ооцита I порядка, фолликулярных клеток и соединительнотканной оболочки (тека). Фолликулярные клетки играют трофическую роль в отношении ооцита I порядка и вырабатывают эстроген (фолликулин) — половой гормон, вызывающий течку.

Развитие фолликулов регулируется фолликулостимулирующим, а выработка эстрогена лютеинизирующим гормоном гипофиза.

В зрелом пузырчатом фолликуле под влиянием нервных импульсов происходит расширение кровеносных сосудов теки. Это приводит к повышению давления внутри пузырька, и стенка его разрывается. Вслед за этим

наступает овуляция — выход ооцита I порядка вместе с жидкостью из пузырька в яйцевод.

Преобразование пузырчатого фолликула сопровождается у животных комплексом физиологических явлений, которые называются *течкой*. Во время течки набухают слизистые оболочки половых органов, наблюдается истечение слизи из них, самка беспокоится и охотно подпускает к себе самца.

В конце течки происходит обычно овуляция. У некоторых млекопитающих (например, у кроликов), овуляция происходит после покрытия самки. После разрыва фолликула и выхода из него ооцита I порядка полость фолликула заполняется кровью. Постепенно кровяной сгусток прорастает размножающимися фолликулярными клетками. Они многоугольной формы и в цитоплазме содержат желтый пигмент — лютеин, поэтому все образование называют *желтым телом*.

Лютеина нет у свиньи и овцы. Между группами лютеиновых клеток врастает радиальными тяжами соединительная ткань с сосудами и нервами. Так образуется желтое тело, имеющее вид компактного дольчатого образования. Оно является железой внутренней секреции и вырабатывает гормон прогестерон. В случае беременности желтое тело сохраняется долго. В противном случае клетки его гибнут, и образуется соединительнотканный рубец — беловатое тело.

Часть фолликулов, не достигая окончательной зрелости, погибает.

До пузырчатого фолликула развиваются не все примордиальные фолликулы. Часть их, начав развитие, в силу каких-то причин не заканчивает его и погибает. Одной из этих причин, по-видимому, является кормление. Остатки их называются атретическими телами. В них ооцит I порядка, а частично и фолликулярные клетки редуцированы, а соединительнотканная оболочка и интерстициальные клетки достигают сильного развития. По-видимому, в атретических телах вырабатывается упомянутый выше эстроген.

В мозговом веществе яичника находятся крупные сосуды, более мелкие ветви которых направляются в корковое вещество.

В соединительнотканной строме обеих зон яичника имеются островки и тяжи интерстициальных клеток, также продуцирующие эстроген.

Яйцевод — ovidúctus (маточная труба — tuba uterina) (рис. 251—*1*) — парный орган, в форме длинной, узкой, извитой трубки с двумя отверстиями.

Начальное его широкое отверстие обращено в перитонеальную полость и называется брюшинным отверстием (*3*). Оно имеет неровные края — *бахрому яйцевода* (*4*) и ведет в постепенно суживающийся канал, образующий *воронку яйцевода*.

Противоположный конец яйцевода открывается в рог матки и называется *маточным отверстием*.

У коровы и свиньи яйцевод без резких границ переходит в узкий рог матки, у кобылы и собаки он входит в тупой конец рога матки. Яйцевод подвешен на брыжейке яйцевода, в которой он образует ряд извилин. Длина его у свиньи, кобылы и коровы составляет от 10 до 30 см. Параллельно с брыжейкой яичника расположена *специальная яичниковая связка*. Вместе они формируют *сумку яичника*. Стенка яйцевода состоит из слизистой, мышечной и серозной оболочек. Слизистая оболочка выстлана мерцательным эпителием.

Мышечная оболочка образована преимущественно кольцевыми мышечными пучками, сокращением которых яйцеклетка проталкивается в матку. Серозная оболочка переходит на яйцевод с яичника и с матки.

Матка

Матка — лат. úterus, греч. métra — сельскохозяйственных животных относится к типу двурогих. В двурогой матке различают рога, тело и шейку матки.

У коровы рога матки изогнуты в дорсальном направлении и похожи на рога барана (рис. 253—*10*). Тело матки (рис. 251—*А—14*) сравнительно короткое. Длина его снаружи достигает 10—15 см, однако внутри оно на большом протяжении делится перегородкой пополам так, что длина полости тела матки равняется только 5—6 см. Шейка матки (*16*) сравнительно длинная (до 11 см), толстостенная, имеет маточную и влагалищную порции и отверстия в них (*17*). Слизистая оболочка в ней образует продольные складки, расположенные постепенно повышающимися уступами.

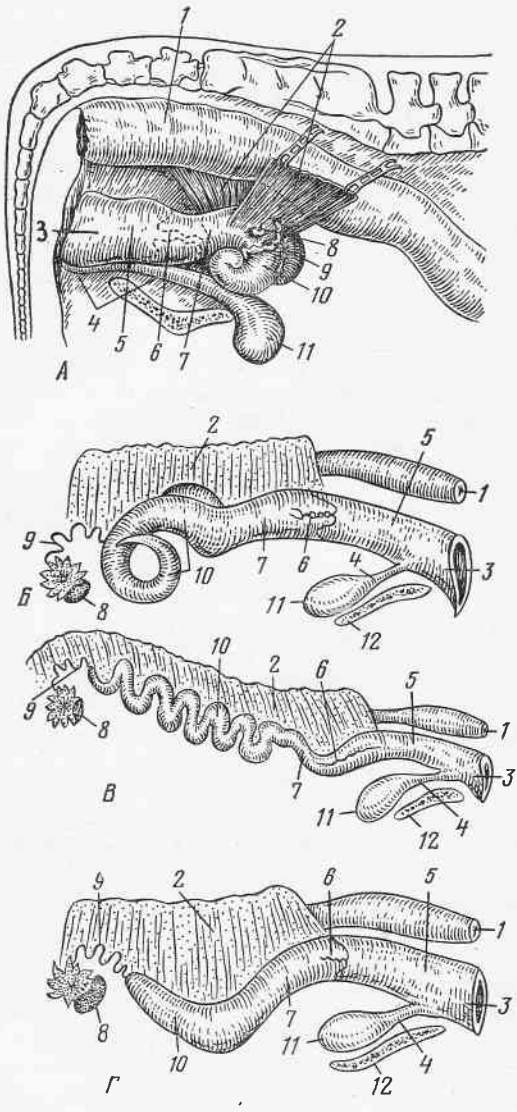


Рис. 253. Положение матки коровы (*А*, *Б*), свиньи (*В*), лошади (*Г*):

1 — прямая кишка; *2* — широкая маточная связка; *3* — мочеполовое преддверие; *4* — мочеиспускательный канал; *5* — влагалище; *6* — шейка матки; *7* — тело матки; *8* — яичник; *9* — яйцевод; *10* — рог матки; *11* — мочевой пузырь.

У *свиньи* рога матки (*В—11*) очень длинные (до 2 м) и образуют ряд изгибов, напоминающих петли кишечника. Тело матки (*14*), наоборот, короткое (до 5 см). Шейка матки (*16*) длинная (до 18 см), однако не выступает во влагалище отдельной частью, как у других животных. Слизистая оболочка шейки матки образует ряд волнообразных складок, что заставляет быть очень осторожным при введении в шейку катетера или шприца, особенно при искусственном осеменении.

У *кобылы* рога матки (рис. 253—*Г—10*) изогнуты в вентральном направлении. Тело матки ее немного короче рогов (рис. 251—*Б—14*). Шейка матки толстостенная, имеет маточное и влагалищное отверстия. Влагалищное отверстие открывается в просвет влагалища. Слизистая оболочка образует продольные складки.

У *собаки* рога матки прямые и длинные. Шейка матки толстостенная, но короткая.

Связки матки. Матка подвешена на серозной оболочке, называемой *брыжейкой матки*

или *широкой маточной связкой* (рис. 253—*2*). На латеральной стороне широкой маточной связки расположена круглая маточная связка. Матка большей частью лежит в брюшной полости, частично в тазовой полости, между прямой кишкой (*1*) и мочевым пузырем (*11*). Поэтому беременность определяют прощупыванием матки или яичников через прямую кишку.

Гистологическое строение стенки матки. Матка — толстостенный полый орган, строение которого сильно изменяется в зависимости от функционального состояния полового аппарата. Стенка матки состоит из слизистой, мышечной и серозной оболочек.

Слизистая оболочка матки — endométrium (рис. 254—*I*). Эпителий ее у коровы и свиньи многослойный, у лошади и многих других животных однослойный призматический. Часть клеток последнего несет мерцательные реснички, движение которых направлено в сторону влагалища. Собственная пластинка слизистой сильно развита, и в ней находится много *маточных желез*. У одних животных они простые, неветвящиеся. У лошади, а особенно у свиньи и коровы это простые, ветвящиеся железы. Секреторный эпителий призматический, являющийся продолжением покровного эпителия слизистой. Секрет маточных желез — источник питания для зародыша в самом начале его развития.

Мышечный слой в слизистой оболочке отсутствует. У коровы слизистая оболочка несет выросты округлой формы, называемые *карункулами*. Во время беременности они разрастаются и, как шапочкой, накрываются котиледонами аллантохориона (*Б*), в результате чего образуется котиледонная плацента. Поэтому в области карункулов сильнее развиты кровеносные сосуды, обеспечивающие питание плода.

У овец карункулы в центре вдавлены. В слизистой матки имеются рецепторы (механо-, термо-, химиорецепторы), которые воспринимают импульсы, идущие от плода, и передают их матери.

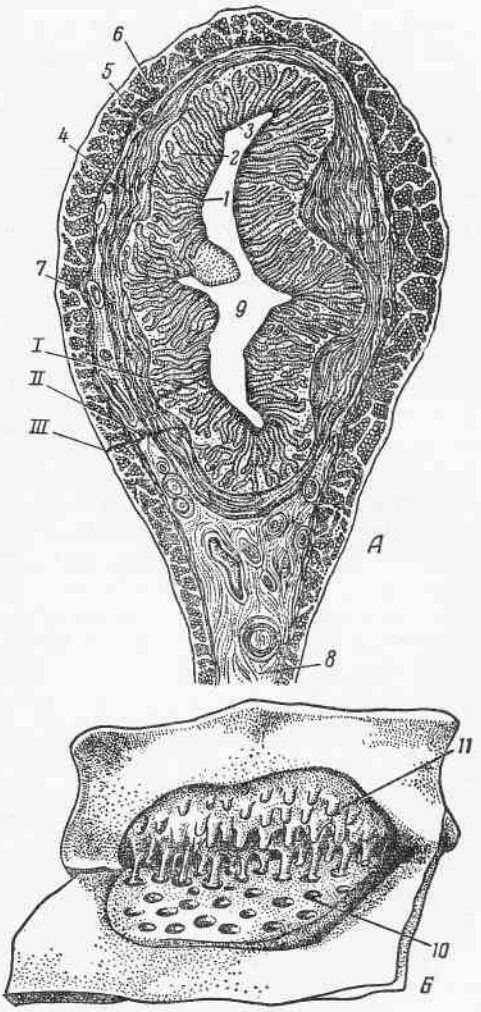


Рис. 254. Поперечный разрез маточного рога:

овцы (*А*) и соединение котиледона с карункулом беременной матки коровы (*Б*) *I* — слизистая оболочка; *II* — мышечная оболочка; *III* — серозная оболочка; *1* — эпителий слизистой оболочки; *2* — собственная пластинка слизистой оболочки; *3* — маточные железы; *4* — внутренний мышечный слой; *5* — сосудистый слой; *6* — наружный мышечный слой; *7* — кровеносные сосуды; *8* — широкая связка матки; *9* — просвет рога; *10* — отверстие на карункуле; *11* — сосочек на котиледоне.

С другой стороны, через матку плод получает импульсы от матери.

Мышечная оболочка матки — myométrium (*II—A*) — состоит из внутреннего слоя кольцевых и наружного слоя продольных мышечных пучков, разделенных между собой сосудистым слоем. Мышечные слои состоят из гладкой мышечной ткани с очень длинными мышечными клетками, нередко ветвящимися. Сосудистый слой состоит из соединительной ткани с большим количеством сосудов, приносящих питательные вещества и кислород плоду в период беременности. Во время течки и особенно при беременности стенка матки утолщается. В слизистой оболочке разрастаются маточные железы.

К концу беременности особенно сильно развивается мышечная оболочка. Развитие сосудистого слоя связано с непрерывно повышающейся потребностью плода в питании, а мышечных слоев — с необходимостью выталкивать плод во время родов.

Серозная оболочка матки — perimetrium (*A—III*) — наружная оболочка стенки и имеет такое же строение и значение, как и в других органах, расположенных в брюшной полости.

Влагалище, мочеполовое преддверие и наружные половые органы

Влагалище — vagina (рис. 251—*6*) — непарный орган. Длина его у коровы достигает 22—28 см, у свиньи — 10—12 см. Стенка влагалища состоит из слизистой оболочки, мышечного слоя и адвентиции. Краниальная часть его покрыта серозной оболочкой, переходящей с дорсальной стороны влагалища на прямую кишку, а с вентральной — на мочевой пузырь и брюшную стенку. Слизистая оболочка влагалища выстлана плоским многослойным эпителием.

Мочеполовое преддверие—vestibulum urogenitále, или мочеполовой синус — sinus urogenitális (рис. 251—*19*), — находится в тазовой полости под прямой кишкой. У коровы длина преддверия 10—14 см. У свиньи длина мочеполового преддверия 7—8 см. Стенка мочеполового преддверия у всех животных состоит из слизистой оболочки, мышечного слоя и адвентиции. Слизистая оболочка выстлана многослойным плоским эпителием. В ней находятся дорсальные (большие) и вентральные (малые) *преддверные железы* (*9*) и *кавернозный слой*.

В стенке мочеполового преддверия имеются также эластическая ткань, лимфоидные образования и поперечнополосатая мышечная ткань, формирующая мышцу — *сжиматель преддверия*. Задняя часть его является *сжимателем половой щели*.

Наружные половые органы самки — vúlva — представлены *половыми губами* (*20*), места соединения которых вверху и внизу называются *комиссурами*. Губы образуют вход в мочеполовое преддверие — *половую щель*.

Недалеко от заднего края мочеполового преддверия на дне вульвы находится гомолог кавернозного тела пениса, называемый *клитором* (*10*).

СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА, ИЛИ СИСТЕМА ОРГАНОВ КРОВО- И ЛИМФООБРАЩЕНИЯ

В сложном организме питательные вещества доставляются каждой клетке, а продукты ее жизнедеятельности удаляются по системе трубок. Система эта называется сосудистой и делится на систему органов кровообращения и систему органов лимфообращения.

СИСТЕМА ОРГАНОВ КРОВООБРАЩЕНИЯ

Система органов кровообращения состоит из центрального органа — сердца; кроветворных органов — селезенки, костного мозга и лимфатических узлов; кровеносных сосудов — артерий, вен и капилляров.

Сердце — основной орган сосудистой системы. Сокращаясь, сердце проталкивает кровь к периферии и обеспечивает путем присасывающего действия поступление в него крови. По *артериям* к клеткам организма доставляется преимущественно артериальная кровь, в которой в растворенном состоянии находятся все необходимые для жизнедеятельности организма питательные элементы и кислород. *Вены* в основном выносят из клеток продукты их жизнедеятельности. Таким образом, сосуды, несущие кровь от сердца к органам, называются артериями, а сосуды, несущие кровь от органов к сердцу, — венами. *Капилляры* имеют микроскопическую величину, расположены между артериями и венами и обеспечивают обмен веществ между клетками, неклеточными образованиями и кровью. Артериальная кровь, содержащая в себе все необходимые организму питательные вещества, отдает их клеткам и неклеточным структурам, а находящиеся в них в растворенном состоянии продукты их жизнедеятельности переходят в капилляры.

Капилляры по мере удаления от места внутритканевого обмена приобретают больший диаметр и становятся венами.

Система органов кровообращения имеет и другое значение. Кровь, кроме питательных элементов, разносит по организму особые вещества — инкреты, или гормоны, выделяемые железами внутренней секреции непосредственно в кровь. *Гормоны*, вырабатываемые организмом под воздействием нервной системы, регулируют деятельность отдельных органов животного. Эта регуляция называется *гуморальной* (húmor — жидкость), а единая, по существу, регуляция организма (нервная и гуморальная) называется *нейрогуморальной.*

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О РАЗВИТИИ СИСТЕМЫ ОРГАНОВ КРОВООБРАЩЕНИЯ

У одноклеточных и простейших многоклеточных организмов, живущих в водной среде, обмен веществ происходит непосредственно в каждой клетке, соприкасающейся с внешней средой. По-видимому, так было и с первичными живыми организмами. В дальнейшем большинство клеток усложненных организмов оказались расположенными глубоко в теле животного и лишились непосредственного соприкосновения с внешней средой. В таком случае необходимый каждой клетке питательный материал стал доставляться тканевой жидкостью по межклеточным ходам, куда выделились и продукты жизнедеятельности клеток. Никаких специальных органов, по которым двигалась тканевая жидкость, у них не было. В дальнейшем сформировалась система трубок, направляющих содержащуюся в них бесцветную жидкость — кровь — по определенному пути.

Предполагают, что примитивная замкнутая сосудистая система состояла вначале из одного *дорсального* и одного-двух *вентральных продольных* сосудов, сообщающихся между собой (рис. 255—*А*). В дальнейшем она значительно усложнилась за счет образования ряда *сегментальных сосудов* (*Б*), которые разделились впоследствии на *париетальные* и *висцеральные* сосуды. Таким образом, кровь стала двигаться не только в сагиттальной, но и в сегментальной плоскостях, вследствие чего улучшилось кровоснабжение организма. По существу, эта форма распределения сосудов осталась и у млекопитающих, но она прошла сложный путь в связи с изменением разных систем организма и его взаимоотношений с внешней средой.

Сосудистая система разделилась прежде всего на *артериальную* и *венозную части*, тесно связанные с возникновением жаберного типа дыхания. Помимо жаберных артерий (*В—6*), дорсальной (*1а*) и вентральной (*2а*) аорты, появились парные кардинальные — краниальные (*4*) и каудальные (*5*) — вены и непарная — подкишечная вена (*15*). Кардинальные вены сливаются в правую и левую общие кардинальные вены (про-

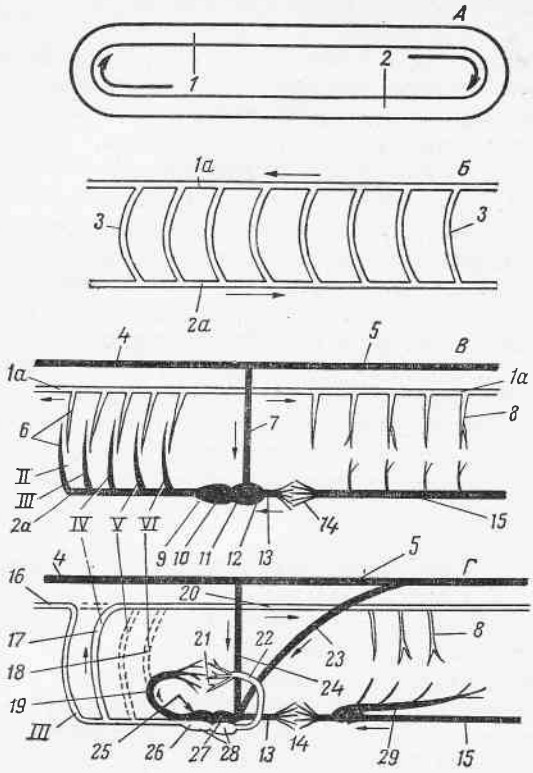


Рис. 255. Схема кровообращения исходная (*А*), у червя (*Б*), ланцетника и низшей рыбы (*В*), наземного животного (*Г*):

1 — дорсальный продольный сосуд; *1а* — спинная аорта; *2* — вентральный продольный сосуд; *2а* — брюшная аорта; *3* — сегментальные сосуды; *4* — краниальная и *5* — каудальная кардинальные вены; *6* — жаберные артерии, приносящие и выносящие; *7* — общая кардинальная вена; *8* — париетальные и висцеральные сегментальные артерии; *9* — артериальный конус; *10* — желудочек сердца; *11* — предсердие; *12* — венозный синус; *13* — печеночная вена; *14* — печеночные капилляры; *15* — подкишечная вена; *16* — сонная артерия; *17* — дуга аорты; *18* — ее анастомоз с легочной артерией; *19* — артериальная связка у взрослых животных; *20* — аорта; *21* — легкие; *22* — легочная вена; *23* — каудальная полая вена; *24* — краниальная полая вена; *25* — правый и *26* — левый желудочки; *27* — правое и *28* — левое предсердия; *29* — воротная вена печени; *II, III, IV, V, VI* — жаберные артерии.

токи Кювье) (*7*) и собирают кровь в основном со стенок тела. Подкишечная вена выносит кровь преимущественно из внутренностей. Появились густые сосудистые капилляры, возникли воротная и печеночная вены. Развилось сердце, обеспечивающее лучшее сдвижение крови в определенном направлении, а число жаберных артерий сократилось с шести до четырех пар.

Приспособление животных к наземной жизни сопровождалось развитием легких, заменой жаберного дыхания легочным, дальнейшим развитием сердца и кровеносных сосудов. Так, от VI парной жаберной артерии (*Г— VI*) отделились легочные артерии (*19*), доставляющие венозную кровь в легкие (*21*). Появились легочные вены (*22*), выносящие артериальную кровь из легких и доставляющие ее в сердце (*26*), и новый крупный венозный сосуд — каудальная полая вена (*23*), в связи с чем каудальные кардинальные вены уменьшились в диаметре и остались собирающими венозную кровь со стенок туловища.

Рептилии, птицы и млекопитающие в эмбриональном периоде имеют в зачаточном состоянии шесть пар жаберных артерий, из которых затем I, II и V пары вскоре редуцируются. Из III пары у них формируются сонные артерии (*16*), IV пара жаберных артерий у них превращается в дуги аорты (*17*) и испытывают дальнейшие изменения: у рептилий функционируют обе жаберные артерии IV пары (две дуги аорты), у птиц остается одна *правая* дуга, а у млекопитающих — только *левая* дуга аорты. VI пара жаберных артерий преобразуется в легочную артерию. Аортой и ее разветвлениями у млекопитающих формируется замкнутый *артериальный круг*, который дополняется рядом артериальных *продольных висцеральных дуг* (цв. табл. VII). Имеется еще целый ряд *сегментальных артериальных кругов* и анастомозов артерий.

В связи с сокращением количества крупных артериальных сосудов, увеличением их диаметра и наличием густых капиллярных сетей мощность пульсирующих образований оказывается недостаточной. Это возмещается появлением сердца, расположенного позади жаберного аппарата.

Сердце предков позвоночных вначале, по-видимому, было *двухкамерным*, и имело четыре отдела: венозный синус, предсердие, желудочек и артериальный конус (*9*), из которых главными пульсирующими частями являются *предсердие* и *желудочек*. Затем оно стало *трехкамерным* и, наконец, *четырехкамерным*. Сердце образовалось из задней части брюшной аорты. Оно помещается в особом серозном мешке — *околосердечной сумке*.

В эмбриогенезе млекопитающих органы кровообращения начинают формироваться в очень ранний период развития зародыша. Еще тогда, когда зародыш, не отделен от желточного пузыря, в шейной области из клеток мезенхимы между энтодермой и вис-

церальным листком спланхнотомов закладывается сердце. В дальнейшем оно перемещается в каудальном направлении и, наконец, останавливается в передней трети грудной полости. Вначале из мезенхимных клеток развиваются две отдельные трубки, которые соприкасаясь с висцеральными листками спланхнотомов, впячиваются в целóм (рис. 256). Затем с углублением туловищной складки трубки сближаются, срастаются, и из них образуется одна непарная *сердечная трубка*, которая в дальнейшем становится внутренним слоем сердца — *эндокардом* (*9*). Висцеральные листки спланхнотомов (*3*), прилежащие к сердечной трубке, превращаются в средний, самый мощный слой сердца — *миокард* (*8*) и в наружный серозный слой его — *эпикард* (*7*). Вентральная часть этих листков, находящихся между сердцем и брюшной стенкой зародыша, постепенно редуцируется, и сердце оказывается расположенным в особой околосердечной полости (*14*) и одетым околосердечной сумкой.

Вначале сердце в виде трубки лежит вдоль оси тела зародыша. Диаметр трубки неодинаков. Ее задний конец, куда вливаются передняя и задняя полые вены расширен и называется *венозным синусом*. Передний конец трубки, наоборот, узок и переходит в *артериальный ствол*, а затем в артериальные сосуды. Вскоре между венозным и артериальным отделами сердца образуется перетяжка с узким проходом, — *ушковым каналом*. Обгоняя в росте другие органы, сердечная трубка не укладывается в продольном положении и начинает образовывать изгибы. В результате артериальный отдел сердца смещается вниз, формируя в дальнейшем *желудочки*, а венозный отдел поднимается вверх, охватывая с боков артериальный конус, и представляет собой зачаток *предсердий*.

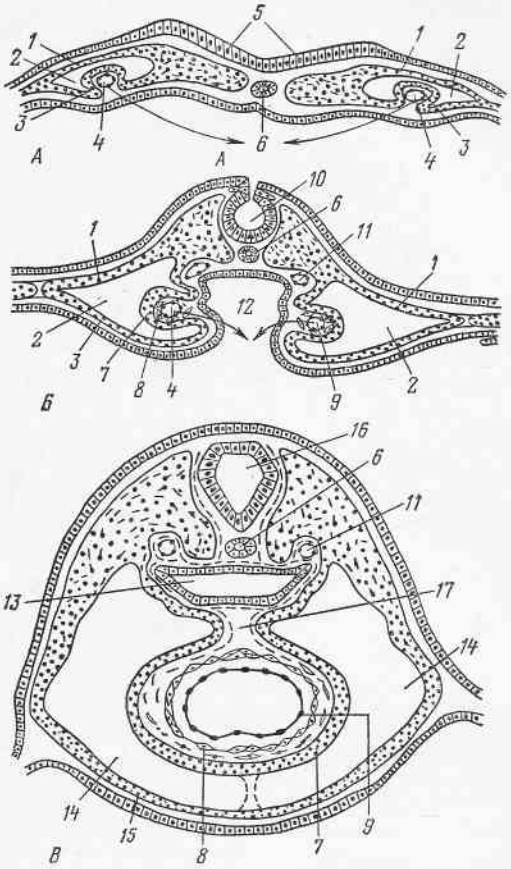


Рис. 256. Схема эмбрионального развития сердца:

А, Б, В — последовательные стадии; *1* — париетальный листок спланхнотома; *2* — полость тела; *3* — висцеральный листок спланхнотома; *4*—закладка сердца; *5* — нервная пластинка; *6* — хорда; *7* — эпикард; *8* — миокард; *9* — эндокард; *10* — нервный желобок; *11* — аорта; *12* — закладка головной кишки; *13* — головная кишка; *14* — полость сердечной сумки; *15* — париетальный листок перикарда; *16* — нервная трубка; *17* — дорсальная брыжейка.

Сформированные отделы сердца начинают делиться перегородками на правую в левую половины. Перегородки предсердия и желудочка растут навстречу друг другу и, сходясь в ушковом канале, делят его на правое и левое *атриовентрикулярные отверстия*. Однако вскоре в перегородке предсердия, в верхней ее части, появляется *овальное* отверстие, через него кровь из правого предсердия переходит в левое. Обратному ее движению препятствует клапан у вентрального края овального отверстия. В артериальном стволе образуется перегородка, которая делит его на *аорту*, несущую кровь из левого желудочка, и *легочную артерию*, выносящую венозную кровь из правого желудочка. Венозный синус включается в дальнейшем в состав предсердий, входящие в него передняя и задняя полые вены открываются в *правое предсердие*, а идущие от легких несколькими стволами легочные вены с артериальной кровью открываются соответствующим количеством отверстий в *левое предсердие*. Одновременно с этими изменениями в сердце грудная полость отделяется диафрагмой от брюшной, а *серозная полость* ее разделяется на две *плевральные* и *перикардиальную полости*. Такое деление серозной полости — результат смещения общих кардинальных вен по направлению к средостению (рис. 257).

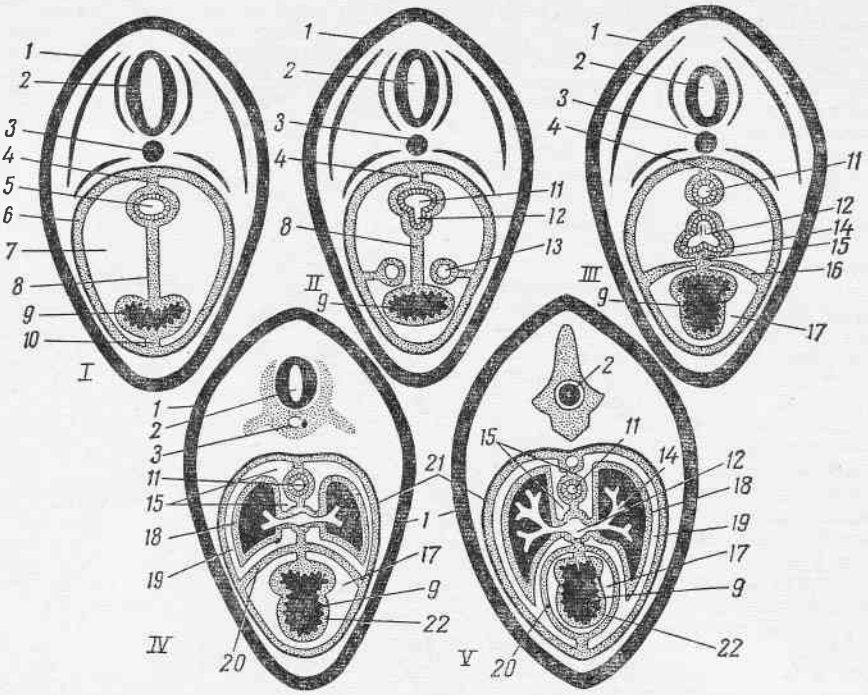


Рис. 257. Схема развития легких, сердца и формирование плевральных и перикардиальной полостей:

I, II, III, IV, V — последовательное развитие; *1* — стенка тела; *2* — нервная трубка; *3* — хорда; *4* — дорсальная брыжейка; *5* — передняя кишка; *6* — париетальный листок; *7* — серозная полость; *8* — вентральная брыжейка; *9* — сердце; *10* — связка сердечной сумки; *11* — пищевод; *12* — трахея; *13* — протоки общих кардинальных вен; *14* — легкие; *15* — средостение; *16* — закладка будущего перикарда; *17* — перикардиальная полость; *18* — легочная плевра; *19* — плевральная полость; *20* — сердечная сумка; *21* — реберная плевра; *22* — эпикард.

Сосуды млекопитающих в онтогенезе претерпевают следующие изменения. *Артериальный ствол*, выходя из сердца, делится на две *брюшные аорты*, переходящие на дорсальную сторону тела. Здесь они загибаются назад, становятся *дорсальными аортами* и идут по бокам хорды. С появлением мезентерия дорсальные аорты сближаются между собой, а затем срастаются в один общий ствол — *аорту*. Начинающие развиваться *жаберные артерии* соединяют между собой брюшные и спинные аорты.

У млекопитающих закладывается шесть пар жаберных артерий. *Первые две пары* вскоре редуцируются, а передние концы вентральных стволов аорты, направляясь к голове, превращаются в *наружные сонные артерии*. *Третья пара*, теряя связь с задней частью дорсальной аорты и направляясь вместе с ее передним концом вперед, становится внутренней сонной артерией (рис. 255—*16*). *Четвертая пара* у разных животных развивается неодинаково. Левая жаберная артерия образует дугу аорты (*17*) и переходит в дорсальную аорту; правая развивается слабее и превращается у одних животных в плечеголовную артерию, у других — в плечеголовной ствол, от которого отходит общий ствол сонных артерий. *Пятая пара* редуцируется. *Шестая пара* превращается в легочную артерию (*19*), а та ее часть, которая соединена с дорсальной аортой и функционирует в эмбриональный период, в послеутробный период запустевает и становится артериальной связкой (*18*). От дорсальной аорты отходят желточные, мезентериальные и почечные артерии. Конец аорты делится на две *пупочные артерии*, от начала которых отходят общие подвздошные артерии. Пупочные артерии у детеныша после рождения превращаются в пупочные связки мочевого пузыря.

У зародыша млекопитающих имеются *желточные* и *пупочные вены*, а также две передние (*4*) и две задние (*5*) кардинальные вены, вливающиеся в общие кардинальные вены своей стороны, которые открываются в венозный синус. Из желточных вен образуется *капиллярная венозная сеть печени* (*14*), а также *воротная вена печени* (*29*). В последнюю в дальнейшем входят вены со всего кишечника и левая пупочная вена (пра-

вая пупочная вена редуцируется). Левая пупочная вена после рождения животного обрывается, запустевает и превращается в круглую связку печени. Из печени кровь по печеночным венам (*13*) вливается в *заднюю полую вену* (*23*). Общие кардинальные вены в первые моменты их существования направляются к сердцу, располагаясь в строго сегментальной плоскости, и способствуют отделению плевральной полости от перикардиальной. Правая общая кардинальная вена (*7*), в которую вливается ряд венозных сосудов, получает название *краниальной полой вены* (*24*). Задние кардинальные вены в связи с развитием каудальной полой вены (*23*) теряют прежнее функциональное значение и превращаются в менее развитые *правую непарную и левую полупарную вены*. Во взрослом организме они становятся сосудами, собирающими венозную кровь со стенок грудной и брюшной полостей, и впадают в краниальную полую вену (цв. табл. VII—*и*). У крупного рогатого скота и свиньи сохраняется левая непарная вена, а у лошадей — правая.

СЕРДЦЕ. КРУГИ КРОВООБРАЩЕНИЯ

Сердце (лат. — cor, греч. — cardia) млекопитающих четырехкамерное (рис. 258), в форме конуса. Его широкое основание обращено кранио-дорсально и лежит посредине грудной клетки на уровне плечевого сустава между третьим — шестым ребрами. Острая верхушка сердца направлена назад, вниз и влево и расположена возле шестого ребра, немного не доходя до грудной кости и диафрагмы. Верхушка сердца, лежащая ближе к боковой стенке, более доступна для обследования.

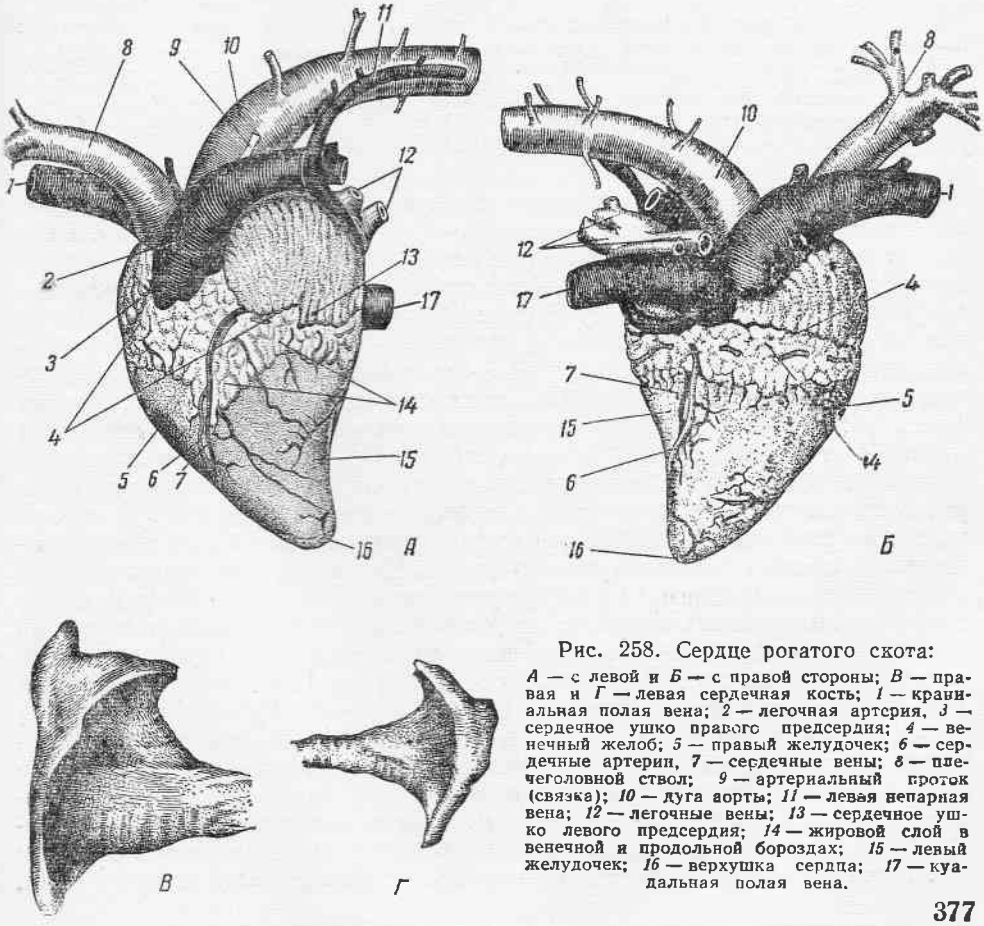


Рис. 258. Сердце рогатого скота:

А — с левой и *Б* — с правой стороны; *В* — правая и *Г* — левая сердечная кость; *1* — краниальная полая вена; *2* — легочная артерия, *3* — сердечное ушко правого предсердия; *4* — венечный желоб; *5* — правый желудочек; *6* — сердечные артерии, *7* — сердечные вены; *8* — плечеголовной ствол; *9* — артериальный проток (связка); *10* — дуга аорты; *11* — левая непарная вена; *12* — легочные вены; *13* — сердечное ушко левого предсердия; *14* — жировой слой в венечной и продольной бороздах; *15* — левый желудочек; *16* — верхушка сердца; *17* — куадальная полая вена.

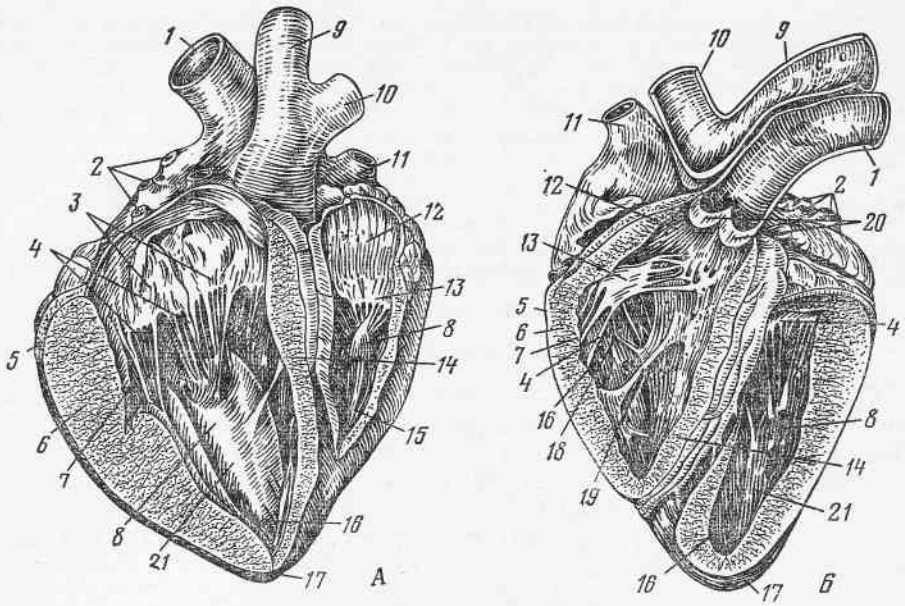


Рис. 259. Вскрытое сердце теленка с правой стороны (*А*), лошади с левой стороны (*Б*):
1 — легочная артерия; *2* — легочные вены; *3* — двухстворчатый клапан; *4* — сухожильные струны; *5* — эпикард; *6* — миокард; *7* — эндокард; *8* — сосочковые мышцы; *9* — дуга аорты; *10* — плечеголовной ствол; *11* — краниальная полая вена; *12* — правое предсердие; *13* — трехстворчатый клапан; *14* — сердечная (межжелудочковая) перегородка; *15* — правый желудочек; *16* — мышечные перекладины; *17* — верхушка сердца; *18* — атриовентрикулярное отверстие; *19* — поперечная мышца сердца; *20* — полулунный клапан; *21* — левый желудочек.

Двумя продольными бороздами снаружи и мышечной перегородкой внутри сердце делится на две половины — *правую* и *левую* (рис. 259). Каждая из этих половин поперечной, или венечной, бороздой (рис. 258—*4*) делится на два отдела: верхний — *предсердие* — atrium (*3*, *13*), нижний — *желудочек* — ventriculus (*5*, *15*). Стенка сердца состоит из трех слоев. Внутренний — *эндокард* (рис. 259—*7*), средний — *миокард* (*6*), наружный — *эпикард* (*5*). Наиболее мощный слой — миокард, особенно в левом желудочке, где он почти в 3 раза толще, чем в правом желудочке. Это связано с функцией: левый желудочек проталкивает кровь по всему организму, а правый — только до легких. Как предсердия, так и желудочки между собой не сообщаются. Предсердие с желудочком каждой стороны сообщаются через *атриовентрикулярное* (предсердожелудочковое) *отверстие* (*18*). В основе этих отверстий заложены фиброзные кольца, к которым прикреплены мышечные волокна предсердий и желудочков. Из желудочков кровь выходит в артерии через *артериальные отверстия*, в стенках которых также находятся фиброзные кольца. В фиброзном кольце стенки аортального отверстия у лошади располагаются два-три (иногда один) сердечных хряща, с возрастом они окостеневают. У рогатого скота в стенке аортального отверстия имеются две особые сердечные кости (рис. 258—*В*, *Г*).

На границе атриовентрикулярных отверстий расположены открывающиеся в сторону желудочков *клапаны*: *трехстворчатый* — в правой части (рис. 259—*13*), *двухстворчатый* — в левой (*3*). К свободным концам клапанов подходят *сухожильные струны* (*4*), противоположными концами прикрепляющиеся к выступающим на стенках желудочков *сосочковым мышцам* (*8*). При сокращении желудочков клапаны закрывают выход в предсердия,

ее позволяя в норме крови возвращаться назад. На границе артериальных отверстий находятся *полулунные клапаны* (*20*).

Стенки предсердий образуют выпячивания, называемые *сердечными ушками*. Их внутренняя поверхность имеет вид губки вследствие наличия гребешковых мышц. В полости желудочков гребешковым мышцам соответствуют *мышечные перекладины* (*16*).

В правое предсердие открываются одна против другой две вены — *краниальная полая вена* (*11*) и *каудальная полая вена*. На том месте, где сходятся полые вены своими отверстиями, расположен *межвенозный бугорок*. Он разделяет ток крови этих двух вен при поступлении в предсердие.

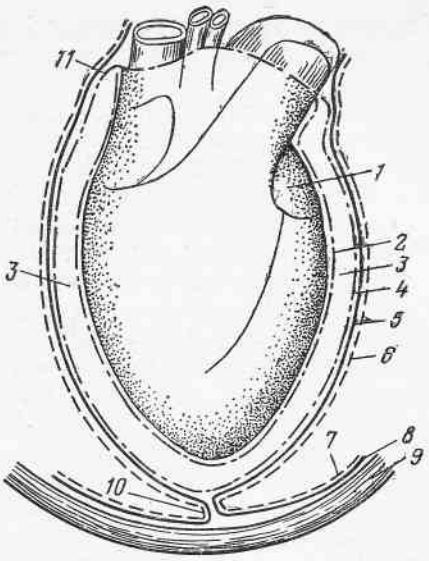


Рис. 260. Схема строения сердечной сорочки:

1 — миокард; *2* — эпикард; *3* — перикардиальная полость; *4* — париетальный листок перикарда; *5* — фиброзный листок перикарда; *6* — перикардиальная плевра; *7* — реберная плевра; *8* — внутригрудная фасция; *9* — стенка грудной полости; *10* — связки сердечной сорочки; *11* — место перехода эпикарда в париетальный листок.

В вентральной стенке устья задней полой вены в правое предсердие открывается третья — *большая сердечная вена*, собирающая кровь со стенок самого сердца. В левое предсердие несколькими крупными и мелкими отверстиями впадают *легочные вены* (*2*). По ним течет артериальная кровь, но называются эти сосуды венами вследствие принятой в анатомии условности называть венами сосуды, несущие кровь к сердцу, а артериями — сосуды, выносящие кровь из сердца, независимо от того, какая кровь по ним протекает — артериальная или венозная. Из правого желудочка (*15*) выходит *легочная артерия* (*1*) (кровь венозная), из левого (*21*) — *артерия аорта*, или просто аорта (*9*). В этих сосудах при выходе их из сердца располагаются *полулунные*, или *кармашковые*, *клапаны* (по три в основании каждого сосуда), не допускающие обратного тока крови из артерий в желудочки (*20*).

Сердце помещается в особом серозном мешке — перикарде (рис. 260).

П е р и к а р д состоит из двух листков — висцерального и париетального (*4*). Висцеральный листок вплотную прилежит к миокарду, с которым связывается посредством соединительной ткани, и называется *эпикардом* (*2*).

В области поперечных и продольных борозд сердца в соединительной ткани у хорошо кормящихся животных откладываются запасы жира. Особенно много его бывает у рогатого скота. Соприкасающиеся поверхности висцерального и париетального листков перикарда выстланы клетками, выделяющими серозную жидкость. Между серозными листками перикарда имеется *перикардиальная полость* (*3*). Стенки ее постоянно увлажнены серозной жидкостью, что обеспечивает лучшую подвижность сердца и уменьшает трение эпикарда о прилежащий к нему париетальный листок перикарда. Второй стороной париетальный листок перикарда прилежит к фиброзному листку (*5*) *внутригрудной фасции* (*8*), которая вклинивается между перикардом и средостенной плеврой, называемой здесь *перикардиальной плеврой* (*6*).

Сросшиеся вместе париетальный листок перикарда (*4*), фиброзный листок внутригрудной фасции (*5*) и перикардиальная плевра (*6*) образуют *сердечную сорочку*, или *сердечную сумку*.

Переходящий с грудной стенки на сердце фиброзный листок вместе с лежащей на нем плеврой формирует *связки сердечной сорочки* (*10*), которыми она прикрепляется у крупного рогатого скота, лошади к грудной кости, у свиней еще и к диафрагме, а у собак только к диафрагме.

Круги кровообращения. С головы, шеи и грудных конечностей венозная кровь, несущая продукты жизнедеятельности клеток, поступает в правое предсердие (рис. 261—*13*) по краниальной полой вене (*11*). В эту вену вливается и лимфа, содержащая в себе не только отработанные организмом вещества, но и жиры, проникающие в нее из кишечника. С остальной части тела животного венозная кровь с растворенными в ней продуктами жизнедеятельности клеток и питательными веществами, всосавшимися из кишечника (кроме жиров), поступает в правое предсердие по каудальной полой вене. Из правого предсердия при его сокращении венозная кровь переходит через атриовентрикулярное отверстие в правый желудочек. При сокращении желудочка кровь проталкивается в легочную артерию. Обратно в предсердие кровь возвратиться не может, так как этому препятствует трехстворчатый атриовентрикулярный клапан.

По легочной артерии венозная кровь поступает в легкие. Возвращению крови в желудочек при его расслаблении (диастоле) мешают три полулунных клапана в виде кармашков, открытых в сторону легких. При заполнении их кровью они плотно закрывают артериальное отверстие (рис. 259).

Легочная артерия, выйдя из сердца, делится на две ветви, идущие к каждому легкому. В дальнейшем эти ветви делятся на капилляры, которые оплетают конечные разветвления бронхов — альвеолы. В капиллярах происходит газообмен крови: отдача углекислого газа в альвеолы и обогащение крови кислородом (рис. 261). Из легких выходит уже артериальная кровь, содержащая наряду с отработанными организмом веществами (кро-

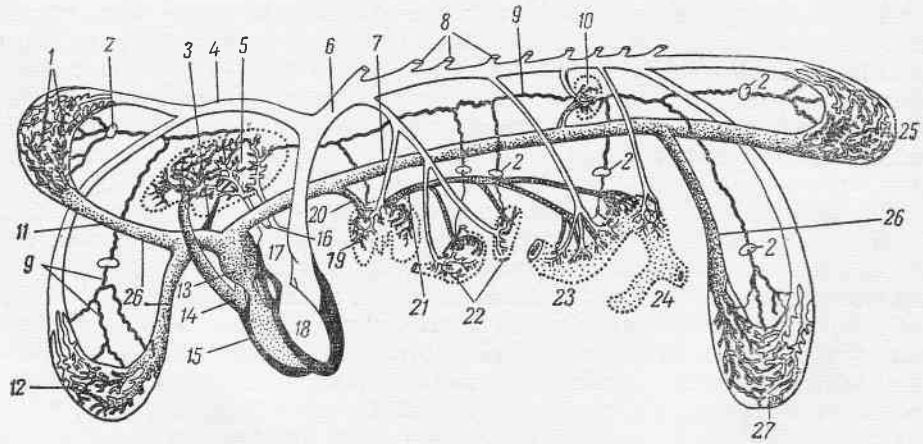


Рис. 261. Схема крово- и лимфообращения:

1 — капилляры головы; *2* — лимфатические узлы; *3* — грудной лимфатический проток; *4* — плечеголовной ствол; *5* — капилляры легкого; *6* — аорта; *7* — задняя полая вена; *8* — межреберные артерии; *9* — лимфатические сосуды; *10* — капилляры почки; *11* — передняя полая вена; *12* — капилляры передней конечности; *13* — правое предсердие; *14* — легочная артерия; *15* — правый желудочек; *16* — легочная вена; *17* — левое предсердие; *18* — левый желудочек; *19* — капилляры печени; *20* — печеночные вены; *21* — воротная вена; *22* — капилляры желудка; *23* — капилляры тонкого отдела кишечника; *24* — капилляры толстого отдела кишечника; *25* — капилляры таза; *26* — вены; *27* — капилляры задней конечности.

ме углекислого газа) все необходимые для жизни питательные элементы, всосавшиеся в кишечнике, и кислород, полученный из легких. Артериальная кровь из легких по легочным венам направляется в левое предсердие. Путь крови от правого желудочка через легкие до левого предсердия называется *малым* (дыхательным, окислительным, или легочным) *кругом кровообращения*. Из левого предсердия артериальная кровь переходит в левый желудочек, из левого желудочка — в аорту. Обратному току крови из левого желудочка в левое предсердие препятствует двухстворчатый атриовентрикулярный клапан, а обратному току крови из аорты в желудочек — три полулунных клапана, расположенных в устье аорты (рис. 259).

Из аорты кровь поступает в артерии, а из них — в капилляры и разносится по всем системам организма, ко всем его органам. Избыток углекислого газа и жидкие продукты жизнедеятельности клеток и живого неклеточного вещества выводятся из них по венам. Артериальная кровь с растворенными в ней отработанными продуктами жизнедеятельности клеток и межклеточного живого вещества по артериям поступает в почки, где эти продукты выделяются в мочевые пути и удаляются из организма. Путь крови от левого желудочка до правого предсердия через все системы организма называется *большим* (системным, или трофическим) *кругом кровообращения*.

Кровообращение у плода

В развитии кровеносных сосудов млекопитающих различают три системы: желточную, плацентарную и легочную. *Желточная* система кровообращения наиболее полно выражена у птиц и рептилий. У млекопитающих желточный круг кровообращения сильно редуцирован и появляется почти одновременно с плацентарным, к последнему переходит и кроветворная функция.

Зародыш млекопитающих (кроме однопроходных) в очень ранний период развития вступает в тесную связь с маткой посредством плаценты, через которую устанавливается *плацентарное кровообращение*. В плаценте возникает густая *сосудистая сеть*, от нее отходят *пупочные вены* (рис. 262—*21*), а от аорты к плаценте идут *пупочные артерии* (*14*). Затем правая пупочная вена исчезает и остается только левая. Пупочная вена и артерии входят и выходят из плода через пупочное отверстие, образуя вместе с урахусом пупок (пупочный канатик). В сосудах плаценты кровь обогащается всеми необходимыми для жизни веществами, через них происходит и удаление жидких и газообразных продуктов жизнедеятельности развивающегося зародыша, а затем и плода.

У плода из плаценты по пупочной вене артериальная кровь переходит в *воротную систему печени*. Отсюда по печеночной вене (*8*) она направляется в заднюю полую вену (*2*), которая несет венозную кровь от задней части туловища. В правом предсердии эта смешанная кровь не полностью сливается с венозной кровью, поступающей сюда из передней полой вены (*15*). Из правого предсердия большая часть смешанной крови через овальное окно поступает в левое предсердие (*4*), куда вливается и небольшое количество крови из легочных вен (*5*). Из левого предсердия смешанная кровь попадает в левый желудочек (*18*), из него по аорте (*7*) и отходящим от нее артериям доводится до каждой растущей части организма и до плаценты. Часть крови, поступившей в правое предсердие, переходит в правый желудочек, откуда большая часть ее по легочной артерии и артериальному протоку поступает в аорту, а не в легкие. Таким образом, по легочной артерии в легкие доставляется сравнительно небольшое количество крови.

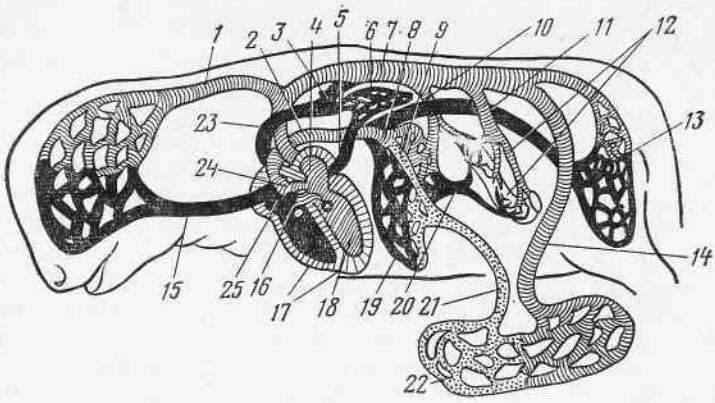


Рис. 262. Схема плацентарного кровообращения:

1 — плечеголовной ствол; *2* — каудальная полая вена; *3* — артериальный проток; *4* — левое предсердие; *5* — легочная вена; *6* — капилляры в легких; *7* — аорта; *8* — печеночная вена; *9* — венозный проток; *10* — чревная артерия; *11* — брыжеечная артерия; *12* — капиллярная сеть желудочно-кишечного тракта; *13* — капилляры тела; *14* — пупочная артерия; *15* — краниальная полая вена; *16* — овальное отверстие; *17* — правый желудочек; *18* — левый желудочек; *19* — капиллярная сеть в печени; *20* — воротная вена; *21* — пупочная вена; *22* — капиллярная сеть в плаценте; *23* — легочная артерия; *24* — межвенозный бугорок; *25* — правое предсердие.

У плода действует в полной мере большой круг кровообращения (но кровь смешанная), в который включается плацентарное кровообращение, и лишь в очень незначительной степени функционирует малый круг кровообращения, не имеющий еще того значения, которое он приобретает при легочном кровообращении у детеныша после рождения.

С рождением детеныша плацентарное кровообращение заменяется *легочным*. С разрывом пупочных сосудов и первым вдохом прекращается поступление крови из плаценты в пупочные вены, резко снижается давление крови в правом предсердии. Первый вдох сильно расширяет объем легких. В результате этого вся кровь из легочной артерии устремляется в легкие, минуя артериальный проток, а возвращаясь из легких большой массой по легочным венам, она повышает давление в левом предсердии при ослабленном давлении в правом предсердии. Это приводит к тому, что овальное отверстие закрывается клапаном, который затем прирастает к стенке предсердия.

Таким образом, устанавливаются два круга кровообращения — *системный* (большой), или трофический, и *легочной* (малый), или окислительный (дыхательный). Артериальный проток в дальнейшем запустевает и превращается в артериальную связку. Запустевают и пупочная вена, превращаясь в круглую связку печени, и дистальные участки пупочных артерий и урахуса, которые дают пузырно-пупочные связки.

Сосуды и нервы сердца

Сердце получает кровь из правой и левой *венечных*, или *коронарных, артерий* — a. a. coronáriae, которые отходят от оснований аорты в области полулунных клапанов. Венечные артерии идут сначала по венечным бороздам сердца, анастомозируют (сообщаются) между собой, а затем переходят в продольные борозды, разделяясь на ряд мелких ветвей, васкуляризирующих (снабжающих кровью) мускулатуру сердца. Венозная кровь с правого желудочка сердца собирается по *малым сердечным венам*, открывающимся в правое предсердие.

С других участков сердца венозная кровь идет по *средней* и по *большой сердечной вене*, впадающей в правое предсердие под *задней полой веной*.

Сердце иннервируется *симпатическими нервами* — n. n. acceleránte s, идущими от звездчатого узла, и *парасимпатическими нервами* — n. depréssor, отходящими от блуждающего нерва. Первые вызывают увеличение количества сокращений сердца, вторые — замедление его.

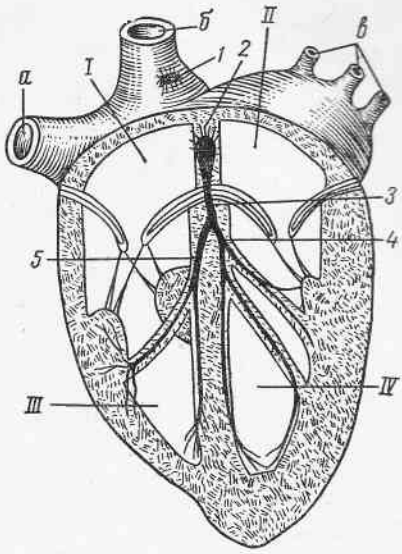


Рис. 263. Схема проводящей системы сердца:

I — правое и *II* — левое предсердия сердца; *III* — правый и *IV* — левый желудочки сердца; *1* — синоатриальный узел; *2* — атриовентрикулярный узел; *3* — атриовентрикулярный пучок; *4* — его левая и *5* — правая ножки; *а* — каудальная и *б* — краниальная полые вены; *в* — легочные вены.

Проводящая система сердца. Сердце работает ритмично. Сначала сокращаются оба предсердия, затем они расслабляются, а сокращаются оба желудочка (систола), потом расслабляются и желудочки (диастола) и наступает пауза. Ритмичность в работе сердца обеспечивается его проводящей системой, которая состоит из особых мышечных волокон и нервных элементов, составляющих часть общей нервной системы (Ф. А. Волынский, 1952). Мышечные волокна проводящей системы по сравнению с собственно мускулатурой сердца имеют более тонкие миофибриллы, меньшую поперечную исчерченность и бóльшую массу саркоплазмы, богатой гликогеном.

В состав проводящей системы сердца входят два узла (рис. 263) — синоатриальный (*1*) и атриовентрикулярный (*2*), атриовентрикулярный пучок (*3*) и его концевые разветвления, называемые волокнами Пуркине (*4*). *Синоатриальный узел*, макроскопически обнаруживаемый с трудом, располагается под эпикардом, между краниальной полой веной и правым сердечным ушком. Он связан с мускулатурой предсердий. *Атриовентрикулярный узел* находится в перегородке предсердий близ устья большой сердечной вены и связывает в работе предсердия и желудочки. Дистальным своим концом он переходит в *атриовентрикулярный пучок*. Последний имеет общую ножку (до 1 см длиной), которая делится на *правую* и *левую*. Обе эти ножки идут в межжелудочковой перегородке сердца, отдают в нее ряд ветвей и разветвляются в наружных стенках сердца, в которые проникают через поперечные мышцы.

СТРОЕНИЕ КРОВЕНОСНЫХ СОСУДОВ

Сосуды не только проводят кровь, но некоторые из них, сокращаясь, сообщают ей и поступательное движение. Кроме того, благодаря мышечным элементам в стенке сосудов просвет их может то увеличиваться, то уменьшаться, в результате чего регулируется приток питательных веществ и кислорода к органам и тканям. Клетки самого внутреннего слоя стенки сосудов — эндотелия способны к фагоцитозу, а в случае необходимости они могут превращаться в блуждающие элементы с фагоцитарными свойствами. Особенно важное значение имеют капилляры. Через их стенку осуществляется обмен

веществ между кровью и другими тканями организма. Кровеносные сосуды развиваются из мезенхимы.

Различают артерии эластического типа, артерии мышечного и переходного типов, переходящие через артериолы в артериальные капилляры. Из них кровь собирается в венозные капилляры, а из последних через венулы кровь направляется в вены.

Стенка крупных артерий и вен состоит из внутренней, средней и наружной оболочек. *Внутренняя оболочка* — túnica intima, в свою очередь, состоит из трех слоев: обращенного к просвету сосуда слоя эндотелия, подстилающего его подэндотелиального слоя и внутренней эластической мембраны, последняя в некоторых сосудах отсутствует. Эндотелий образован очень уплощенными клетками, которые имеют несколько бóльшую толщину в месте, где помещается ядро. Подэндотелиальный слой состоит из рыхлой соединительной ткани; в ней находятся камбиальные клетки (за их счет восстанавливается целостность эндотелия) и более или менее развитая сеть нежных эластических волокон. В некоторых сосудах эластические элементы на границе со средней оболочкой сгущаются или даже образуют окончатые эластические пластинки — внутренние эластические мембраны. Наибольшую изменчивость в сосудах разного типа обнаруживают два последних слоя внутренней оболочки. *Средняя оболочка* — túnica média — состоит из соединительной ткани с примесью гладких мышечных клеток. В зависимости от вида сосудов количественные соотношения компонентов соединительной ткани (главным образом эластических элементов и коллагеновых волокон) и мышечных клеток изменяются. *Наружная оболочка*, или *адвентиция* — túnica adventitia, образована рыхлой соединительной тканью. В ней находятся жировые отложения, кровеносные сосуды (vása vasórum), питающие стенку сосудов.

Артерии эластического типа расположены близ сердца. Кровь движется в них благодаря сердечному толчку. При сокращении сердца кровь под значительным давлением поступает в сосуды. Под напором крови стенки сосуда растягиваются. В следующий момент, когда желудочки сердца расслабляются и поступление крови в сосуды прекращается, стенки их при помощи эластических элементов возвращаются в первоначальное состояние.

Стенка артерий эластического типа отличается значительной толщиной. Во *внутренней оболочке* сильно развит подэндотелиальный слой. Внутренней эластической мембране соответствует густая сеть эластических волокон, тесно связанных с эластическими элементами средней оболочки. В результате слой эластических волокон внутренней оболочки нерезко очерчен. *Средняя оболочка* очень толстая. В ней сильно развиты эластические мембраны в виде окончатых пластин, которые образуют несколько десятков слоев. Благодаря эластическим мембранам сосуд легко расширяется и возвращается в исходное положение. Мышечных клеток относительно немного. *Наружная оболочка* сильно развита и содержит большое количество эластических волокон.

Артерии мышечного типа меньшего диаметра. Так как они расположены далеко от сердца, где сила сердечного толчка затухает, то кровь в них движется главным образом из-за сокращения (пульсации) стенок самих сосудов (периферическое сердце). В связи с этим в них сильно развита мышечная ткань. Во *внутренней оболочке* хорошо развита внутренняя эластическая мембрана и менее выражен подэндотелиальный слой. В *средней оболочке* преобладает мышечная ткань, а эластических мембран сравнительно мало. *Наружная оболочка* артерий мышечного типа почти ничем не отличается от наружной оболочки артерий эластического типа.

Артерии переходного типа располагаются между артериями эластического и мышечного типов. Ближе к сердцу у них больше, а дальше от сердца — меньше эластических элементов.

Вены имеют легко спадающиеся, более тонкие, чем у артерий, стенки. Во *внутренней оболочке* подэндотелиальный слой развит слабо. Внутренняя эластическая мембрана отсутствует. *Средняя оболочка* тонка, в ней мало эластических волокон и мышечных клеток, но более развиты коллагеновые волокна. *Наружная оболочка* вен отличается значительной толщиной. На внутренней поверхности большинства вен находятся клапаны в виде кармашков, которые не мешают продвижению крови к сердцу, но, заполнившись кровью, закрывают просвет сосуда и тем препятствуют обратному току крови. В венах кровь движется благодаря сокращению окружающих их мышц и присасывающему действию сердца, а клапаны направляют это движение в сторону сердца.

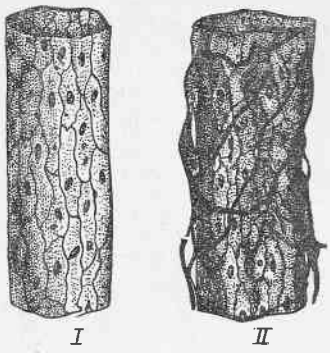


Рис. 264. Типы капилляров:

I — стенка состоит только из эндотелия; *II* — стенка состоит из эндотелия и слоя звездчатых миоэпителиальных клеток.

Капилляры. Между мельчайшими разветвлениями артерий и вен, которые называются артериолами и венулами, находятся волосные сосуды — капилляры, образующие густую сеть. Они пронизывают все органы. В капиллярах происходит обмен веществ между кровью и тканевыми элементами органа. Стенка капилляра поэтому очень тонка и отличается значительной проницаемостью. В некоторых капиллярах она состоит лишь из эндотелия, который несет микроворсинки, обращенные к просвету капилляра. В других капиллярах снаружи эндотелия располагается слой звездчатых клеток, по-видимому, обладающих сократимостью, и тонкий слой ретикулярной ткани (рис. 264).

ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАПРАВЛЕНИЯ И ВЕТВЛЕНИЯ КРОВЕНОСНЫХ СОСУДОВ

Магистральные сосуды. Кровеносные сосуды закладываются у зародыша в очень ранний период развития. Вначале все сосуды одинаковы и представляются в виде сложной сети соединяющихся между собой канальцев. С формированием сердца под влиянием его сокращений сосуды начинают перестраиваться — появляются сосуды разных диаметров. Основной ток крови направляется от сердца по более крупным артериям, которые становятся основными магистральными сосудами. Основные магистральные артериальные сосуды, направляясь от сердца кратчайшим путем к васкуляризуемым ими органам, развиваются в сторону наименьшего сопротивления. Поэтому они обычно расположены в желобке между мышцами и костями, на вогнутой стороне тела или на сгибательных поверхностях суставов.

Магистральные сосуды отдают многочисленные ветви в органы, мимо которых они проходят. Ветви эти тем толще, чем более значительны функции того или иного органа. Щитовидная железа, например, незначительных размеров, но, выполняя весьма важную роль в организме, она снабжается кровью по сосудам сравнительно большого диаметра. Выступающие части тела животного, такие, как ушная раковина, пальцы, получают питание обычно по двум сосудам, идущим по латеральной и медиальной их сторонам.

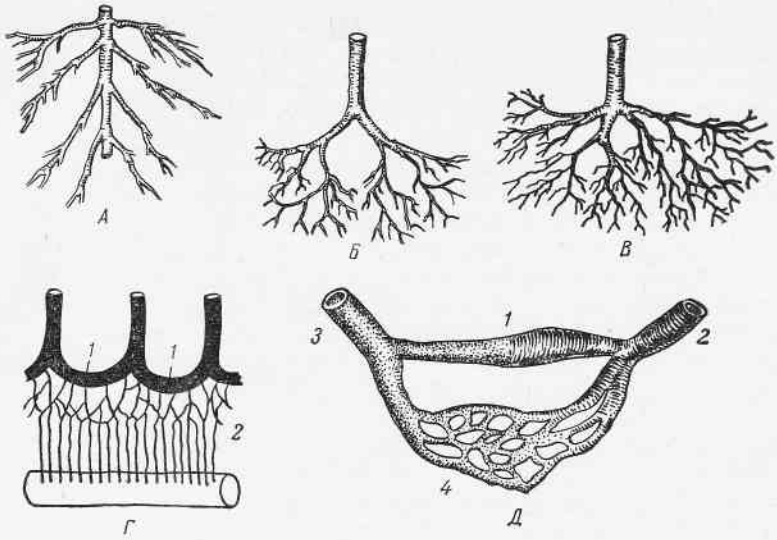


Рис. 265. Типы ветвления и типы анастомозов артерии:

А — магистральный тип ветвления; *Б* — дихотомический тип ветвления; *В* — рассыпной тип ветвления; *Г* — артерия средней кишки; *1* — артериальные дуги между артериями средней кишки; *2* — артериальная сеть; *Д* — артерио-венозный анастомоз; *1* — артерио-венозное соединение; *2* — артериола; *3* — венула; *4* — капиллярная сеть.

Это, очевидно, связано с усиленной теплоотдачей выступающих органов и обеспечивает поддержание в них определенной температуры в меняющейся внешней среде.

Коллатеральные сосуды, обходные сети, возвратные сосуды и углы отхождения артерий. Некоторые из артериальных ветвей, отходя от магистральных сосудов, в дальнейшем на значительном протяжении сопровождают их, располагаясь почти параллельно. Такие сосуды называют *коллатеральными*, то есть боковыми. Они могут возникать на протяжении всей жизни животного, что установлено экспериментальными работами В. Н. Тонкова, Д. М. Автократова и их учениками. Коллатеральные сосуды в большинстве случаев бывают длинными. Однако встречаются и короткие сосуды, располагающиеся преимущественно в местах, где ток крови испытывает различные сопротивления, например на вершинах углов суставов. Таких сосудов обычно бывает несколько, отходят они от разных артерий и формируют *обходные сети*, улучшающие кровоснабжение органов при давлении на них во время движения. Кровеносные сосуды отходят от магистральных под разными углами: сосуды, идущие к далеко лежащим органам, отходят под острым углом; идущие к близлежащим от магистральных сосудов органам чаще расположены под углом, близким к прямому. Встречаются и такие коллатерали, которые отходят от магистральных сосудов под тупыми углами, — *возвратные артерии*. Они принимают участие в формировании сосудистой сети, анастомозируя с сосудами, идущими к ним навстречу.

Типы ветвления артерий и их анастомозы. Различают три типа ветвления артерий. *Магистральный*, когда от магистрального сосуда артерии отходят последовательно в разные стороны (рис. 265—*А*). *Дихотомический*, когда основной артериальный ствол делится на две одинаковые по диаметру артериальные ветви. В этом случае кровь в них поступает равномерно (*Б*). *Рас-*

сыпной, когда обычно короткий основной артериальный ствол сразу делится на множество крупных и мелких ветвей (*В*).

Артерии часто сообщаются между собой очень мелкими сосудиками, называемыми анастомозами. Из анастомозов в некоторых случаях возникают новые коллатеральные сосуды. Анастомозы обеспечивают ускорение или замедление тока крови, выравнивают кровяное давление в концевых ветвях артерии. В венах также есть анастомозы. По форме анастомозы делят на несколько типов. *Широким соустьем* называют анастомоз крупного диаметра, соединяющий артерию, например аорту, с легочной артерией плода (артериальный проток). В некоторых случаях параллельно идущие артерии (например, в кишечнике) образуют *артериальные дуги*, от которых отходит множество мелких сосудов, формирующих *артериальную сеть* (*Г—1, 2*). Артериальный стволик, разделяющийся на большое количество мелких ветвей, вновь соединяющихся в артериальные сосуды, на мозге рогатого скота формирует *чудесную сеть*. Ветви анастомозов, идущих в разных плоскостях, образуют в головном мозге *сосудистые сплетения*. В организме животных встречаются анастомозы и между артериями и венами, называемые артериовенозными (*Д*). Ветви неанастомозирующих артерий — *концевые*. Закупорка концевых артерий ведет к выключению работы определенного участка органа, к атрофии его. Концевые сосуды имеют форму конуса, основание которого обращено к периферии. Они встречаются в легких, почках и других органах. Однако отсутствие анастомозов в некоторых органах в последнее время подвергается сомнению (А. И. Струков, М. Г. Привес).

Характер кровоснабжения различных органов в связи с различием в их форме и функции отличается большим разнообразием. Однако это разнообразие можно свести к некоторым общим типам (рис. 266).

ОСНОВНЫЕ АРТЕРИИ

Артерии ствола тела

Аорта — аóрта (рис. 267) — по выходе из левого желудочка сердца образует *дугу аорты*. Отдав в области полулунных клапанов **венечные, (коронарные) артерии** для самого сердца, аорта направляется к телам позвонков, затем поворачивает назад и продолжается до крестцового отдела (цв. табл. VII, рис. 267—*6*). На этом пути от аорты отходят сосуды к голове, шее, грудным конечностям, органам грудной полости и грудной клетки, к

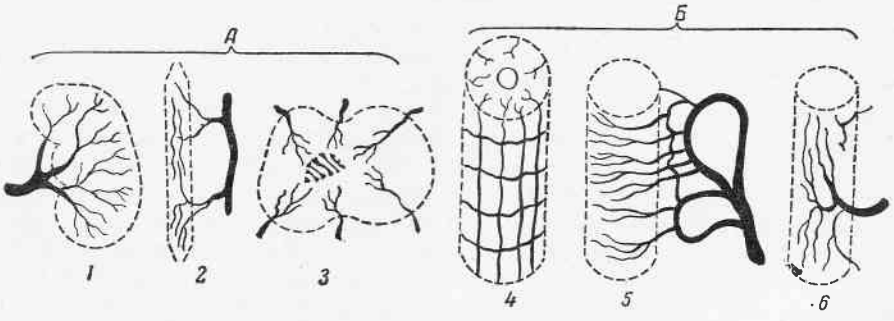


Рис. 266. Типы кровоснабжения органов:

А — кровоснабжение компактных органов; *1* — расположение артерий от ворот к периферии; *2* — продольное расположение; *3* — концентрированное или радиальное расположение артерий — от периферии к центру; *Б* — кровоснабжение полостных органов; *4* — радиальное и *5, 6* — продольное расположение артерий.

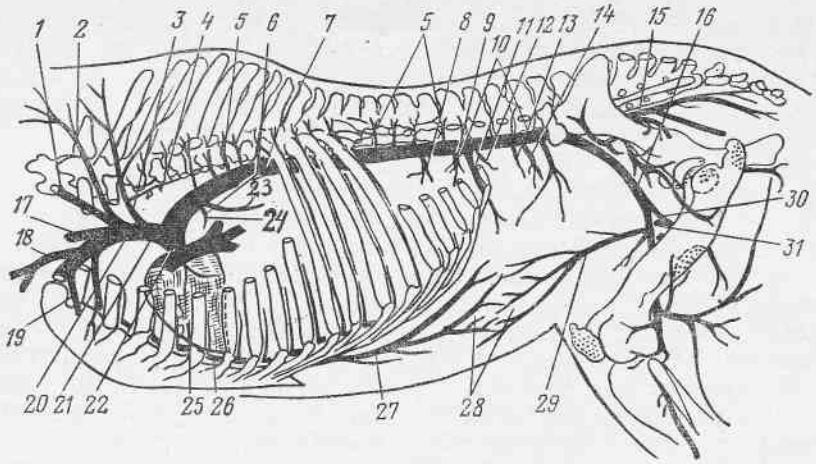


Рис. 267. Схема ветвления аорты у лошади:

1 — позвоночная а.; *2* — глубокая шейная а.; *3* — общий реберношейный ствол; *4* — реберношейная а.; *5* — межреберные аа.; *6* — грудная аорта; *7* — пищеводо-бронхиальный ствол; *8* — краниальная диафрагмальная а.; *9* — чревная а.; *10* — поясничные аа.; *11* — краниальная брыжеечная а.; *12* — почечные а. а.; *13* — внутренние семенные а. а.; *14* — каудальная брыжеечная а.; *15* — внутренняя подвздошная а.; *16* — наружная подвздошная а.; *17* — левая общая сонная а.; *18*—плечешейный ствол; *19* — наружная грудная а.; *20* — левая подключичная а.; *21* — общий плечеголовной ствол; *22* — дуга аорты; *23* — пищеводная а.; *24* — бронхиальная а.; *25* — сердце; *26* — внутренняя грудная а.; *27* — краниальная надчревная а.; *28* — ее анастомоз с *29* — каудальной надчревной а.; *30* — глубокая бедренная а.; *31* — надчревно-срамной ствол.

органам брюшной полости и задней части туловища, после чего аорта делится на артерии тазовой полости и тазовой конечности. Часть аорты, лежащая в грудной полости, называется *грудной аортой* (цв. табл. VII—*3*), а вторая ее часть, расположенная в брюшной полости, — *брюшной аортой* (*6*).

Дуга аорты — árcus aórtae. У основания сердца от дуги аорты у *рогатого скота* и *лошади*, помимо **венечных артерий,** отходит крупный короткий сосуд — **общий плечеголовной ствол** — truncus bráchiocephálicus commúnis (*20*), снабжающий кровью переднюю часть холки и грудной стенки, шею, голову и грудные конечности. На уровне второго грудного позвонка от общего плечеголовного ствола отходит на левую сторону **левая подключичная артерия** — a. subclaviá sínistra, а продолжающийся ствол называется плечеголовной артерией. У *свиньи* и *собаки* левая подключичная и плечеголовная артерии отходят от дуги аорты самостоятельными сосудами. Общего плечеголовного ствола у них нет.

Плечеголовная артерия — a. bráchiocephálica — у *рогатого скота* (*23*), отдав **общий ствол сонных артерий** для шеи и головы, переходит в правую подключичную артерию.

Правая подключичная артерия — a. subclávia déxtra — отдает на правую сторону (левая подключичная артерия на левую) последовательно следующие сосуды: 1) общий реберношейный ствол, 2) плечешейный ствол, 3) внутреннюю грудную артерию и 4) наружную грудную артерию. После отхождения последней продолжающийся сосуд называется правой (или левой) **подмышечной** или подкрыльцовой **артерией,** по которой снабжается кровью грудная конечность. Каждая из перечисленных артерий, в свою очередь, делится на ряд других сосудов.

1. **Общий реберношейный ствол** — trúncus costocervicalis — дает: а) переднюю межреберную, б) поперечную и в) глубокую шейную артерии и переходит в г) позвоночную артерию. **Передняя межреберная, поперечная**

и глубокая шейная артерия васкуляризируют преимущественно дорсальные мышцы передней трети области холки и мышцы шеи (трапецевидную, ромбовидную, длиннейшую, остистую и полуостистую, многораздельную и зубчатую вентральную). **Позвоночная артерия** — a. vertebrális (*26*) — проходит вдоль шеи через позвоночнореберные отверстия, где от нее отходят *дорсальные* и *вентральные мышечные ветви* (в мускулатуру шеи), а через межпозвонковые отверстия — *спинномозговые ветви* к спинному мозгу. В позвоночном канале левая и правая позвоночные артерии анастомозируют друг с другом. Конечные ветви позвоночных артерий заходят в черепную полость и принимают участие в формировании *чудесной мозговой сети*, снабжающей кровью головной мозг.

2. **Плечешейный ствол** — a. truncus omocervicalis делится на восходящую и нисходящую ветви. Он снабжает кровью мышцы, лежащие вентрально от трахеи.

3. **Внутренняя грудная артерия** — a. thoracica intérna (*19*) — идет по внутренней поверхности грудной кости в каудальном направлении. От нее отходят ветви к тимусу, средостению, сердечной сорочке, к мускулатуре грудной клетки, к диафрагме и другим органам. Отдав ветвь к диафрагме и пройдя через нее, внутренняя грудная артерия становится **краниальной надчревной** — a. epigástrica craniális (*17*), которая располагается в вентральной стенке брюшной полости между поперечной и прямой брюшными мышцами. Навстречу краниальной надчревной артерии направляется **каудальная надчревная артерия** — a. epigástrica caudális (*14*), она отходит от глубокой бедренной артерии и образует с краниальной надчревной артерией анастомоз (*16*), замыкающий *сагиттальное артериальное кольцо*. От обеих внутренних грудных артерий отделяются в обе стороны сегментальные *сосуды*, из них каждый делится на две (латеральные и медиальные) ветви. Ветви, идущие медиально, анастомозируют между собой, соединяя внутренние грудные артерии правой и левой сторон. Ветви, отходящие латерально, анастомозируют с межреберными артериями своих сторон. А вместе всеми этими ветвями образуются *сегментальные артериальные кольца*, васкуляризирующие расположенные здесь органы.

4. **Наружная грудная артерия** — a. thorácica extérna (рис. 267—*19*) — идет по наружной стороне грудной кости, снабжая кровью лежащие здесь органы. У лошади реберношейная, глубокая шейная и позвоночная артерии отходит каждая отдельно на левую сторону от левой подключичной артерии, а на правую сторону от плечеголовной артерии.

Грудная аорта — aórta thorácica (*6*) формирует парные: *1*) сегментально расположенные межреберные артерии, 2) сагиттально расположенный пищеводо-бронхиальный ствол и 3) краниальные диафрагмальные артерии.

Межреберные артерии — a. a. intercostáles (*5*) — делятся на дорсальные, вентральные и спинномозговые ветви. Первые васкуляризируют кожу и мышцы — разгибатели позвоночного столба, вторые — мышцы-сгибатели и мышцы грудной клетки, брюшной стенки и кожу этих областей; третьи, входя с обеих сторон через межпозвоночные отверстия в позвоночный канал, анастомозируют между собой, формируют сосудистую сеть и васкуляризируют спинной мозг.

Пищеводо-бронхиальный ствол — trúncus brónchooesophageus (*7*) — делится на *бронхиальную* (*24*) и *пищеводную* (*23*) артерии. Первая васкуляризирует легкие, являясь ее нутритивным сосудом (легочная артерия приносит в легкие венозную кровь), вторая тоже нутритивная, снабжает кровью пищевод.

Краниальные диафрагмальные артерии — a. a. phrénicae craniáles — снабжают кровью ножки диафрагмы (*8*).

Брюшная аорта — aórta abdominális (цв. табл. VII—*6*) — отдает на своем пути от диафрагмы до конца поясницы три непарные артерии — чревную, краниальную и каудальную брыжеечные и семь парных артерий — почечные, внутренние семенные (у самцов), яичниковые (у самок) и поясничные (пять пар).

Чревная артерия — a. caeliaca — снабжает кровью желудок и органы, расположенные около него: каудальный конец пищевода, краниальный участок двенадцатиперстной кишки, печень, поджелудочную железу, селезенку, большой и малый сальники. Она имеет короткий ствол и сразу разбивается на три артерии: левую желудочную, селезеночную и печеночную. У крупного рогатого скота от него отходит и левая рубцовая, и дифрагмальная артерии.

Краниальная брыжеечная артерия — a. mesentérica craniális (*5*) — отдает ветви всему тонкому отделу кишечника, слепой и ободочной кишке.

Каудальная брыжеечная артерия — a. mesentérica caudális (*7*) — васкуляризирует каудальный конец ободочной кишки и прямую кишку. Обе эти артерии доходят до кишечника по брыжейке (отсюда и названия их). Из них краниальная брыжеечная артерия самая крупная и отходит от аорты рядом с чревной артерией.

Почечные артерии — a. a. renáles — идут в почки и в надпочечники (рис. 267—*12*).

Внутренние семенные артерии — a. a. spermáticae intérnae (*13*) — у *самцов* васкуляризируют семенники, у *самок* — яичники и матку. У самок они разделяются на **яичниковую артерию** — a. ovárica — и **краниальную маточную артерию** — a. uterina cranialis, которая анастомозирует со средней маточной артерией.

Поясничные артерии — a. a. lumbáles (*10*), как и межреберные, делятся на дорсальные, вентральные и спинномозговые ветви. Первые и вторые входят в мускулатуру области поясницы и брюшных стенок, последние — в спинной мозг. Под пятым поясничным позвонком от брюшной аорты отходят правая и левая **наружные подвздошные артерии** (*16*), васкуляризирующие тазовые конечности. Под шестым поясничным позвонком брюшная аорта делится на правую и левую **внутренние подвздошные артерии**, снабжающие кровью органы тазовой полости. Из конечной ее части с дорсальной стороны выходит довольно развитая у рогатого скота средняя крестцовая артерия, которая переходит в хвостовую

Артерии головы

Основным сосудом, несущим кровь к голове, является **общий ствол сонных артерий** — trúncus bicaróticus (цв. табл. VII—*25*).

Отойдя от плечеголовной артерии у *рогатого скота* и *свиньи* первым, а у *лошади* четвертым, общий ствол сонных артерий делится на две **общие сонные артерии**: **правую** — a. carótis commúnis déxtra (*27*) и **левую** — a.carótis communis sinistra. У *собаки* обе общие сонные артерии отходят от плечеголовной артерии двумя самостоятельными ветвями. Обе общие сонные артерии, направляясь вдоль шеи к голове, отдают ветви мышцам шеи, пищеводу, трахее, гортани, а также щитовидной железе. Каждая общая сонная артерия в области затылочно-шейного сустава отдает внутреннюю сонную артерию, а сама переходит в наружную сонную артерию (*28*).

Внутренняя сонная артерия — a. carótis interna — у взрослого *крупного рогатого скота* редуцируется до слабого остатка, идущего от общей сонной артерии к рваному отверстию в черепе. У *свиньи* она развита слабо, отходит от одной из ветвей общей сонной артерии. У *лошади* внутренняя сонная артерия развита лучше, чем у рогатого скота и свиньи. Через рваное отверстие она входит в черепную полость и является одной из существенных артерий, питающих головной мозг. У *собаки* она отходит от общей сонной артерии.

Наружная сонная артерия — a. carótis extérna (*28*) — у всех животных является продолжением общей сонной артерии, отдает наружную челюстную артерию (*29*), ряд артерий к мозгу, к слюнной железе, к большой жевательной мышце и, повернув под ухом в оральном направлении, переходит во внутреннюю челюстную артерию, после отхождения поверхностной височной артерии.

Внутренняя челюстная артерия — a. maxilláris intérna — образует ветви, идущие к головному мозгу, к различным частям глаза, к коже лба, к щечной, крыловой и височной мышцам. Через отверстия в клинонёбной ямке ее разветвления проходят в носовую и ротовую полости. Через подглазничный канал отходящая от внутренней челюстной артерии ветвь подходит к верхним зубам, к поверхности носа и верхней губы, а через нижнечелюстной канал проходит другая ветвь внутренней челюстной артерии, которая васкуляризирует нижние зубы, нижнюю губу и поверхность подбородка.

Наружная челюстная артерия — a. maxilláris extérna (*29*), отойдя от наружной сонной артерии, отдает ветви к языку, межчелюстному пространству и к слюнным железам. Перейдя через сосудистую вырезку с медиальной стороны на латеральную сторону нижней челюсти, она получает название лицевой артерии.

Лицевая артерия — a. faciális (*30*), перейдя на наружную поверхность головы, делится на ряд сосудов, снабжающих кровью всю лицевую поверхность головы. Эту артерию прощупывают в сосудистой вырезке, когда обследуют пульс у крупных животных.

Наружная челюстная и лицевая артерии у животных развиты неравномерно. Величина их, по-видимому, зависит от положения головы по отношению к шее, от ширины ротовой щели и степени развития щек (Б. Д. Шульц).

Артерии грудных конечностей

К грудным конечностям кровь доставляют подмышечные (подкрыльцовые) артерии, являющиеся продолжением подключичных артерий (рис. 268).

Подмышечная артерия — a. axillaris (*1*) — в области плечевого сустава делится на подлопаточную (*2*) и плечевую артерии (*3*).

Подлопаточная артерия — a. subscapularis (*2*) — васкуляризирует мускулатуру и кожу в области лопатки.

Плечевая артерия — a. brachiális (*3*) — основной магистральный артериальный сосуд свободной грудной конечности. Отдав несколько сосудов в области плеча и проксимального конца предплечья к расположенным здесь органам и продолжаясь ниже, она становится срединной артерией, которая переходит в пястные, а пястные в пальцевые артерии. От дистального участка плечевой артерии отделяется ряд коротких и длинных сосудов, в том числе **лучевая** — a. radiális (*5*) и **локтевая** — a. ulnáris (*4*) артерии. В области межкостного пространства предплечья плечевая артерия, отдав **общую меж-**

костную артерию — a. interóssea communis (*6*), становится срединной артерией.

Срединная артерия — a. mediána (*7*), проходя по предплечью и запястью, отдает вместе с идущими параллельно лучевой, локтевой и общей межкостной артериями ветви к расположенным здесь мышцам, связкам, костям и коже. В области запястья ветвями лучевой, локтевой и межкостной артерий формируется **дорсальная сеть запястья** — rete cárpi dorsále, из которой выходят сравнительно слабые **дорсальные пястные артерии** — a. a. metacárpeae dorsáles. Количество их у разных животных варьирует в зависимости от лучей в лапе. Переходят они в специальные дорсальные пальцевые артерии. У *крупного рогатого скота* они лежат в желобе пястной кости. У *лошади* их две, латеральная и медиальная, и расположена каждая из них между третьей пястной и грифельной костями. Затем они переходят на волярную (пальмарную) сторону. На волярной поверхности проксимального конца пясти ветвями локтевой, лучевой и межкостной артериями образуется волярная дуга, из которой выходят глубокие пястные волярные артерии — a.a. metacarpea volares (palmaris) profundae. В эти артерии у лошадей вливаются латеральная и медиальная дорсальные пястные артерии.

В области пясти срединная артерия получает название **поверхностной волярной пястной артерии** — a. metacárpea voláris superficiális (*10*), которая у дистального конца пясти делится на пальцевые артерии.

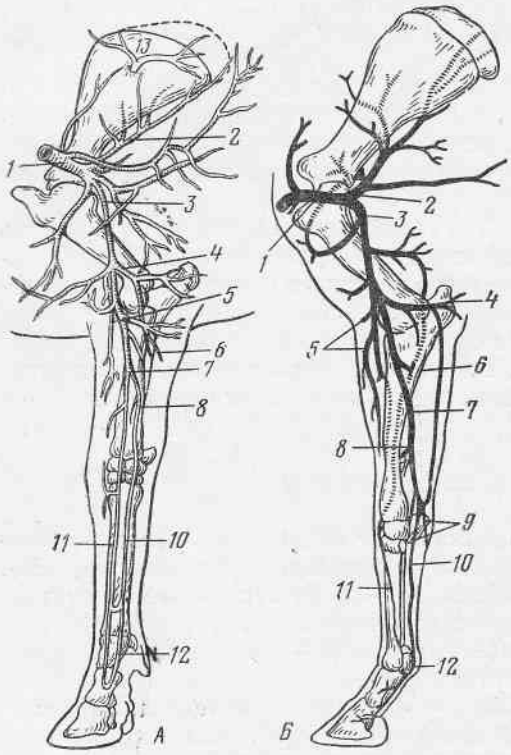


Рис. 268. Схема артерий грудной конечности рогатого скота (*А*) и лошади (*Б*):

1 — подмышечная; *2* — подлопаточная; *3* — плечевая; *4* — локтевая; *5* — лучевая; *6* — общая межкостная; *7* — срединная; *8* — срединнолучевая; *9* — глубокие пястные волярные; *10* — поверхностная пястная волярная; *11* — дорсальная пястная; *12* — пальцевые; *13* — поперечная шейная.

Пальцевые артерии — a. a. digitáles (*12*), приняв на себя глубокие волярные пястные артерии, доходят до пальцевых мякишей и копытной (копытцевой) кости.

Каждый палец обычно имеет две пальцевые артерии — латеральную и медиальную. У *лошади* они образуют в копытной кости конечную дугу — arcus terminális.

Артерии тазовой полости и тазовых конечностей

В тазовую полость и к тазовым конечностям кровь идет от брюшной аорты по внутренним и наружным подвздошным артериям.

Внутренняя подвздошная артерия — a. iliaca interna (рис. 269—*2*) — снабжает кровью органы тазовой полости, круп, хвост, половые органы. От одного из крупных ее сосудов (пупочной артерии) у самок отходит **средняя маточная арте-**

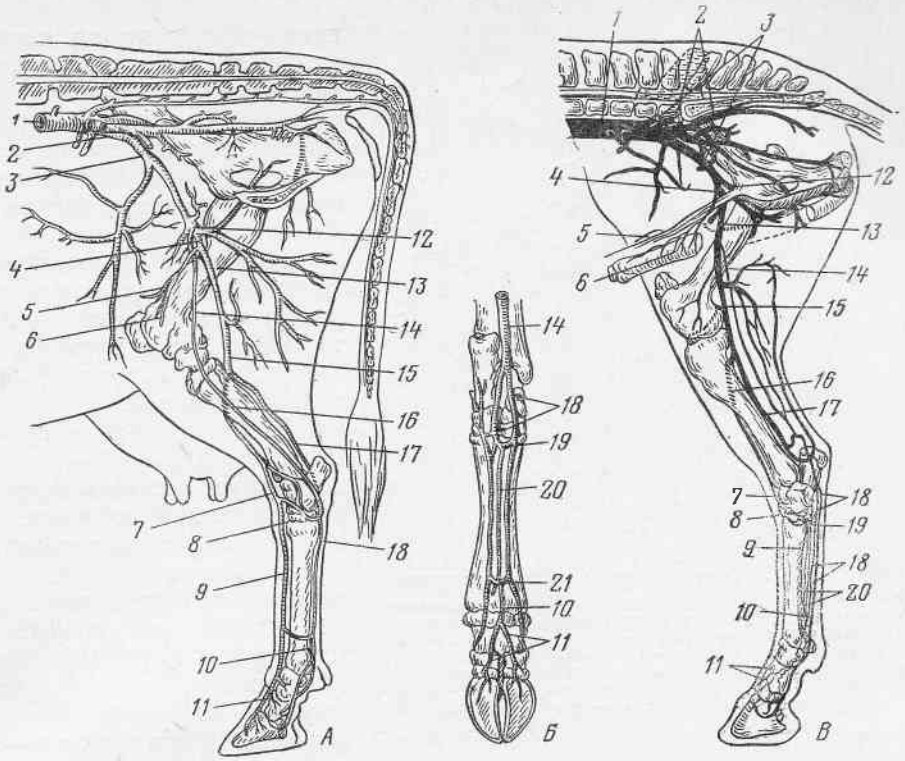


Рис. 269. Схема артерий тазовой конечности:

А—Б — рогатого скота; *В* — лошади; *1* — брюшная аорта; *2* — внутренняя подвздошная а.; *3* — наружная подвздошная а.; *4* — надчревносрамной ствол и отходящие от него *5* — каудальная надчревная а. и *6* — наружная срамная а.; *7* — дорсальная а. стопы; *8* — прободающая заплюсневая а.; *9* — дорсальная плюсневая а.; *10* — общая пальцевая а.; *11* — дорсальные пальцевые а.а.; *12* — глубокая бедренная а.; *13* — бедренная а.; *14* — открытая (подкожная) а. (сафена); *15* — подколенная а.; *16* — передняя большеберцовая а.; *17* — задняя большеберцовая а.; *18* — поверхностные плюсневые а. а.; *19* — проксимальная плантарная дуга; *20* — глубокие плюсневые а. а.; *21* — дистальная плантарная дуга.

рия — a. uterina media, которая сильно развивается в период беременности.

Наружная подвздошная артерия — a. iliaca extérna (*3*) — является основным сосудом, снабжающим кровью всю свободную тазовую конечность. Одна из сильных ее ветвей—**глубокая бедренная артерия** (*12*)—a. profúnda fémoris — отдает довольно крупный **надчревносрамной ствол** (*4*), который делится на каудальную надчревную и наружную срамную артерии. **Каудальная надчревная артерия** (*5*), направляясь краниально, отдает ветви для брюшных мышц и анастомозирует с краниальной надчревной артерией.

Наружная срамная артерия — a. pudénda extérna (*6*) — образует у самцов слабую ветвь в мошонку. У коров эта артерия сильно развита, направляется к вымени и называется **выменной артерией** — a. úberis (рис. 270—*4*). У высокомолочных коров ее диаметр достигает 20 мм. У основания вымени выменная артерия отделяет два крупных сосуда — **краниальную и каудальную артерии основания вымени** — a. basis úberis cranialis и caudalis (*3*, *6*). Продолжаясь в оральном направлении под названием краниальной артерии вымени — a. uberis cranialis (*7*), она отдает в глубь вымени **каудальную артерию вымени** — a. uberis caudalis (*1*). В дальнейшем

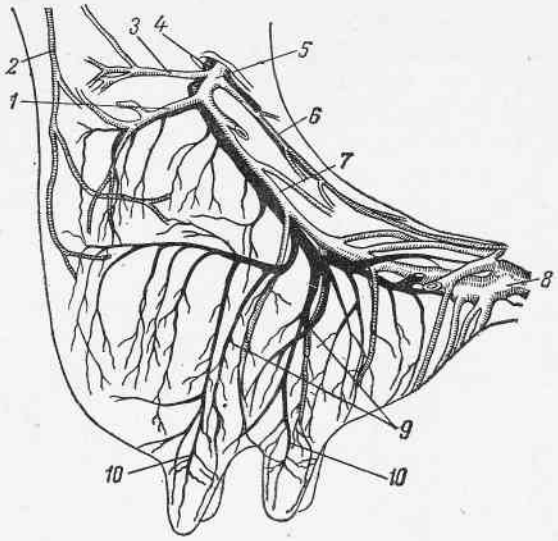


Рис. 270. Глубокие сосуды вымени коровы:
1 — каудальная артерия и вена вымени; *2* — промежностная вена; *3* — каудальная артерия и вена основания вымени; *4* — наружная срамная артерия; *5* — наружная срамная вена; *6* — краниальная артерия и вена основания вымени; *7* — краниальная артерия и вена вымени; *8* — подкожная брюшная вена; *9* — артерия и вена цистерны; *10* — артерия соска.

преимущественно от первой из них отходят крупные **артерии цистерны вымени**— a.a. cistérnae uberis (*9*), образующие возле основания сосков анастомозы и переходящие в **сосковые артерии** — a.a. papilláres (*10*).

Наружная подвздошная артерия, отдав глубокую бедренную артерию, выходит из тазовой полости через бедренный канал и называется бедренной артерией.

Бедренная артерия —a. femorális (269—*13*) — васкуляризирует область бедра и на плантарной поверхности коленного сустава переходит в подколенную артерию. На своем пути бедренная артерия отделяет ряд сосудов, в том числе крупный ствол поверхностно идущей ясной артерии — a. saphéna или **подкожной бедра и голени**—a. subcutanea fémoralis et crùris (*4*), которая сильно развита у рогатого скота. В области заплюсны ясная артерия у рогатого скота делится на **латеральную** и **медиальную плантарные** (плюсневые) **артерии** — a. plantáris laterális mediális, которые вместе с прободающими артериями формируют проксимальную и дистальную плантарные дуги (*19*, *21*). Последние дают **плантарные пальцевые артерии** — a.a. digitáles plantáres, идущие до пальцевых мякишей и копытец.

Подколенная артерия — a. poplitea (*15*) — короткая и делится на **заднюю большеберцовую** — a. tibiális postérior (*17*) и **переднюю большеберцовую** — a. tibiális antérior (*16*). Последняя в области заплюсны называется **дорсальной артерией стопы** — dorsális pédis (*7*). Отдав прободающую заплюсневую артерию a. társea pérforans (*8*), она становится **дорсальной плюсневой артерией** — a. metatársea dorsális (*9*). У рогатого скота от последней артерии отходит прободающая плюсневая артерия, после чего она становится общей дорсальной пальцевой артерией, которая делится затем на специальные дорсальные пальцевые артерии. Последние анастомозируют с плантарными пальцевыми артериями.

ГЛАВНЕЙШИЕ ВЕНЫ

Вены располагаются более поверхностно, чем артерии, идут в большинстве случаев параллельно им и, за редкими исключениями, носят те же названия. В большинстве вен находятся клапаны, которые не допускают обратного тока крови. Вены пениса, полые, воротная, молочная, печеночная, почечные, вены головного и спинного мозга клапанов не имеют. Часто одной артерии соответствует два венозных сосуда. Во многих местах они образуют глубокие и поверхностные магистрали. Венозное русло больше артериаль-

ного. Вены тесно связаны с фасциями. При работе мышц фасции натягиваются и расслабляются, присасывая кровь, и благодаря наличию клапанов в венах и прямого давления мышц на вены кровь проталкивается по направлению к сердцу. Движению крови по венам способствуют и сокращение диафрагмы, и присасывающая роль грудной клетки, а также передвижение животного и другие факторы.

Венозная кровь со всего организма собирается в два крупных сосуда— краниальную и каудальную полые вены, по которым она поступает в правое предсердие. Только с сердца кровь собирается в большую сердечную вену — v. cordis mágna, частично по средним и малым сердечным венам, неся ее в правое предсердие.

Краниальная полая вена — v. cava craniális собирает кровь главным образом с головы, шеи, с грудной клетки и грудных конечностей, то есть с передней части тела. Венозная кровь с головы и шеи собирается в парные (правую и левую) **яремные вены** — v.v. jugulárés (цв. табл. VIII). Яремная вена (*10*) лежит в яремном желобе между плечеголовной и грудиноголовной мышцами. Из нее берут кровь для исследования, в нее вводят в случае необходимости лекарственные вещества. У рогатого скота яремные вены двойные: внутренние, расположенные рядом с сонной артерией, менее развитые, и наружные, развитые значительно сильнее. С грудных конечностей венозная кровь идет в правую и левую подмышечные вены, в подкожную вену плеча, откуда она переходит в яремную вену.

Подмышечные вены — v.v. axilláres (*9*), соединяясь с яремными венами в один непарный ствол, образуют короткую **краниальную полую вену** (*8*). В нее у *лошадей* и *собак* впадает **правая непарная вена** туловища — v. ázygos dextra (*4*), собирающая кровь со стенок грудной полости. В нее же вливается грудной лимфатический проток — dúctus thorácicus, несущий лимфу почти со всего организма (*3*). У *крупного рогатого скота* и *свиней* существует левая непарная вена — v. azygos sinistra, которая вливается в венозный синус сердца.

Каудальная полая вена — v. cáva caudális (*7*), в нее вливается кровь из тазовых конечностей, из органов тазовой и брюшной полостей и их стенок, частично от вымени, а также от диафрагмы. С желудка, кишечника (кроме прямой кишки), селезенки и поджелудочной железы венозная кровь собирается в **воротную вену** — v. pórta, которая входит в печень. Пройдя через печень, эта кровь по печеночным венам— venae hepaticae — тоже вливается в каудальную полую вену. С прямой кишки венозная кровь вливается в каудальную полую вену. С вымени *рогатого скота* венозная кровь движется преимущественно по подкожной брюшной вене, называемой также молочной веной.

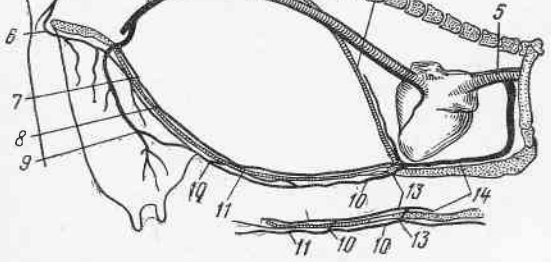


Рис. 271. Схема оттоков крови из вымени рогатого скота:

1 — внутренняя и *2* — наружная повздошная вены; *3* — каудальная полая вена; *4* — диафрагма; *5* — краниальная полая вена; *6* — каудальная и *7* — краниальная вены основания вымени; *8* — каудальная надчревная вена; *9* — краниальная вена вымени; *10* — подкожная брюшная, или молочная, вена; *11* — анастомоз; *12* — краниальная надчревная вена; *13* — молочный колодец; *14* — внутренняя грудная вена.

Молочная вена (рис. 271 — *10*) — subcutánea abdóminis — прободает мышцы брюшной стенки против восьмого ребра, недалеко от мечевидного отростка грудной кости и переходит во **внутреннюю грудную вену** (*14*), впадающую в краниальную полую вену (*5*). В мускулатуре брюшной стенки на месте прохода через нее молочной вены прощупывается углубление (отверстие), известное под названием *молочного колодца* (*13*). С величиной молочного колодца, которая зависит от степени развития молочной вены, связывают представление о молочности коровы. Предполагают, что при хорошо развитой молочной вене, относящей венозную кровь, к вымени притекает много артериальной крови, обеспечивающей высокую молочность коровы. Однако так односторонне к этому вопросу подходить нельзя. Молочная вена может проходить через стенки брюшной полости не одним крупным сосудом, а несколькими мелкими. В таком случае молочный колодец не будет отражать общего диаметра молочной вены, и его даже не всегда можно будет прощупать.

Кроме того, от вымени отводит кровь также и **наружная срамная вена** — v. pudenda externa и несет ее в глубокую бедренную вену.

У *лошадей* с нежной, тонкой кожей хорошо выделяется **наружная грудная вена**, анастомозирующая на брюшных стенках с каудальной надчревной и с брюшной подкожными венами.

СИСТЕМА ОРГАНОВ ЛИМФООБРАЩЕНИЯ

ЛИМФАТИЧЕСКИЕ ПРОСТРАНСТВА, СОСУДЫ И УЗЛЫ. РАСПОЛОЖЕНИЕ ГЛАВНЫХ ЛИМФАТИЧЕСКИХ УЗЛОВ И ЛИМФАТИЧЕСКИХ ПРОТОКОВ

Лимфатическая система выполняет в организме дренажную и защитную функцию, а также принимает участие в обмене веществ. Она отводит лимфу из тканей в краниальную полую вену. Строение сосудов ее сходно с венами. Лимфатические сосуды имеют клапаны. К органам лимфообращения относят лимфатические щели, пространства, синусы, полости, лимфатические капилляры, сосуды, протоки, лимфатические узлы, селезенку и ряд лимфоидных образований. По лимфатическим сосудам протекает лимфа.

Лимфатические щели находятся между клетками многослойного эпителия и в основном веществе рыхлой соединительной ткани.

Лимфатические пространства бывают периваскулярные (вокруг кровеносных сосудов) и перинервальные (вокруг периферических нервных волокон).

Лимфатические синусы, или замкнутые трубки, имеются в ворсинках тонкого отдела кишечника, в желудке и в толстом отделе кишечника.

Лимфатические полости бывают внутримозговые, подоболочечных пространств мозга, глазного яблока, внутреннего уха, плевральные, перикардиальная, перитонеальная, капсул суставов, синовиальных сумок и влагалищ и др.

Из большинства этих образований начинаются лимфатические капилляры, переходящие затем в лимфатические сосуды. Последние приносят лимфу в лимфатические узлы, откуда она по другим сосудам собирается в два крупных лимфатических протока — правый лимфатический ствол и грудной проток.

Правый лимфатический ствол — trúncus lymphátícus déxter — собирает лимфу с головы, шеи и правой грудной конечности. Он очень короткий, расположен при входе в грудную клетку и открывается в начальную часть

краниальной полой вены, возле окончания яремной вены, или в конец правой яремной вены, у перехода ее в краниальную полую вену.

Грудной проток — dúctus thorácicus (цв. табл. VIII—*3*) — несет лимфу со всей остальной части тела животного. Он делится на *поясничную цистерну*, правую — *посткардиальную* и левую — *прекардиальную части*, образуя на конце расширение — ампулу. Поясничная цистерна лежит между ножками диафрагмы под первым — третьим поясничными позвонками. Оканчивается грудной проток, вливаясь в начало краниальной полой вены или в конец яремной вены. В грудном протоке имеется несколько *полулунных клапанов*, в том числе один или два клапана в месте перехода его в ту или иную вену.

Лимфатические узлы (lnn. lymphatici) выполняют кроветворную и защитную функции. Форма их в основном бобовидная, консистенция плотная. Количество их у разных животных весьма различно. Так, у собак их насчитывают до 60, у рогатого скота до 300, а у лошадей даже до 8000. Величина узлов также различна — от 0,2 до 20 см. У лошади лимфатические узлы более мелкие, лежат группами до 40 штук, образуя пакеты, у рогатого скота значительно крупнее.

У молодых животных они крупнее, чем у старых. Цвет лимфатических узлов в основном серый или желто-серый, но может изменяться в зависимости от функции узла.

В узлы, расположенные на путях лимфатических сосудов, входят *приносящие лимфатические сосуды*, а через ворота узла выходят *выносящие лимфатические сосуды*. Последних бывает обычно меньше, чем первых, но диаметр их больше. Каждый лимфатический узел имеет свой *корень*, то есть область, из которой в него поступает лимфа. В некоторых случаях отдельные лимфатические сосуды могут обходить свой узел и вливаться в другой, в редких случаях они могут впадать непосредственно в вены, минуя лимфатические узлы. Лимфатические узлы в зависимости от их положения делят на лимфатические узлы головы, шеи, конечностей, стенок грудной, брюшной и тазовой полостей и расположенных в них органов. Среди них, в свою оче-

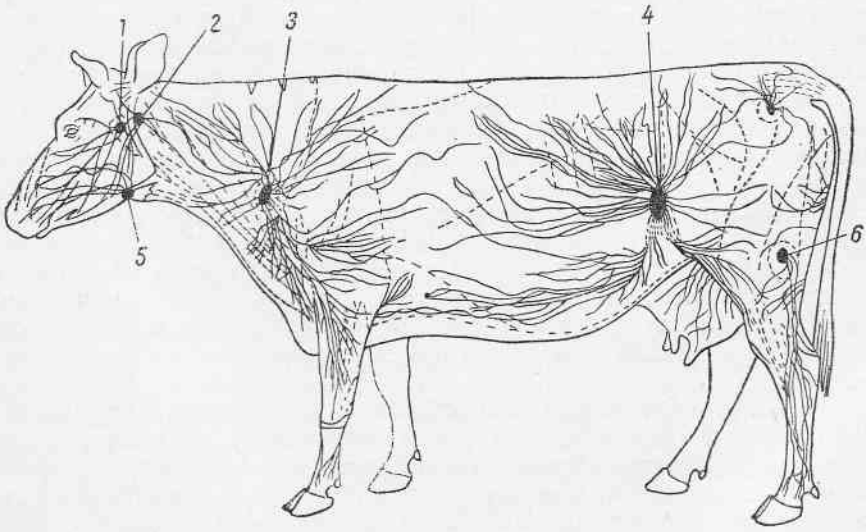


Рис. 272. Поверхностные лимфатические сосуды и узлы рогатого скота:
Лимфатические узлы: 1 — околоушный; *2* — заглоточный латеральный; *3* — поверхностный шейный; *4* — надколенный; *5* — подчелюстной; *6* — подколенный.

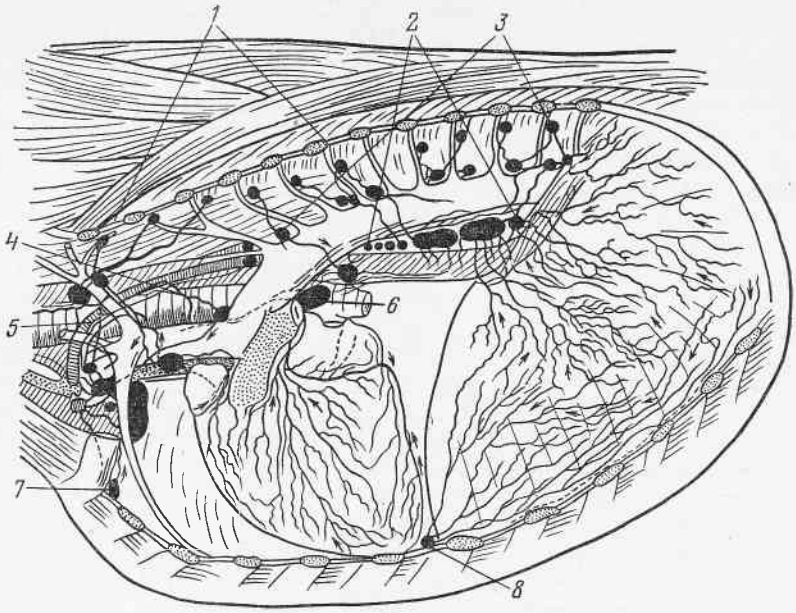


Рис. 273. Лимфатические сосуды и узлы грудной полости рогатого скота:

Лимфатические узлы: *1* — дорсальные грудные; *2* — каудальные; *3* — дорсальные и *4* — краниальный средостенные; *5* — грудной лимфатический проток; *6* — бифуркационные; *7* — краниальный грудинный; *8* — вентральный средостенный.

редь, различают поверхностные и глубокие лимфатические узлы, лимфатические узлы внутренностей и стенок полостей.

Поверхностные лимфатические узлы лежат близко к коже и могут обследоваться при жизни животного. Исследование их имеет большое диагностическое значение, так как позволяет в определенных случаях установить заболевание животного инфекционными болезнями. К поверхностным лимфатическим узлам относятся подчелюстные, околоушные, заглоточные, поверхностные шейные, надколенные (подподвздошные), поверхностные паховые, подколенные. Из поверхностных лимфатических узлов наиболее доступны для исследования подчелюстные и поверхностные паховые. *Подчелюстные лимфатические узлы* — lnn. submaxilláres, или mandibuláres (рис. 272—*5*) — расположены между нижними челюстями и собирают лимфу со стенок носовой полости и передней части ротовой полости. Они сильно изменяются у лошадей при мыте, при носовой форме сапа и при некоторых других заболеваниях, связанных с инфекцией указанных полостей. *Поверхностные паховые лимфатические узлы* — lnn. inguináles superficiáles — у самок лежат между выменем и брюшной стенкой и собирают лимфу с вымени. Они значительно изменяются при поражении вымени коровы туберкулезом.

Глубокие лимфатические узлы собирают лимфу с мускулатуры, костей и других органов области головы, шеи и конечностей. Количество их больше, чем поверхностных. *Лимфатические узлы стенок грудной и брюшной полостей* расположены около тел позвонков, грудной кости, возле аорты, корня подвздошных артерий (рис. 273). *Лимфатические узлы внутренностей* наиболее многочисленные. В большинстве их именуют или по названию органа, с которого они собирают лимфу и возле которого располагаются,

например легочные, печеночные, почечные и т. д., или по месту расположения, например: средостенные — краниальные, средние, каудальные, дорсальные, вентральные; подвздошные — медиальные и латеральные и др.

К лимфатическим образованиям относятся также **миндалины, солитарные фолликулы** и их конгломераты (**пейеровы бляшки**), заложенные в слизистой оболочке кишечника. Они построены, как и фолликулы лимфатических узлов, из ретикулярной ткани, но лимфатические сосуды не входят в них, а только оплетают с поверхности.

ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ

К органам кроветворения взрослых млекопитающих относят красный костный мозг, селезенку и лимфатические узлы.

Костный мозг. Все ячейки губчатого вещества костей и объемистые полости диафиза трубчатых костей заполнены костным мозгом. Являясь частью кости, костный мозг вместе с нею развивается из мезенхимы. Последняя, дифференцируясь в сторону образования костного мозга, превращается в ретикулярную ткань его, которая без резких границ переходит во внутреннюю надкостницу. Ретикулярная ткань костного мозга способна давать разнообразные клетки крови, а также жировые клетки. На ранней стадии развития во всем костном мозге преобладает функция кроветворения, процессы же жирообразования протекают сравнительно медленно. Пока наряду с костным мозгом в качестве кроветворного органа функционирует печень, в костном мозге развиваются главным образом лимфоциты. После того как кроветворная деятельность печени прекратится, в костном мозге начинают развиваться преимущественно эритроциты и зернистые формы лейкоцитов.

С возрастом происходит изменение в соотношении кроветворной и жиронакопляющей деятельности костного мозга. Костный мозг диафизов трубчатых костей начинает перерождаться в жировую ткань, в результате чего мозг из красного превращается в желтый, почему и называют его *желтым костным мозгом*. В этом мозге кроветворение совершается уже в очень небольших размерах. Однако при больших кровопотерях интенсивность кроветворения может сильно возрастать. В области эпифизов трубчатых костей и в губчатом веществе плоских костей костный мозг сохраняет на всю жизнь функцию кроветворения. Костный мозг этих участков красного цвета и называется *красным костным мозгом*.

Основу красного костного мозга составляет узкопетлистая ретикулярная ткань, в которой расположено большое количество кровеносных сосудов и различных клеток крови в разных фазах развития. 1. Гемоцитобласты— основная малодифференцированная форма красного костного мозга, которая через ряд промежуточных форм дает начало эритроцитам, зернистым лейкоцитам и мегакариоцитам. Морфологически гемоцитобласт представляет собой небольшую клетку с базофильной цитоплазмой и плотным округлым ядром. 2. В костном мозге находится также ряд клеточных форм, являющихся различными стадиями превращения гемоцитобласта в зрелый эритроцит. Зрелые эритроциты постепенно поступают в кровеносное русло и выносятся из кости. При больших кровопотерях и некоторых патологических процессах в кровеносное русло могут направляться незрелые эритроциты с ядрами. 3. Три других ряда клеток являются последовательными этапами превращения гемоцитобласта в три вида зернистых лейкоцитов: нейтрофилы, эозинофилы и базофилы. Молодые формы различных зернистых лейкоцитов очень разнообразны. 4. Одной из очень характерных для красного костного мозга форм является *мегакариоцит*. Это гигантская клетка округлой формы с

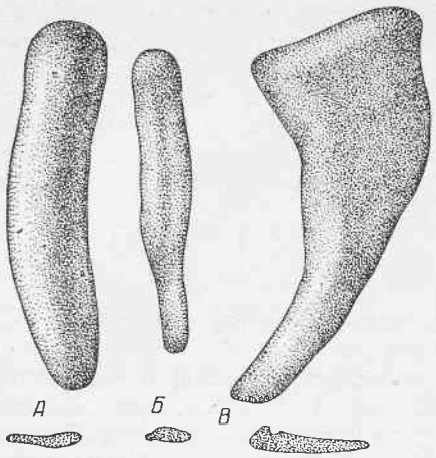


Рис. 274. Селезенка (вид с париетальной поверхности и на поперечном разрезе):
А — крупного рогатого скота; *Б* — свиньи; *В* — лошади.

фрагментированным ядром и клеточным центром со множеством центриолей. Мегакариоциты развиваются тоже из гемоцитобласта и дают начало кровяным пластинкам. 5. В красном костном мозге всегда встречаются гигантские многоядерные клетки — *поликариоциты*. Их отождествляют с остеокластами, так как они участвуют в перестройке костной ткани. Цитоплазма их красится либо базофильно, либо оксифильно. 6. Наконец, в костном мозге всегда встречаются *жировые* и другие *клетки*. Соотношение между всеми этими клетками непостоянно и изменяется в зависимости от физиологического состояния организма.

Деятельность костного мозга находится под контролем нервной системы. В костном мозге обнаружены нервные окончания.

Селезенка — lien (рис. 274) — имеет различную функцию. В утробный период в ней образуются эритроциты, а после рождения — лимфоциты и моноциты. В определенные моменты она является запасным депо крови, где сосредоточивается до 16% всего ее состава. Селезенка — место, где путем фагоцитоза и гемолиза организм освобождается от поврежденных или закончивших свой жизненный цикл эритроцитов. Ретикулярная ткань ее способна давать также фагоцитарные элементы.

В зависимости от того, какая функция в селезенке является преобладающей, различают селезенки депонирующего (жвачные, хищные, лошадь, свинья) и защитного (человек, кролик) типа.

Форма селезенки у разных животных различная. Лежит она в левом подреберье, у лошади, свиньи и собаки — на большой кривизне желудка, у жвачных — на рубце (рис. 222—*Б—5*). Селезенка серого цвета с различным оттенком у разных животных. Консистенция ее мягкая. Величина значительно изменяется в зависимости от периода ее функциональной деятельности, возраста и породы животного.

Гистологическое строение селезенки (рис. 275). Селезенка — компактный орган. Строма ее образована капсулой (*1*), снаружи покрыта серозной оболочкой с отходящими от капсулы *трабекулами* (*2*). Эти образования значительной толщины и состоят из уплотненной соединительной ткани с примесью гладких мышечных клеток. При сокращении последних объем селезенки уменьшается в 3—4 раза. В трабекулах находятся кровеносные сосуды.

Паренхима селезенки состоит из красной и белой пульпы. Основу той и другой составляет ретикулярная ткань. *Белая пульпа* представляет собой комплекс округлых фолликулов селезенки (селезеночных, мальпигиевых телец) (*3*).

Фолликул селезенки — это скопление лимфоидных элементов в адвентициальной оболочке артерий селезеночной паренхимы. Дифференцировка лимфоцитов из ретикулярной ткани селезенки происходит по всему объему лимфатического фолликула, но более активно — в центральном

участке, называемом светлым центром. Последний в связи с большим количеством молодых форм клеток обычно светлее остальных участков. Основную массу клеток фолликула селезенки составляют малые лимфоциты. Периферическая зона занята, как правило, макрофагами. Макрофагальные кольца и светлые центры селезеночного фолликула сильно варьируют в зависимости от состояния организма. В каждом фолликуле селезенки эксцентрично проходит центральная артерия (*4*). *Красная пульпа* (*5*) состоит из ретикулярной ткани, в петлях ее находится огромное количество эритроцитов и макрофагов. В небольшом количестве здесь встречаются почти все формы лейкоцитов. В красной пульпе много также кровеносных сосудов. *Кровообращение* селезенки непосредственно связано с ее депонирующей функцией и определяет особенности сосудистой системы органа. В селезенку вступает селезеночная артерия. Ветви ее — *трабекулярные* артерии — проходят в массе трабекул. Покидая трабекулы, они входят в красную пульпу под названием *пульпарных* артерий. Последние дают ветви, направляющиеся в селезеночные тельца и называемые *центральными артериями*. В селезеночном тельце каждая такая артерия дает *боковые ветви*, распадающиеся на сеть капилляров, питающих селезеночное тельце. Главная же магистраль центральной артерии, выйдя из селезеночного тельца, распадается сразу на ряд артерий, образующих *кисточку*. Стенки артерий-кисточек несут утолщения *гильзы*, являющиеся сфинктерами. Кровь из артерий-кисточек и из капилляров селезеночного тельца направляется в *венозные синусы*, расположенные в красной пульпе. Из некоторых боковых ветвей центральной артерии кровь, по-видимому, может изливаться прямо в пульпу, откуда она медленно просачивается в синусы. Из синусов кровь оттекает в трабекулярные вены, в начале которых также находятся сфинктеры. При сокращении этих сфинктеров кровь задерживается в синусах, и они сильно расширяются. В стенке синусов много пор, благодаря им плазма крови и частично эритроциты могут попадать в красную пульпу. Отфильтрованная таким образом плазма, видимо, оттекает из органа по лимфатическим сосудам, а эритроциты, особенно в момент депонирования крови, концентрируются в синусах венозной системы. При расслаблении гладкомышечной ткани селезенки синусы открываются, и из них выливаются накопившиеся эритроциты.

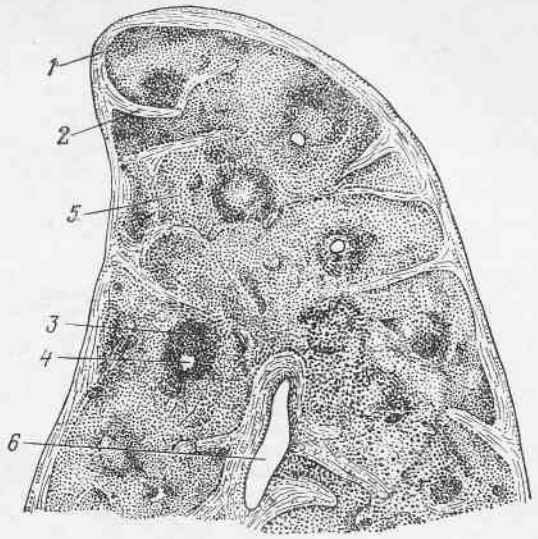


Рис. 275. Строение селезенки:
1 — капсула; *2* — трабекула; *3* — лимфатический фолликул; *4* — центральная артерия; *5* — красная пульпа; *6* — трабекулярный сосуд.

Гистологическое строение лимфатического узла. Лимфатический узел имеет вид округлого или овального тельца с небольшим углублением — *воротами*. Через ворота в узел вступают артерии, вены и нервы и выходят выносящие лимфатические сосуды. Приносящие же лимфу сосуды входят в узел через разные участки его выпуклой поверхности (рис. 276). Вещество

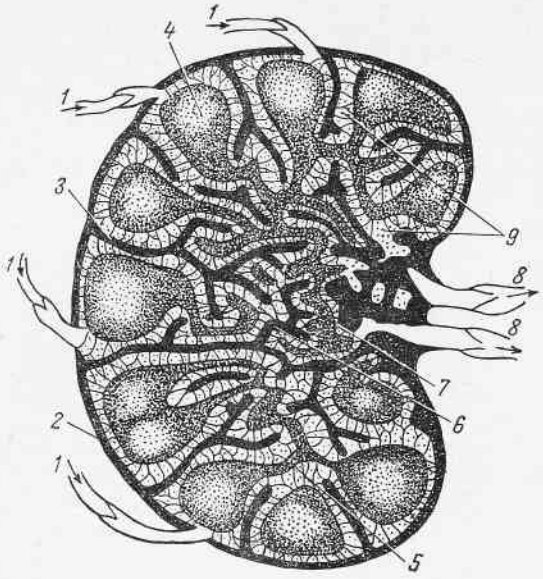


Рис. 276. Схема строения лимфатического узла:

1 — приносящие лимфатические сосуды; *2* — капсула; *3* — трабекулы; *4* — лимфатический фолликул; *5* — мякотные шнуры; *6* — сеть трабекул; *7* — сеть мякотных шнуров; *8* — выносящие лимфатические сосуды; *9* — лимфатические синусы.

лимфатического узла разделяется на две зоны — *корковую*, лежащую более поверхностно, и *мозговую*, составляющую центральную часть узла. Снаружи лимфатический узел покрыт *соединительнотканной капсулой* (*2*). От нее внутрь узла, в его корковую зону, вдаются отростки — *трабекулы* (*3*), разбивающие узел на дольки неправильной формы.

В мозговом веществе трабекулы переплетаются, образуя сложную *сеть трабекул*. Основу каждой дольки лимфатического узла составляет ретикулярная ткань. В корковом веществе узла в массе этой ткани находятся более плотные участки ретикулярной ткани округлой формы, называемые фолликулами лимфатического узла. В них петли ретикулярной ткани уже и забиты лимфоцитами. По строению и функции они аналогичны фолликулам селезенки. От фолликулов лимфатического узла в мозговое вещество тянутся *мякотные шнуры* (*5*). Они также состоят из уплотненной ретикулярной ткани и находящихся в ней лимфоцитов и плазматических клеток. Анастомозируя друг с другом, мякотные шнуры образуют *сеть мякотных шнуров* (*7*). Пространства между фолликулами лимфатического узла и мякотными шнурами с одной стороны соединительнотканной капсулой и трабекулами — с другой называют *синусами* (*9*). Они тоже состоят из ретикулярной ткани, но более широкопетлистой.

В лимфатическом узле свиньи мякотные шнуры обращены к капсуле, а фолликулы лимфатического узла часто занимают центральное положение.

Поступающая через приносящие сосуды лимфа медленно просачивается через синусы и поступает в выносящие лимфатические сосуды. Протекая через лимфатический узел, лимфа обогащается лимфоцитами, а при инфекции — защитными веществами и фагоцитарными элементами. Ретикулярные клетки узла извлекают из лимфы всевозможные инородные частички, задерживают микробов.

Лимфоцитопоэтической функцией обладают также тимус (вилочковая или зобная железа), миндалины, лимфатические узелки (солитарные фолликулы и пейеровы бляшки), объединяемые в группу лимфоэпителиальных органов, так как в них лимфоидная ткань имеет тесные морфологические и онтофилогенетические (биологические) связи с эпителием (покровным или железистым). Все лимфоэпителиальные органы, кроме тимуса, построены аналогично селезеночным фолликулам.

Клеточные элементы всех органов кроветворения, а также гистиоциты соединительной ткани, микроглия нервной ткани, звездчатые клетки пе-

чени, эндотелиальные клетки синусоидных капилляров коры надпочечников и гипофиза, адвентициальные клетки кровеносных капилляров всех органов объединены в так называемую ретикулоэндотелиальную систему (РЭС), или макрофаготическую систему. Все эти клетки обладают способностью к фагоцитозу и утилизации пылевых частиц и других вредных продуктов, отживших клеток, микробов. Захваченный материал переваривается в клетках РЭС благодаря наличию в них протеолитических и липолитических ферментов. Кроме того, они играют важную роль в формировании иммунитета, в них уничтожаются микроорганизмы, нейтрализуются токсины, вырабатываются антитела, то есть эта система является мощным защитным аппаратом организма, разбросанным по разным органам и органным системам.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Почти 100 лет назад русский физиолог И. М. Сеченов (1829—1905), полемизируя с идеалистами, подчеркивал, что жизнь организма без внешней среды невозможна, что в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него. Такому определению организма соответствует и его строение. Анатомической структурой, обеспечивающей определенные взаимоотношения организма с внешней средой, является *нервная система*, в состав которой входят и *органы чувств* (анализаторы). Кроме того, нервная система выполняет и другую роль. Она регулирует работу всех частей организма.

Основная структурная единица нервной системы — нейрон. Цепь последовательно связанных нейронов обеспечивает восприятие центральной нервной системой организма различных раздражений, идущих извне или из него самого, и ее ответ на эти раздражения. Путь возбуждения от восприятия раздражения до ответа на него, проходящий через цепь нейронов, называется *рефлекторной дугой* (рис. 281), а данный процесс — *рефлексом*.

И. М. Сеченов высказал положение, что все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения являются рефлексами. Это высказывание И. С. Сеченова было доказано И. П. Павловым (1849—1936), создавшим учение об условных рефлексах. Основываясь на огромном количестве исследований, И. П. Павлов показал, что нервная система, с одной стороны, объединяет работу всех частей организма, с другой — связывает организм с внешней средой. Он также утверждал, что нервная система обладает трофической функцией, и предполагал, что каждый орган имеет три нерва: чувствительный, двигательный и трофический. В анатомической литературе высказывается предположение, что трофическая функция осуществляется двигательными или симпатическими нервами.

Данные физиологии, медицинской и ветеринарной клиники показывают, что различные, даже небольшие нарушения в деятельности центральной нервной системы ведут к расстройству в состоянии организма. Выключение части нервной системы ведет к остановке деятельности иннервируемых ею органов, вызывает параличи, а поражение жизненно важных центров нервной системы вызывает быструю смерть животного.

Исходя из регулирующей роли нервной системы в жизнедеятельности организма, И. П. Павлов вместе с крупнейшим русским клиницистом С. П. Боткиным (1832—1889) создали новую концепцию в физиологии, получившую название «нервизм». Под нервизмом понимается направление в науке, которое основано на признании регулирующей роли нервной системы в жизнедеятельности всего организма.

В связи с указанным выше значением нервную систему позвоночных условно делят на четыре отдела: центральный, периферический, вегетативный и органы чувств.

Центральный отдел нервной системы, или центральная нервная система, состоит из спинного мозга и головного мозга, достигающего у высших млекопитающих наибольшего развития. Он обеспечивает разнообразные реакции на воздействия окружающей среды, лучшую координацию всех частей организма. *Периферический отдел нервной системы*, или периферическая нервная система, состоит из многочисленных нервов с их окончаниями, связывающими центральный отдел нервной системы с органами, воспринимающими внешние раздражения, с кожным покровом и системой органов произвольного движения (поперечнополосатые мышцы, кости, связки). В состав периферического отдела нервной системы входят черепномозговые и спинномозговые нервы. *Вегетативный отдел нервной системы* обеспечивает связь центрального отдела нервной системы со всеми органами, расположенными в полостях организма, а также со всеми его сосудами и другими органами, в составе которых имеется гладкая мышечная ткань. Связан он и со скелетной мускулатурой. Вегетативный отдел нервной системы делится на симпатическую и парасимпатическую части, или просто на симпатическую и парасимпатическую нервную системы. *Органами чувств* являются различные структуры, осуществляющие восприятие раздражений, идущих из внешнего мира (органы зрения, слуха, обоняния, вкуса и осязания).

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О РАЗВИТИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Предки позвоночных, как и ныне живущие простейшие организмы, по-видимому, не имели специальных органов, воспринимающих внешние раздражения и определенным образом реагирующих на них. Все клетки их выполняли эти функции. С усложнением взаимоотношений организма с внешним миром появилась нервная система, которая непрерывно совершенствовалась и достигла высокого уровня развития у млекопитающих, а особенно у человека. О последовательных ступенях исторического развития нервной системы можно судить на основе сопоставления нервной системы современных животных разной высоты организации и разных возрастных периодов их развития.

У ланцетника нервная система имеет два отдела — *центральный*, то есть *головной*, но главным образом *спинной мозг*, имеющий форму толстостенной трубки и состоящий преимущественно из тел нервных клеток, и *периферический* — в виде ряда метамерно расположенных *нервов*, образованных отростками нервных клеток (рис. 277). Нервная трубка ланцетника, располагаясь над хордой, не достигает орального конца ее. Спереди у нее расширенная полость, называемая *желудочком головного мозга*, который переходит в *центральный спинномозговой канал*. От переднего конца нервной трубки отходят две пары *периферических головных нервов*, от остальной ее части — ряд *спинномозговых нервов*, состоящих из спинной и брюшной пар. Спинные нервы являются смешанными, брюшные — двигательными.

Спинной мозг, обеспечивающий наиболее общую связь организма с внешней средой и отдельных его органов между собой, меньше изменился в филогенезе. Несмотря на ряд частных особенностей, спинной мозг у разных представителей позвоночных имеет общность принципов строения. Спинной мозг большинства позвоночных имеет почти округлую или слегка сплющенную сверху вниз овальную в поперечном сечении форму с *вентральной щелью* и со *спинномозговым каналом* в центре; снаружи у него *белое вещество*, внутри — *серое*. Длина спинного мозга у разных животных различна. Рыбы с хорошо выраженным хвостом, выполняющим важную моторную функцию, спинной мозг имеют и в хвостовом отделе. У наземных животных спинной мозг не доходит до хвоста, у ехидны, например, он настолько короток, что представляется небольшим отростком головного мозга и располагается только в передней части позвоночного канала.

Головной мозг в филогенезе позвоночных претерпевает большие изменения и имеет значительные различия, которые свидетельствуют о его совершенствовании на пути от низших животных к высшим.

В головном мозге позвоночных различают ромбовидный, средний, промежуточный и конечный мозг (рис. 278). В каждом из этих отделов имеются полости (желудочки), являющиеся продолжением центрального спинномозгового канала.

Ромбовидный мозг состоит из продолговатого и заднего мозга. Полость его превратилась в четвертый мозговой желудочек.

Продолговатый мозг (*9*) расположен между спинным и средним мозгом. У большинства животных он является довольно развитым. Однако относительный размер его уменьшается по мере повышения высоты организации животного. Значительное развитие этого отдела связано с тем, что в нем располагаются тела нервных клеток, от деятельности которых зависят такие жизненно важные функции, как дыхание, деятельность органов пищеварения, работа сердца и др. Отростки нервных клеток продолговатого мозга формируют половину всех черепномозговых нервов. В нем проходят пучки нервных волокон, соединяющие другие отделы головного мозга со спинным мозгом.

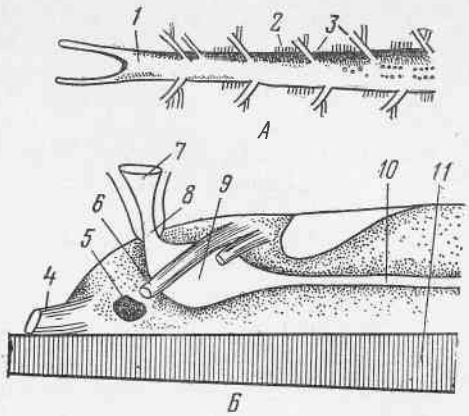


Рис. 277. Схема передней части нервной системы ланцетника:

А — вид со спинной стороны; *Б* — в продольном разрезе; *1* — центральная нервная система; *2* — двигательные (брюшные) нервы; *3* — смешанные (спинные) нервы; *4* — первая пара нервов; *5* — пигментные клетки; *6* — вторая пара нервов; *7* — обонятельная ямка; *8* — невропор; *9* — желудочек мозга; *10* — нервная трубка; *11* — хорда.

Задний мозг вначале был представлен только мозжечком (*4*). Такое строение этого отдела имеют наиболее примитивные представители современных позвоночных — рыбы. Расположен он над продолговатым мозгом. Серое вещество мозжечка лежит снаружи в виде тонкой пленки, называемой *корой мозжечка*. В дальнейшем в состав заднего мозга вошли сформировавшиеся *ножки мозжечка* и *мозговой мост*. Все эти образования явились дополнительными путями, связывающими центры спинного мозга, мозжечка и большого мозга. Впоследствии на поверхности мозжечка появились *борозды* и *извилины*, благодаря чему увеличилась площадь коры мозжечка. В мозжечке путем углубления серого вещества сформировались *ядра* мозжечка. Мозжечок является центром равновесия и тонуса мышц, центром координирования движения животного.

Средний мозг вначале, по-видимому, состоял из *двух долей*, являвшихся зрительными центрами (*3*). У низших позвоночных и у зародышей млекопитающих он хорошо развит. Однако с перемещением зрительного центра в промежуточный мозг у высших позвоночных объем среднего мозга уменьшился, хотя строение усложнилось. В нем сформировались четыре доли — *четверохолмие*, появились *ножки большого мозга* и дополнительные ядра. Полость его превратилась в узкий канал — *мозговой* (сильвиев) *водопровод*.

Промежуточный мозг (*6*) вначале, наоборот, был менее выраженным. В дальнейшем он значительно усложнился и достиг наибольшего развития у млекопитающих. В нем сформировались *эпифиз*, *гипофиз* и *зрительные бугры*. Полость его превратилась в *третий мозговой желудочек*. В промежуточном мозге появилось большое количество *ядер* серого вещества, через которые проходят проводящие пути к коре головного мозга и обратно.

Конечный мозг в процессе филогенеза подвергся наибольшему изменению. Он состоит из обонятельного, древнего, мозга и вторичного плаща, имеющего более позднее происхождение и наиболее развитого у приматов, особенно у человека. *Обонятельный мозг* вначале состоял из обонятельных долей и базального ганглия (*11*), превратившегося впоследствии в *полосатое тело* и *обонятельный треугольник*. *Примитивный плащ* вначале был развит очень слабо, имел вид тонкой эпителиальной пластинки, прикрывающей базальный ганглий, и был тесно связан с органом обоняния. В дальнейшем он был вытеснен сильно разросшимся *вторичным плащом* (*1*), который стал регулирующим центром жизнедеятельности всего организма. Полость конечного мозга разделилась на две полости — *боковые желудочки*. В конечном мозге произошел целый ряд других усложнений, наиболее выраженных у млекопитающих.

В **эмбриогенезе млекопитающих** центральная нервная система развивается из эктодермы, которая образует на спинной стороне зародыша сначала небольшое углубление в виде *желобка* (рис. 279). Края этого желобка — *нервные валики* (*2*) в дальнейшем соединяются, начиная с переднего края, и образуют трубку, открытую спереди и сзади. Переднее отверстие трубки — *невропор* (*13*) скоро зарастает. Задний участок трубки — *невроэнтерический канал* (*14*) долгое время остается соединенным с кишеч-

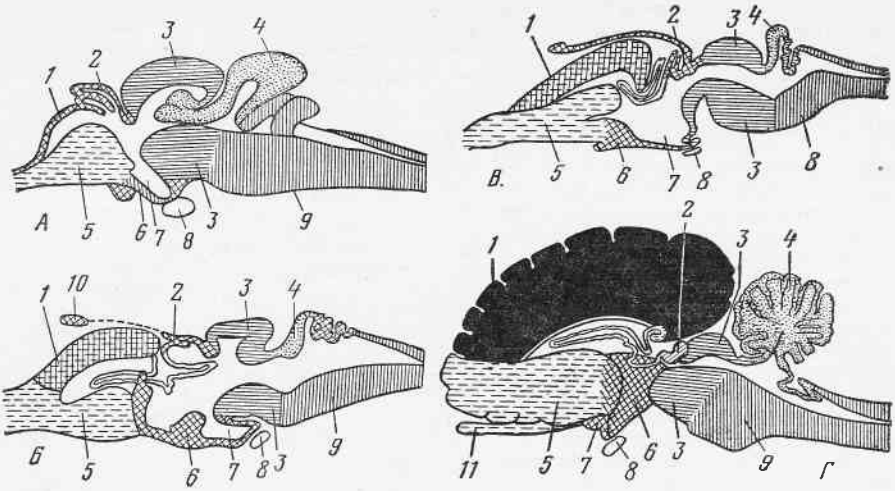


Рис. 278. Схема продольных разрезов через головной мозг позвоночных животных: *А* — костистых рыб; *Б* — амфибий; *В* — рептилий; *Г* — млекопитающих; *1* — плащ; *2* — эпифиз; *3* — средний мозг; *4* — мозжечок; *5* — базальный ганглий конечного мозга; *6* — промежуточный мозг; *7* — воронка; *8* — гипофиз; *9* — продолговатый мозг; *10* — теменной глаз; *11* — обонятельная луковица.

ной трубкой, а затем отделяется от нее и закрывается. Образовавшаяся таким путем закрытая нервная трубка располагается над хордой, а ее полость превращается в *центральный спинномозговой* (*7*) канал и мозговые желудочки. Полость канала выстилается клетками, образующими сплошной слой, называемый *эпендимой*. Остальные клетки стенки трубки превратились в *нейроны* и опорные клетки — нейроглию. Вблизи нервных валиков образовалась вначале сплошная ганглиозная пластинка (*8*), которая позже разделилась на ряд сегментальных *спинномозговых ганглиев*.

Из клеток, расположенных около центрального спинномозгового канала, образовалось *серое вещество*, а из их отростков, лежащих по периферии трубки — *белое вещество спинного мозга*. Боковые стенки трубки, разрастаясь, образовали боковые пластинки, из них развились дорсальные столбы (чувствительные отделы), которые на поперечном разрезе спинного мозга называются *дорсальными рогами*, и основные пластинки (двигательные отделы), создающие основу *вентральных столбов*, или *вентральных рогов* (на поперечном разрезе спинного мозга). Дорсальные и вентральные стенки

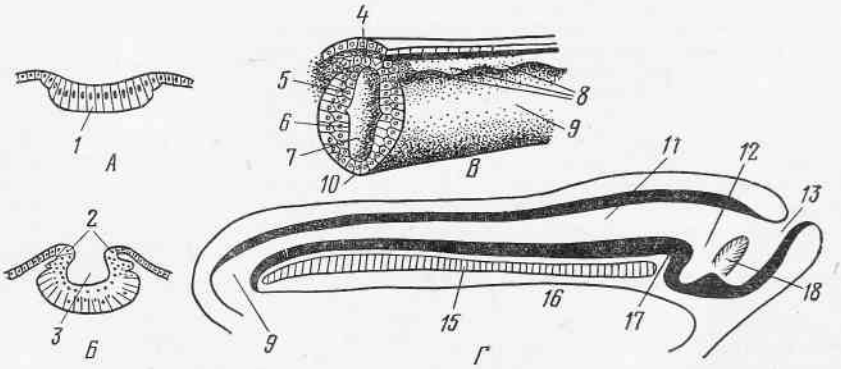


Рис. 279. Последовательные стадии развития спинного мозга в поперечном (*А*, *Б*, *В*) и продольном (*Г*) разрезах:

1 — нервная пластинка; *2* — боковые нервные валики; *3* — нервный желобок; *4* — сомкнувшаяся эктодерма; *5* — боковая пластинка; *6* — основная пластинка; *7* — центральный спинномозговой канал; *8* — ганглиозная пластинка; *9* — нервная трубка; *10* — пластинка дна; *11* — вторичный мозговой пузырь; *12* — первичный мозговой пузырь; *13* — переднее отверстие (невропор); *14* — заднее отверстие; *15* — хорда; *16* — кишечник; *17* — вентральная складка; *18* — глазной пузырь.

остаются более тонкими. Дальнейшее утолщение стенки нервной трубки происходит за счет роста отростков клеток — белого мозгового вещества, из которого образуются *дорсальные*, *боковые* и *вентральные канатики*, являющиеся проводящими путями от периферии к центру и обратно.

Головной мозг в своем развитии проходит три стадии.

Двухпузырная стадия развития головного мозга — в очень ранний период развития зародыша передний конец нервной трубки расширяется и выходит орально за пределы хорды. Вентральной складкой, образовавшейся на месте изгиба у края хорды, он делится на два пузыря — древний, или первичный, прехордальный мозговой пузырь (*12*), и вторичный, эпихордальный мозговой пузырь (*11*).

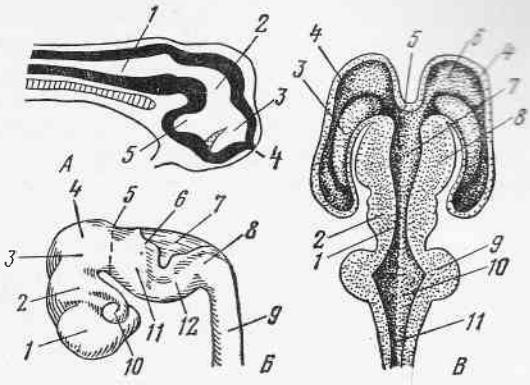


Рис. 280. Схема развития головного мозга.

А — трехпузырная стадия: *1* — ромбовидный мозг; *2* — средний мозг; *3* — передний мозг; *4* — концевая пластинка; *5* — воронка; *Б* — пятипузырная стадия: *1* — конечный мозг; *2* — промежуточный мозг; *3* — средний мозг; *4* — теменной бугор; *5* — перешеек; *6* — закладка мозжечка; *7* — мозговой парус; *8* — затылочный изгиб; *9* — спинной мозг; *10* — глазной пузырь; *11* — ромбовидный мозг; *12* — мостовой изгиб; *В* — пятипузырная стадия во фронтальном разрезе: *1* — мозговой водопровод; *2* — средний мозг; *3* — полосатое тело; *4* — боковые желудочки; *5* — концевая пластинка; *6* — конечный мозг; *7* — третий мозговой желудочек; *8* — промежуточный мозг; *9* — мозжечок; *10* — четвертый мозговой желудочек; *11* — продолговатый мозг.

Трехпузырная стадия развития головного мозга (рис. 280 — *А*). В дальнейшем задний (вторичный) мозговой пузырь дорсальной перетяжкой вновь делится на два расширенных участка. Таким образом выделяется средний мозг, от которого отходят два полых выпуклых выроста — глазные пузыри (*10*) — зачатки глаз. При этом прехордальный (передний) мозг получает название переднего мозга (*3*), вновь выделившийся называется средним (*2*), а эпихордальный (задний) — ромбовидным мозгом (*1*).

Трехпузырная стадия сменяется *пятипузырной стадией* (*В*). В этой стадии передний мозг разделяется на два отдела. Часть его, прилегающая к среднему мозгу, образует промежуточный мозг (*8*), а передняя его часть получает название конечного мозга (*6*). Ромбовидный мозг также образует две части: задний мозг и продолговатый. Средний мозг остается без изменений. Таким образом, в передней части нервной трубки возникают пять пузырей головного мозга. Полости пузырей в дальнейшем превращаются в желудочки мозга: два боковых (*4*) — в конечном мозге, третий (*7*) — в промежуточном, четвертый (*10*) — в ромбовидном мозге и в узкий мозговой водопровод (*1*) — в среднем мозге. Полости отдельных желудочков мозга за счет разрастания стенок сильно уменьшаются, а различные отделы мозга приобретают более тесную связь как друг с другом, так и со спинным мозгом.

1. ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ОТДЕЛ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ, ИЛИ ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

В состав центрального отдела нервной системы входят головной и спинной мозг с их ганглиями.

Спинномозговые ганглии — округлые тельца, располагающиеся вдоль спинного мозга, справа и слева от него. Лежат они вместе со спинным мозгом внутри позвоночного канала. Число ганглиев соответствует числу сегментов.

Гистологически ганглии состоят из стромы и нервных клеток с их отростками. Снаружи ганглий одет соединительнотканной оболочкой. Отростки ее вдаются внутрь ганглия, формируя его строму. Строма богата кровеносными капиллярами. В ней большими группами размещаются нервные клетки. Они относятся к типу ложноуниполярных клеток. От их довольно крупного тела отходит один конусовидный отросток. На некотором расстоя-

нии от тела он разделяется на два более тонких отростка. Один из них направляется к спинному мозгу — это центральный отросток (аксон), а другой в составе спинномозгового нерва направляется на периферию — дендрит (чувствительные волокна кожи связок и мышц). Нейроны спинномозговых ганглиев являются рецепторными, то есть первыми нейронами в рефлекторной дуге. К телам нервных клеток чувствительный импульс приходит по дендритам, которые являются осевыми цилиндрами чувствительных волокон смешанных спинномозговых нервов, с периферии, а по аксонам нервный импульс направляется в спинной мозг.

Тела нервных клеток окружены слоем соединительной ткани и клетками нейроглии, имеющими значение в питании нейронов. В случае же дегенерации или гибели последних эти клетки фагоцитируют их остатки.

СПИННОЙ МОЗГ

Спинной мозг — medúlla spinális — лежит в позвоночном канале. В нем различают *шейный*, *грудной*, *поясничный* и *крестцовый* отделы. Два последних из-за небольшой величины крестцового отдела объединяют в пояснично-крестцовый отдел. В области шейного и пояснично-крестцового отделов спинной мозг образует соответственно шейное и поясничное утолщения. Связано это с тем, что в области их расположения лежит большее количество нервных, главным образом двигательных клеток, отростки которых образуют белое вещество и мощно развитые нервы для грудной и тазовой конечностей.

Краниальный конец шейного отдела спинного мозга без особых границ переходит в продолговатый мозг. Каудальный конец пояснично-крестцового отдела резко суживается, образуя *мозговой конус*, который в дальнейшем переходит в *концевую нить*, заканчивающуюся в области первых хвостовых позвонков. Это недоразвивающаяся у млекопитающих хвостовая часть спинного мозга.

От спинного мозга отходят перпендикулярно спинномозговые нервы, которые выходят через лежащие против них межпозвоночные отверстия. В задней части мозга нервы отходят от мозга под острым углом и, направляясь назад, выходят из позвоночного канала каудальнее места их отхождения от мозга. В результате мозговой конус и концевая нить сопровождаются на значительном протяжении отошедшими раньше от мозга, но не вышедшими еще из позвоночного канала нервами. Эти нервы образуют сзади мозгового конуса спинного мозга как бы кисточку, называемую *конским хвостом*.

На *поперечном разрезе* свежего спинного мозга видно, что он состоит из белого мозгового вещества по периферии, серого мозгового вещества в середине и центрального спинномозгового канала в центре серого вещества (рис. 281).

Серое вещество мозга на поперечном разрезе имеет форму буквы Н или летящей бабочки. Часть серого вещества, соответствующая перекладине буквы Н, называется *серой спайкой* (*6*), в центре ее находится *центральный спинномозговой канал* (*11*), заполненный спинномозговой жидкостью. От концов серой спайки дорсально отходят правый и левый дорсальные столбы, или *рога*, *серого вещества* (*5*), а вентрально — правый и левый вентральные столбы, или *рога*, серого вещества (*10*). В грудном и поясничном отделах спинного мозга, кроме того, имеются правый и левый латеральные столбы, или рога, серого вещества (*8*), которые расположены между дорсальным и вентральным столбами своей стороны.

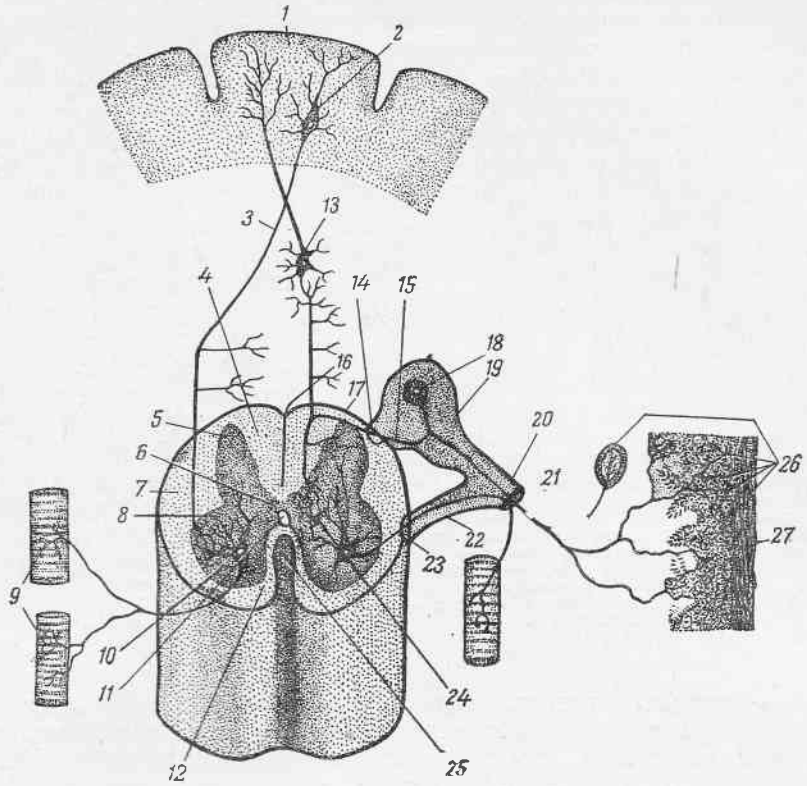


Рис. 281. Схема поперечного разреза спинного мозга (схема рефлекторной дуги и распространения рефлекса):

1 — кора головного мозга; *2* — тело эффекторного нейрона; *3* — его нейрит; *4* — дорсальный канатик белого вещества; *5* — дорсальный столб (рог) серого вещества; *6* — серая спайка мозга; *7* — латеральный канатик белого вещества; *8* — латеральный столб (рог) серого вещества; *9* — эффекторные окончания в мышце; *10* — вентральный столб (рог) серого вещества; *11* — спинномозговой канал; *12* — вентральный канатик белого вещества; *13* — чувствительный нейрон; *14* — дорсальный корешок; *15* — эффекторный отросток; *16* — дорсальная срединная борозда; *17* — латеральная дорсальная борозда; *18* — тело рецепторного нейрона; *19* — спинномозговой ганглий; *20* — смешанный нерв; *21* — рецепторный отросток; *22* — вентральный корешок; *23* — латеральная вентральная борозда, *24* — вставочный нейрон; *25* — вентральная срединная щель; *26* — рецепторные окончания; *27* — кожа.

Белое мозговое вещество делится вентральной срединной щелью (*25*) и дорсальной срединной бороздой (*16*) на правую и левую половины. Каждая половина белого вещества, в свою очередь, рогами, или столбами, серого мозгового вещества делится на дорсальные (*4*) боковые (*7*) и вентральные канатики (*12*). Вентральные канатики не полностью отделены друг от друга срединной щелью. Остающаяся неразделенной часть канатиков называется *вентральной белой спайкой*. Между дорсальными канатиками снаружи обрисовывается дорсальная срединная борозда. Латерально от нее и от вентральной срединной щели имеются еще с каждой стороны по две латеральные борозды (*17*, *23*), которые отделяют боковые канатики (*7*) от дорсальных и вентральных канатиков (*4*, *12*).

Через вентральную боковую борозду из спинного мозга выходят *двигательные корешки* спинномозговых нервов; через дорсальную боковую борозду в спинной мозг входят *чувствительные корешки* этих нервов.

Оболочки — méninges — спинного мозга (рис. 282). Спинной мозг низших животных имеет одну *примитивную мозговую оболочку*. У амфибий и

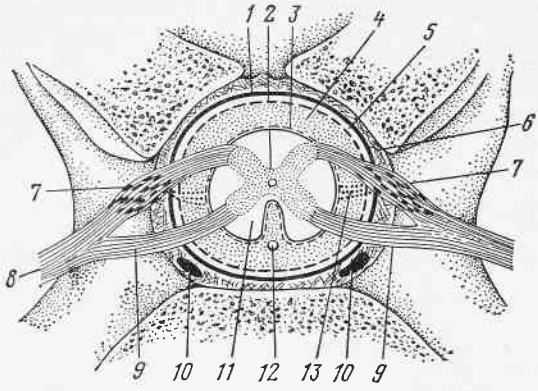


Рис. 282. Схема оболочек спинного мозга на поперечном разрезе:

1 — твердая мозговая оболочка; *2* — паутинная мозговая оболочка; *3* — мягкая мозговая оболочка; *4* — субарахноидальное пространство; *5* — субдуральное пространство; *6* — эпидуральное пространство; *7* — спинномозговой ганглий на дорсальном корешке; *8* — смешанный спинномозговой нерв; *9* — вентральный корешок; *10* — вентральный позвоночный синус; *11* — спинной мозг; *12* — спинномозговая артерия; *13* — зубовидная связка.

рептилий из нее образуются две оболочки: мягкая, облегающая весь мозг, входящая в его вентральную щель, и твердая, расположенная снаружи. У млекопитающих три оболочки — мягкая, паутинная, образовавшиеся из мягкой, и твердая, развиваются они из мезенхимы.

Мягкая оболочка — pia máter medullae spinális — богата сосудами, довольно плотная, покрывает весь спинной мозг. Она имеет особые связки, соединяющие ее с твердой мозговой оболочкой и удерживающие спинной мозг в позвоночном канале в подвешенном состоянии (*3*). Снаружи она покрыта эпителием.

Паутинная оболочка — túnica arachnoidea medúllae spinalis — нежная, тонкая, покрытая с обеих сторон эндотелием. Между ней и мягкой оболочкой имеется хорошо выраженное субарахноидальное, или подпаутинное, пространство, заполненное цереброспинальной (спинномозговой) жидкостью. Она также соединяется сосудами, нервами, связками с твердой мозговой оболочкой (*2*, *4*).

Твердая мозговая оболочка — dúra máter medúllae spinális — состоит из плотной соединительной ткани и покрыта с внутренней поверхности эндотелием. Между ней и паутинной оболочкой остается щелевидное субдуральное пространство, заполненное цереброспинальной жидкостью. К стенке позвоночного канала она прилежит неплотно. Между ними находится эпидуральное пространство, заполненное рыхлой соединительной и жировой тканями. Рядом связок и других образований твердая мозговая оболочка хорошо скреплена со стенками позвоночного канала (*1*, *13*).

Все эти оболочки покрывают также начало спинномозговых нервов, образуя их наружные стенки, или влагалища.

Сосуды спинного мозга. Спинной мозг васкуляризируется *спинномозговыми ветвями* позвоночных, межреберных, поясничных и крестцовых артерий, а также *спинномозговой артерией*, отходящей от одной из ветвей общих сонных артерий. Вентрально от эпидурального пространства по сторонам продольной дорсальной связки располагаются два венозных синуса, анастомозирующих между собой и с сегментальными венами, уносящими венозную кровь из позвонков и спинного мозга.

Гистологически в *сером веществе* спинного мозга обнаруживаются тела нервных клеток, нервные волокна (главным образом безмякотные) и глия. В связи с тем что все эти элементы не имеют миелиновых оболочек, образуемая ими часть спинного мозга серого цвета. Нервные клетки, близкие по размерам, структуре и функциям, лежат в сером веществе группами, называемыми ядрами. Среди них можно выделить: 1) клетки, отростки которых заканчиваются синапсами в пределах серого вещества; 2) клетки,

нейтриты которых проходят в белом веществе обособленными пучками волокон, несущими нервные импульсы от ядер спинного мозга в другие его сегменты или в соответствующие отделы головного мозга; 3) клетки, нейтриты которых выходят из спинного мозга в составе вентральных корешков спинного мозга, образуя эфферентные (двигательные) пути. Отдельные участки серого вещества спинного мозга сильно отличаются друг от друга по составу нейронов и нейроглии.

Белое вещество состоит из глии и нервных, главным образом мякотных, волокон. Обкладывающая эти волокна миелиновая оболочка придает беловато-желтоватый цвет периферической части спинного мозга.

Пучки нервных волокон, осуществляющие связь между различными отделами нервной системы, называются проводящими путями спинного мозга. Смежные проводящие пути нерезко отграничены, так как всегда имеется зона, где их волокна смешиваются. Среди проводящих путей спинного мозга различают короткие проводящие пути. Они соединяют между собой отдельные участки спинного мозга и составляют собственный аппарат, или *собственные пути*, спинного мозга. Другие пучки связывают спинной мозг с головным. Они значительно длиннее и лежат поверхностнее собственных путей спинного мозга. Среди пучков, связывающих спинной мозг с головным, выделяют *восходящие пути*, несущие импульсы к головному мозгу, и *нисходящие пути*, несущие импульсы от головного к спинному мозгу.

Спинной мозг является составной чатью сложного аппарата рефлекторной деятельности всей нервной системы организма. Собственный аппарат спинного мозга обеспечивает простые рефлексы, протекающие без участия головного мозга. Рефлекторная дуга при этом чаще всего состоит из трех нейронов. Первым в этой рефлекторной дуге всегда будет рецепторный (чувствительный) нейрон, его тело находится в спинномозговом ганглии. От ганглиозной клетки отходит один отросток, который вскоре Т-образно разветвляется. Одна ветвь (дендрит) идет на периферию — к коже и другим органам, где формируется чувствительное нервное окончание. Дендрит вступает в синаптическую связь с чувствительным нервным окончанием. В этом месте и происходит возникновение нервного импульса. Другая ветвь (нейрит) направляется в спинной мозг и там вступает в синаптическую связь с дендритами или телами ассоциативных (вставочных) нейронов. По нейритам ассоциативных нейронов нервный импульс достигает синапсов этих нейронов с дендритами двигательных клеток, залегающих в вентральных столбах спинного мозга. По нейритам двигательных клеток импульс достигает эффектора, то есть органа или его части, где нервный импульс приводит к осуществлению какой-то деятельности (движение мышцы, отделение секрета и т. д.). При передаче нервного импульса с одного нейрона на другой происходит лавинообразное нарастание возбуждения, так как раздражение передается не одному, а нескольким ассоциативным нейронам, а те, в свою очередь, связаны с большим количеством двигательных клеток. В образовании сложной рефлекторной дуги принимает участие кора головного мозга. В этом случае нервный импульс, поступивший от рецептора, становится ощущением, а ответная реакция осознается. В сложную рефлекторную дугу, кроме указанных выше участков ЦНС, включаются нейроны ядер ствола мозга и коры полушарий.

Рефлекторная дуга в этом случае состоит из следующих звеньев: 1) чувствительное нервное окончание, 2) дендрит чувствительной клетки — ее тело и нейрит, 3) ассоциативные нейроны спинного мозга, 4) нейроны ядер продолговатого мозга, 5) нейроны зрительного бугра, 6) пирамидные клетки коры. В пирамидных клетках импульс анализируется и возникает ответная

реакция, которая в виде нервного импульса идет по нейритам пирамидных клеток. Нейриты эти составляют *пирамидные пути центральной нервной системы*. Импульс достигает моторных клеток спинного мозга, а по их нейритам — двигательных нервных окончаний. В том случае, если импульсы от чувствительных клеток не достигают коры полушарий и рефлекторные дуги замыкаются в ядрах мозжечка, они не воспринимаются как чувство и ответная реакция не контролируется сознанием. В зависимости от периферического органа, от которого идет импульс, восходящие (афферентные) проводящие пути делятся на *проприорецепторные* (импульсы от органов произвольного движения), *экстерорецепторные* (импульсы от органов чувств) и *интерорецепторные* (импульсы от внутренних органов).

ГОЛОВНОЙ МОЗГ

Головной мозг — encéphalon (рис. 283) — продолжение спинного мозга. Располагаясь в черепной коробке, он хорошо защищен от различных вредных воздействий, особенно механических. Глубокой поперечной щелью головной мозг делится на меньший — ромбовидный мозг — rhombencéphalon и массивный большой мозг — cérebrum. Большой мозг состоит из среднего, промежуточного и конечного мозга.

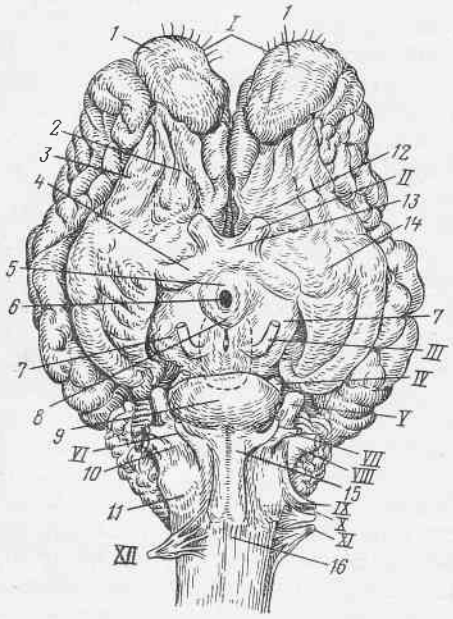


Рис. 283. Головной мозг крупного рогатого скота с базальной стороны:

1 — обонятельная луковица; *2* — медиальная и *3* — латеральная обонятельные извилины; *4* — зрительный тракт; *5* — серый бугор; *6* — отверстие воронки гипофиза; *7* — ножки большого мозга; *8* — сосцевидное тело; *9* — мозговой, или варолиев, мост; *10* — трапецевидное тело; *11* — продолговатый мозг; *12* — обонятельный треугольник; *13* — перекрест зрительных нервов; *14* — грушевидная доля; *15* — пирамиды; *16* — срединная борозда продолговатого мозга; *I* — обонятельные нити; *II* — зрительный нерв; *III* — глазодвигательный; *IV* — блоковый; *V* — тройничный; *VI* — отводящий; *VII* — лицевой; *VIII* — слуховой; *IX* — языкоглоточный; *X* — блуждающий; *XI* — добавочный; *XII* — подъязычный нерв.

Ромбовидный мозг делится на продолговатый и задний мозг.

Продолговатый мозг — medúlla oblongáta, или mýelencéphalon, — граничит со спинным мозгом. Форма и строение продолговатого мозга сходны со спинным (рис. 283, *11*). Однако его серое вещество не представляет сплошной компактной массы, а разбросано отдельными участками — *ядрами*, от которых отходят черепномозговые нервы. Эти ядра являются центрами сердцебиения, дыхания, потоотделения, слюноотделения, жевания, глотания, отрыгивания жвачки и др. Разрушение продолговатого мозга ведет к моментальной смерти.

На вентральной поверхности продолговатого мозга хорошо выражена *вентральная срединная борозда*, по бокам которой расположены *боковые борозды*. Последние, соединяясь каудально с первой, образуют *вентральную срединную щель* спинного мозга. Между бороздами располагаются пирамиды, представленные нервными волокнами пирамидных путей. В каудальной части пирамиды пе-

рекрещиваются — *перекрест пирамид*. От вентральной поверхности продолговатого мозга отходит семь пар черепномозговых нервов, начиная с VI пары и кончая XII. Дорсальная поверхность продолговатого мозга имеет продольноовальное или ромбовидное углубление, образующее дно четвертого мозгового желудочка (рис. 284—7), называемое ромбовидной ямкой.

Задний мозг — metencephalon — состоит из мозжечка (*1*) и мозгового, или варолиева, моста (*10*).

Мозжечок, или малый мозг, — cerebéllum (*1*) — имеет форму неполно выраженного шара с многими бороздами на поверхности и с извилинами между ними. Две продольные борозды разделяют его на среднюю непарную часть, или *червячок*, и две парные боковые части — *полушария мозжечка*. Серое вещество мозжечка расположено на периферии, образуя *кору*, а белое вещество — в центре. В массе белого вещества червячка имеются небольшие скопления нервных клеток, образующих *ядра мозжечка*. Кора мозжечка собрана в многочисленные сравнительно мелкие складки, вследствие чего белое вещество принимает вид ствола дерева с ветвями. Такая картина на разрезе мозжечка получила название *древа жизни*.

Мозжечок с соседними частями головного мозга соединен тремя парами ножек. *Задняя* пара ножек — *веревчатые тела* — соединяет мозжечок с продолговатым мозгом, формируя боковые стенки каудальной части четвертого мозгового желудочка. В них проходят некоторые из проводящих путей головного мозга. *Средняя*, или *боковая*, пара ножек наиболее развитая, переходит в мозговой мост, составляет боковые стенки средней части четвертого мозгового желудочка и называется *ножками мозжечка* к *мозговому мосту*. *Передняя пара* ножек мозжечка связывает его с задними холмами четверохолмия и с ножками большого мозга и называется *ножками мозжечка* к *четверохолмию*. Они образуют боковые стенки передней части четвертого мозгового желудочка.

Мозговой мост (*10*) расположен поперек передней части продолговатого мозга. Основную его массу составляют проводящие пути от спинного мозга к головному и обратно. Внутри мозгового моста находятся *ядра моста*. От вентральной поверхности мозгового моста отходит самая мощная V пара черепномозговых нервов — *тройничный*. Мозговой мост лежит в особой ямке на теле затылочной кости.

В ромбовидном мозге находится полость, которая называется *четвертым желудочком* (*7*). Дном его является упомянутая выше ромбовидная ямка, а крышей — передний и задний *мозговые паруса*, представляющие собой тоненькие пластинки, лишенные нервных клеток. Передний парус начинается от задних бугров четверохолмия, а задний — от аборального края ромбовидной ямки. Прикрепляются оба паруса к средней части мозжечка. Паруса образуют над ромбовидной ямкой как бы двухскатную крышу, на которой покоится мозжечок. Четвертый желудочек аборально сообщается с центральным спинномозговым каналом, а орально с мозговым водопроводом.

Большой мозг. **Средний мозг** — mesencéphalon — состоит из ножек большого мозга, четверохолмия и располагающегося между ними остатка полости среднего мозгового пузыря — мозгового водопровода (*9*).

Ножки большого мозга (*11*) лежат базально (вентрально) и образуют нижнюю стенку водопровода. Массу их составляют проводящие пути из коры полушарий большого мозга в спинной мозг, в ядра мозгового моста и в продолговатый мозг. В дорсальной части ножек располагаются *красные ядра* моторного центра, ядра III, IV и V пар черепномозговых нервов, а также проводящие пути из спинного мозга в четверохолмие и в зрительные

бугры. От медиальной поверхности ножек мозга отходит III пара черепномозговых нервов. Несколько аборальнее задних холмов четверохолмия, в области начала переднего мозгового паруса, начинается IV пара черепномозговых нервов. На основании мозга IV пара нервов выходит, огибая латеральную поверхность ножек мозга.

Четверохолмие (*2*) лежит над ножками мозга, образуя крышу мозгового водопровода. Снаружи оно прикрыто у млекопитающих налегающим на него мозжечком. Четверохолмие имеет два оральных — зрительных и два аборальных — слуховых холма. У большинства сельскохозяйственных животных зрительные холмы больше слуховых. У собаки, наоборот, слуховые больше зрительных. Четверохолмие в основном состоит из серого вещества. Белое мозговое вещество расположено снаружи и образовано в основном волокнами зрительных и слуховых путей. В четверохолмии заложены центры рефлексов зрачка — суживания и расширения его, центры движения глаза (но не зрения у высших животных), центры слуховых рефлексов — настораживания ушей, поворота головы.

Мозговой (сильвиев) *водопровод* связывает полость четвертого мозгового желудочка с полостью оральнее лежащего третьего мозгового желудочка.

К **промежуточному мозгу** — diencéphalon — относят зрительные бугры, третий мозговой желудочек с сосудистой покрышкой, эпифиз, серый бугор, воронку, гипофиз, сосцевидное тело, зрительные тракты.

Основная масса промежуточного мозга — *зрительные бугры* — talámi óptici (*16*), состоящие из скопления ядер серого вещества, связанных проводящими путями с корой головного мозга, с ядрами среднего мозга и со спинным мозгом. Зрительные бугры образуют латеральную стенку третьего мозгового желудочка и связаны друг с другом посредством промежуточной мозговой массы, находящейся в полости третьего мозгового желудочка.

Оральная часть дна третьего мозгового желудочка образована стенками *серого бугра* в форме чаши. Выпуклая поверхность ее обращена вниз, и поэтому с базальной стороны мозга она имеет вид бугра. В центре серого бугра находится отверстие. От него начинается в виде трубочки — *воронка гипофиза* (*15*). К свободному концу воронки прикрепляется гипофиз, подвешенный на воронке, подобно ягоде на стебельке (*13*, *14*). Аборальная часть дна третьего желудочка образована *сосцевидным телом* (*12*). Крышей третьего мозгового желудочка является *сосудистая покрышка*, образованная эпителиальной пластинкой, сросшейся с мягкой мозговой оболочкой. Сосудистое сплетение мягкой мозговой оболочки проходит отдельными частями через *межжелудочковое* отверстие в полость боковых желудочков, образуя в них *сосудистые сплетения боковых желудочков*.

Дорсо-каудально от зрительных бугров расположена соединенная с ними железа внутренней секреции — *эпифиз*, или *шишковидная железа*, состоящая из клеток нейроглии, обладающих способностью выделять гормоны (*3*).

От промежуточного мозга отходит II пара черепномозговых нервов. Это зрительные нервы. Они образуют на основании мозга перекрест зрительных нервов (*18*), который располагается в желобке перекреста зрительных нервов клиновидной кости. Далее нервные волокна формируют зрительные тракты, являющиеся частью промежуточного мозга (рис. 283—*13*).

Полостью промежуточного мозга является третий желудочек, который имеет форму кольцевидного канала, расположенного вокруг промежуточной мозговой массы зрительных бугров. Это является следствием того, что промежуточная мозговая масса зрительных бугров проросла в ранее хорошо выраженную полость третьего мозгового желудочка. Третий желудочек аборально сообщается с мозговым водопроводом, а орально через межжелу-

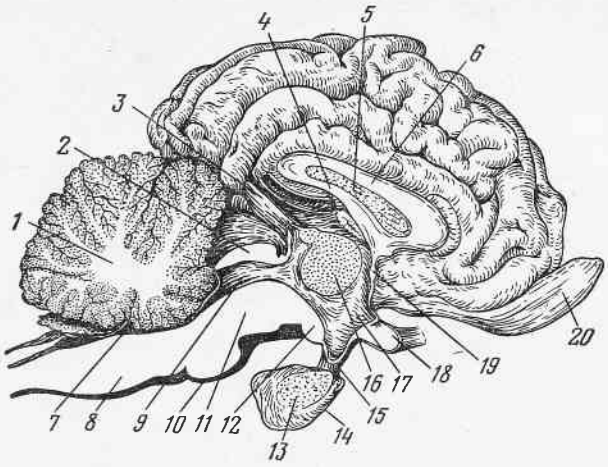


Рис. 284. Головной мозг коровы в сагиттальном разрезе:

1 — мозжечок; *2* — четверохолмие; *3* — эпифиз; *4* — свод; *5* — прозрачная перегородка; *6* — середина мозолистого тела; *7* — полость четвертого мозгового желудочка; *8* — продолговатый мозг; *9* — мозговой водопровод; *10* — мозговой мост; *11* — ножки большого мозга; *12* — сосцевидное тело; *13* — задняя и *14* — передняя доли гипофиза; *15* — воронка; *16* — промежуточная масса зрительных бугров; *17* — полость третьего мозгового желудочка; *18* — перекрест зрительных нервов; *19* — передняя комиссура; *20* — обонятельная луковица.

дочковое (монроево) отверстие — с правым и левым боковыми желудочками конечного мозга.

Гипофиз — hypóphysis, или придаток мозга, представляет собой небольшое округлое тельце; у всех животных лежит на теле клиновидной кости в ямке гипофиза (или ямке турецкого седла). Железа связана с серым бугром промежуточного мозга при помощи воронки гипофиза. Полость воронки сообщается с полостью третьего желудочка мозга. Эта железа является сложным образованием и состоит из трех частей, имеющих различное происхождение.

Промежуточный мозг у высших млекопитающих является передаточным центром проводящих путей коры головного мозга. В нем располагаются также вегетативные центры: тепловой, вазомоторный, секреторный и др.

Все части мозга, находящиеся под зрительными буграми (thalámi óptici), относят к *подталамической части* головного мозга. Здесь расположено большое количество ядер серого вещества и проводящих путей.

Конечный мозг — telencephalon (рис. 284) — глубокой щелью делится на *два полушария* — левое и правое, в которых находятся *боковые желудочки*. Полушария соединены между собой сильно развитым пластом белого мозгового вещества — *мозолистым телом* (*6*), лежащим на дне продольной щели. Между мозолистым телом и сводом третьего мозгового желудочка имеется пространство, затянутое тонкой *прозрачной перегородкой* (*5*). Она делит боковые желудочки на правый и левый. С полостью третьего желудочка боковые желудочки сообщаются через *межжелудочковое отверстие*.

Конечный мозг, наиболее развитый у высших млекопитающих, делится на обонятельный мозг, лежащий вентрально, плащ, располагающийся дорсально, и подкорковые ганглии.

Обонятельный мозг — rhiencéphalon (рис. 278, 285) — у различных животных развит неодинаково. У животных со слаборазвитыми

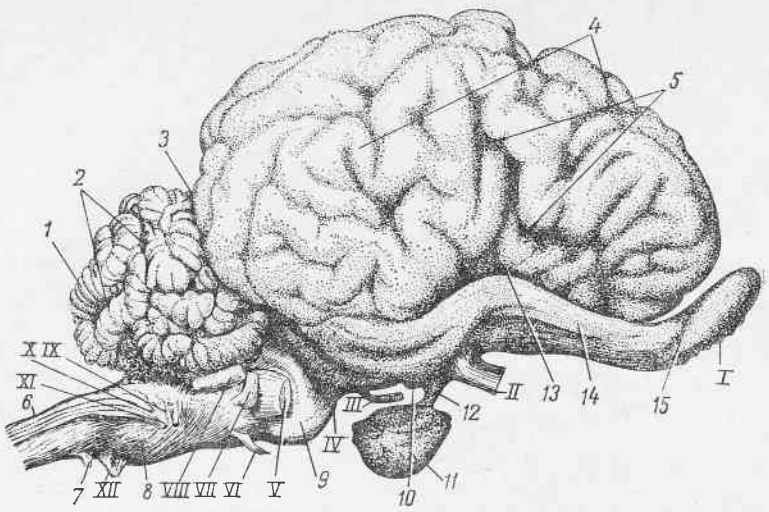


Рис. 285. Мозг крупного рогатого скота с латеральной стороны:

1 — мозжечок; *2* — извилины мозжечка; *3* — поперечная щель; *4* — полушария головного мозга; *5* — сильвиева борозда; *6* — дорсальный и *7* — вентральный корешки первого шейного позвонка; *8* — продолговатый мозг; *9* — мозговой мост; *10* — головка грушевидной доли; *11* — гипофиз; *12* — воронка; *13* — базальная пограничная борозда; *14* — латеральная обонятельная извилина; *15* — обонятельная луковица; *I—XII* — двенадцать пар черепномозговых нервов (*I* — обонятельный, *II* — зрительный, *III* — глазодвигательный, *IV* — блоковый, *V* — тройничный, *VI* — отводящий, *VII* — лицевой, *VIII* — слуховой, *IX* — языкоглоточный, *X* — блуждающий, *XI* — добавочный, *XII* — подъязычный).

органами обоняния он невелик (обезьяны, киты). У большинства животных, особенно у хищных, обонятельный мозг развит хорошо. К обонятельному мозгу относят обонятельные луковицы (рис. 283—*1*), обонятельные извилины (*2*, *3*), обонятельные треугольники (*12*), грушевидные доли (*14*) и расположенные на дне боковых желудочков конечного мозга мозговые (аммоновы) рога и хвостатые ядра. Все перечисленные образования соединены проводящими путями с корой большого мозга и содержат большое количество ядер серого вещества.

В них расположены промежуточные центры, от которых к различным отделам головного мозга идут обонятельные импульсы и которые связывают последние со зрительными и слуховыми возбуждениями.

Плащ. Кора головного мозга. Плащ наибольшего развития достигает у высших млекопитающих (рис. 278). В нем содержатся высшие центры всей жизнедеятельности животного. Серое вещество находится снаружи плаща, белое — внутри. Белое вещество, соединяющее полушария большого мозга, называется мозолистым телом. Поверхность плаща у млекопитающих покрыта большим количеством *извилин с бороздами* (рис. 285—*5*) между ними, что увеличивает площадь расположения нервных клеток. Эта часть плаща, являющаяся основной функциональной его частью, называется *корой головного мозга*.

Подкорковые ганглии занимают вентро-латеральное положение в полушариях конечного мозга.

Сетчатая формация

Сетчатая формация — formatio reticularis (ретикулярная формация) — образована из нейронов различной величины, отличающихся от других нейронов тем, что их дендриты слабо ветвятся, нейтриты дают нисходящие и вос-

ходящие ветви, сопровождающиеся многочисленными коллатералями. Волокна клеток этого образования, расходясь во все стороны, соприкасаются с большим количеством клеток мозга. Под микроскопом в ней можно наблюдать переплетение волокон в виде сетки, где и лежат клетки отдельно или в виде скопления.

Расположена сетчатая формация в продолговатом и среднем мозге, она достигает зрительных бугров и подталамическую часть. Морфологически и функционально сетчатая формация связана с корой больших полушарий, с мозжечком, с ядрами черепномозговых нервов, со спинным мозгом, со всеми чувствительными путями ствола мозга. Физиологи придают этой формации большое значение, как сложному рефлекторному центру, влияющему на многие функции.

Оболочки головного мозга

Головной мозг имеет те же три оболочки, что и спинной (рис. 282), то есть мягкую — pia máter encéphali, паутинную — túnica arachnoidea encéphali и твердую — dúra máter encéphali. Однако их взаимоотношения между собой и костями черепа другие, чем в спинном мозге.

Мягкая мозговая оболочка вплотную прилежит к мозгу, заходя во все его извилины, даже в полости желудочков (сосудистые покрышки). *Паутинная оболочка* над извилинами соединяется с мягкой мозговой оболочкой и только над бороздами отходит от нее, переходя с извилины на извилину и образуя *субарахноидальное пространство*. *Твердая мозговая оболочка* не соединяется с паутинной, и между ними имеется хорошо выраженное *субдуральное пространство*. Твердая мозговая оболочка срастается с надкостницей черепа и эпидурального пространства не образует. Между ними остаются только в отдельных местах свободные участки — венозные синусы (дорсальные и вентральные). От внутреннего сагиттального гребня и соседних с ним выступов твердая мозговая оболочка опускается в продольную щель головного мозга. Эта ее часть называется *серповидной связкой*. От межтеменной кости и гребня каменистой кости твердая мозговая оболочка опускается в щель между мозжечком и большим мозгом и образует *перепончатый мозжечковый намет*.

В субарахноидальном пространстве находится спинномозговая жидкость, которая попадает сюда через отверстие из четвертого мозгового желудочка.

Жидкость образуется преимущественно в сосудистых сплетениях желудочков мозга. Роль ее неизвестна. Предполагают, что она является питательной средой для нервных клеток, предохраняет центральную нервную систему от сотрясений, регулирует внутричерепное давление, удаляет продукты распада.

Сосуды головного мозга. У сельскохозяйственных животных, кроме рогатого скота, артериальная кровь поступает в головной мозг главным образом по внутренним сонным и затылочным артериям.

Внутренние сонные артерии образуют на базальной стороне мозга артериальное кольцо, от которого отходит ряд других сосудов; затылочные артерии формируют основную мозговую артерию (для головного мозга) и спинномозговую артерию (для спинного мозга). Кровоснабжение мозга рогатого скота обеспечивается преимущественно за счет ветвей внутренней челюстной артерии, которые вместе с ветвями позвоночной артерии формируют *чудесную сеть*.

Венозная кровь из головного мозга оттекает через дорсальные, вентральные и поперечные синусы и через дорсальные и вентральные мозговые

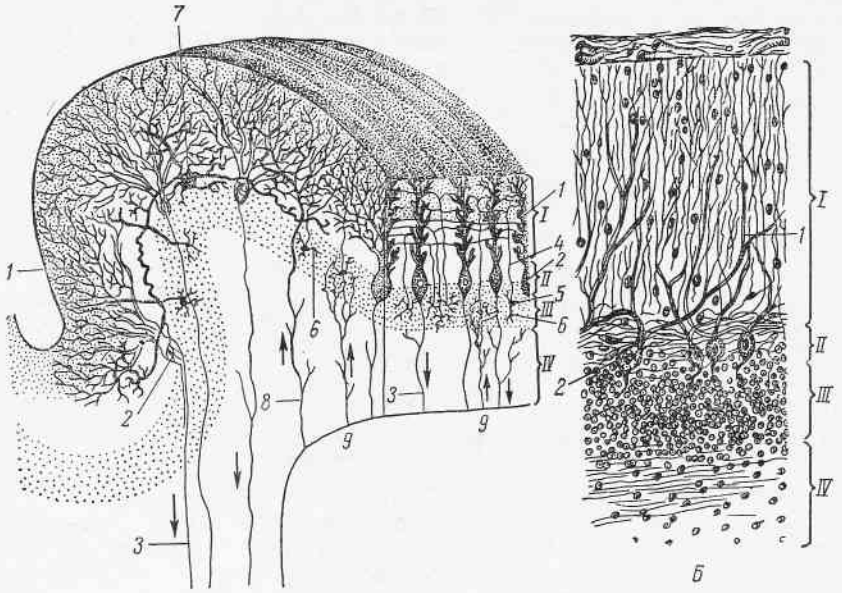


Рис. 286. Строение коры мозжечка:

А — разрез извилины в продольном и поперечном направлениях; *Б* — микроскопическая картина коры мозжечка; *I* — молекулярный слой, или слой сплетений; *II* — ганглиозный слой; *III* — слой зерен; *IV* — белое вещество мозжечка; *1* — дендрит грушевидной клетки; *2* — ее тело; *3* — ее нейрит; *4* — нейрит зернистой клетки; *5* — ее тело; *6* — ее дендрит; *7* — корзинчатая клетка с ее отростками, оплетающими грушевидные клетки; *8* — лазящие (лиановидные) волокна; *9* — моховидные волокна. Стрелки показывают ход возбуждения.

вены, откуда переходит в поверхностные височные, глубокие лицевые и внутренние челюстные вены, а далее в яремную вену.

Гистологическое строение коры мозжечка. Мозжечок регулирует координацию движений, мышечный тонус и поддерживает равновесие. Он состоит из серого (кора) и белого вещества. Гистологически кора мозжечка делится на три слоя: наружный — молекулярный, средний — ганглионарный и глубокий — зернистый (рис. 286). В ганглионарном слое расположены крупные овальные тела грушевидных клеток (клетки Пуркине). Два дендрита каждой такой клетки направляются в молекулярный слой, где они разветвляются, подобно рогам оленя, причем все ветви их располагаются в одной плоскости (*1*). От тел грушевидных клеток отходят длинные, маловетвящиеся нейриты, которые проходят от серого вещества через белое и оканчиваются в подкорковых ганглиях мозжечка. Из всех структурных элементов мозжечка только нейриты грушевидных клеток (клеток Пуркине) покидают кору мозжечка. Они образуют начальное звено его эфферентных путей. Грушевидные клетки соединяются друг с другом при помощи отростков корзинчатых клеток, лежащих в молекулярном слое. Кроме того, дендриты грушевидных клеток соединяются при помощи Т-образно разветвляющихся нейритов клеток-зерен (*4*). Сами клетки-зерна лежат в зернистом слое. Здесь же разветвляются и их дендриты, имеющие характерную форму птичьей лапы (*6*).

Возбуждение передается в мозжечок по чувствительным волокнам белого вещества. Одни из этих волокон — моховидные — оплетают дендриты клеток-зерен, другие — лиановидные — обвивают дендриты грушевидных клеток. От клеток-зерен через их нейриты возбуждение доходит до ден-

дритов грушевидных клеток. Так как последние связаны друг с другом, то возбуждение охватывает многие грушевидные клетки. Далее по нейритам этих клеток возбуждение направляется к клеткам подкоркового ядра мозжечка, а от них на периферию к эффекторным органам. Основу серого и белого вещества мозжечка составляет нейроглия.

Гистологически кора полушарий большого мозга устроена тем сложнее, чем выше организация животного, чем разнообразнее его связь с окружающей средой. При участии коры головного мозга осуществляются сложные условные рефлексы. В коре полушарий совершается анализ и синтез возбуждений, поступающих извне.

Аналитическая деятельность неразрывно связана с органами чувств, при помощи которых воспринимаются различные раздражения внешнего мира и трансформируются в возбуждение. Последнее по нервам и чувствительным проводящим путям достигает коры головного мозга, причем воздействие различных агентов внешней среды воспринимается различными участками коры. Так, в разных участках зрительных долей больших полушарий воспринимаются разнообразные зрительные образы внешнего мира, в височных — звуковые, в предцентральной извилине — тактильные и т. д., то есть внешний мир как бы разлагается в коре головного мозга на составные части.

Однако так как отдельные участки коры головного мозга соединяются друг с другом при помощи вставочных ассоциативных клеток, то происходит целостное восприятие образов внешнего мира. Это синтетическая деятельность коры. Чувствительные зоны коры связаны с двигательными участками ее. Благодаря этому возбуждение с чувствительных клеток переходит на двигательные. Отростки последних образуют двигательные пути и через двигательные нервы направляются к эффекторным органам, то есть к мышцам или железам.

Кора головного мозга контролирует работу всех других нервных центров.

Так как функция коры головного мозга в разных участках неравнозначна, то и строение ее отличается мозаичностью. Каждый участок имеет свое гистологическое лицо. В соответствии с функцией и строением в составе коры выделяют ряд полей, отличающихся друг от друга по количеству слоев и форме клеток. Цитологическая разнородность коры называется *цитоархитектоникой*.

В наиболее развитых отделах коры различают, считая снаружи, несколько слоев. 1. Молекулярный слой, состоит преимущественно из отростков нервных клеток, располагающихся в более глубоких слоях. 2. Наружный зернистый слой, или слой малых пирамид, образован клетками округлой, пирамидной или звездчатой формы, принимающими участие в образовании ассоциативных и комиссуральных путей. 3. Пирамидальный слой, или слой средних пирамид, представлен пирамидальными клетками, функция которых такая же, как у клеток предыдущего слоя. 4. Внутренний зернистый слой по структуре и функции такой же, как и наружный зернистый слой. 5. Ганглионарный, или слой больших пирамид, содержит самые крупные клетки коры пирамидной формы, называемые гигантопирамидальными нейронами. Нейриты этих клеток формируют пирамидные тракты — путь от двигательного анализатора коры к моторным нервным клеткам спинного мозга. 6. Слой полиморфных клеток состоит из различных клеток, в основном веретеновидных.

Пирамидные и веретеновидные клетки — двигательные, а звездчатые и другие многообразные клетки — вставочные. Эти клетки соединяют друг

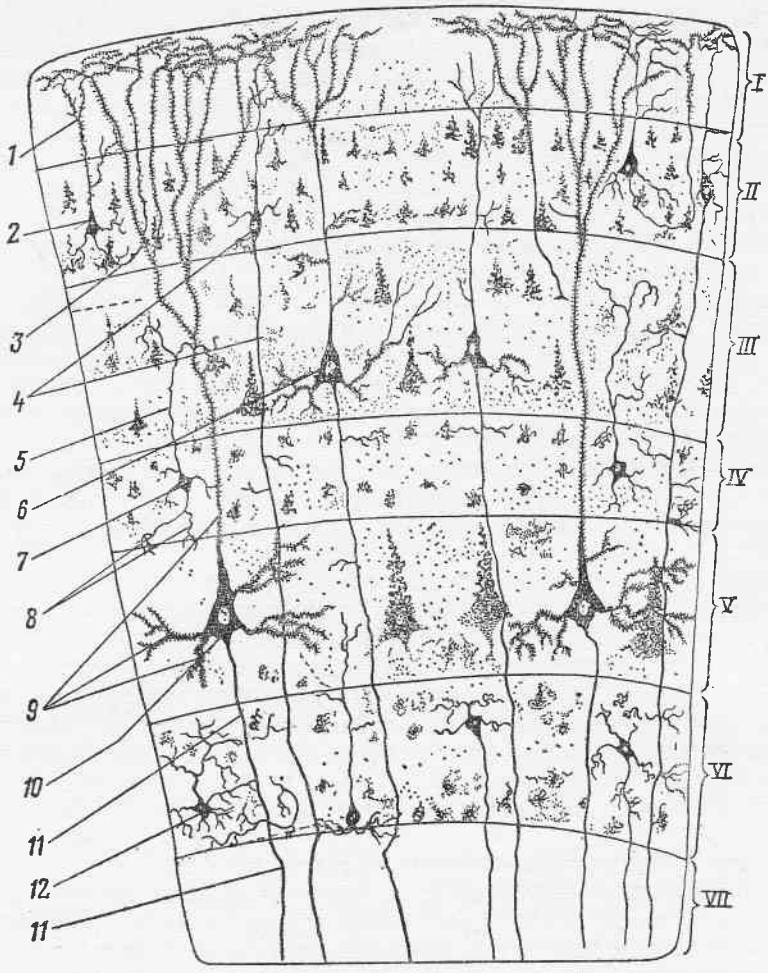


Рис. 287. Строение коры головного мозга:

I — молекулярный слой; *II* — наружный зернистый слой; *III* — пирамидальный слой; *IV* — внутренний зернистый слой; *V* — ганглионарный слой; *VI* — слой полиморфных клеток; *VII* — белое вещество мозга; *1* — дендрит пирамидальной клетки; *2* — малая пирамидальная клетка; *3* — нейрит малой пирамидальной клетки, заканчивающийся на периферии мозга; *4* — малая пирамидальная клетка, ее нейрит направляется в белое вещество, а дендрит — в молекулярный слой; *5* — нервный отросток клетки зернистого слоя; *6* — средняя пирамидальная клетка; *7* — нервная клетка зернистого слоя; *8* — ее отростки; *9* — дендрит крупной пирамидальной клетки; *10* — тело крупной пирамидальной клетки; *11* — нейрит крупной пирамидальной клетки, направляющийся в белое вещество; *12* — полиморфные нервные клетки.

с другом в горизонтальном и вертикальном направлениях нейриты чувствительных клеток с дендритами двигательных (рис. 287). Благодаря им и ветвлению чувствительных нейритов импульсы, пришедшие в головной мозг по ограниченному количеству чувствительных нейритов, распространяются на огромное число эффекторных клеток.

Участки коры головного мозга различаются не только по составу и количеству клеток, но и по количеству и направлению нервных волокон. Это различие называется *миелоархитектоникой*. Принято различать несколько слоев волокон коры, которые не совпадают со слоями клеток.

Цито- и миелоархитектоника коры изучена еще недостаточно.

Что касается белого вещества плаща, то в нем расположено множество проводящих путей. Это прежде всего *чувствительные пути* и *двигательные проводящие пути*. Кроме того, в головном мозге, так же как и в спинном, имеются *собственные проводящие пути*, которые за пределы головного мозга не выходят. Одни из них связывают разнородные участки одного полушария — *ассоциативные пути*, другие связывают участки правого и левого полушарий — *комиссуральные пути*.

2. ПЕРИФЕРИЧЕСКИЙ ОТДЕЛ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ, ИЛИ ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

СПИННОМОЗГОВЫЕ НЕРВЫ

От каждого отдела спинного мозга, кроме шейного, отходит столько пар спинномозговых нервов, сколько в отделе находится позвонков. В шейном отделе восемь пар нервов (при семи шейных позвонках), так как первая пара шейных нервов выходит через межпозвоночное отверстие, лежащее впереди первого шейного позвонка, вторая пара — сзади первого шейного позвонка, а восьмая пара — позади седьмого шейного позвонка. В хвостовой отдел выходят только 3—4 пары нервов.

Образование спинномозговых нервов. У млекопитающих спинномозговые нервы смешанные, то есть слагаются из двигательных и чувствительных волокон, иннервирующих кожу, скелетные мышцы, связки и кости, а также из волокон вегетативной нервной системы, направляющихся к упомянутым органам. Однако от спинного мозга спинномозговые нервы, как и у низших хордовых, отходят в виде раздельных чувствительных и двигательных корешков. *Дорсальный, чувствительный, корешок* образован главным образом нейритами нервных клеток спинномозгового ганглия (рис. 281). Этот корешок вступает в спинной мозг в области дорсального рога серого вещества. *Вентральный, двигательный, корешок* образуется нейритами моторных клеток вентрального рога спинного мозга. Еще до выхода из позвоночного канала эти корешки соединяются, образуя *смешанный спинномозговой нерв.*

Ветвление спинномозгового нерва. Каждый спинномозговой нерв по выходе через межпозвоночное отверстие делится на дорсальную, вентральную, белую соединительную (о чем речь будет позже) и возвратную ветви. *Дорсальные ветви* иннервируют в основном мускулатуру, развившуюся из дорсального мышечного тяжа, и соответствующие участки кожи (рис. 288 — *1—4*). *Вентральные ветви* иннервируют остальную мускулатуру и кожу (*5—25*). Каждая из этих ветвей, в свою очередь, делится на медиальные и латеральные ветви. Медиальные ветви иннервируют преимущественно кости и глубоколежащую мускулатуру, латеральные — остальную мускулатуру и кожу. *Возвратные ветви* несут чувствительные волокна и иннервируют мозговые оболочки спинного мозга (сам мозг чувствительностью не обладает).

Шейные нервы — nervi cervicáles — местами образуют дорсальные и вентральные шейные *сплетения*, от которых отходят нервы к соответствующим органам. Вентральные ветви VI, VII и VIII шейных нервов и двух первых грудных нервов принимают участие в образовании *плечевого сплетения*. Вентральные ветви V, VI и VII шейных нервов образуют также диафрагмальный нерв, который иннервирует мышечную часть диафрагмы и, кроме того, обменивается соединительными ветвями с первым грудным симпатическим ганглием.

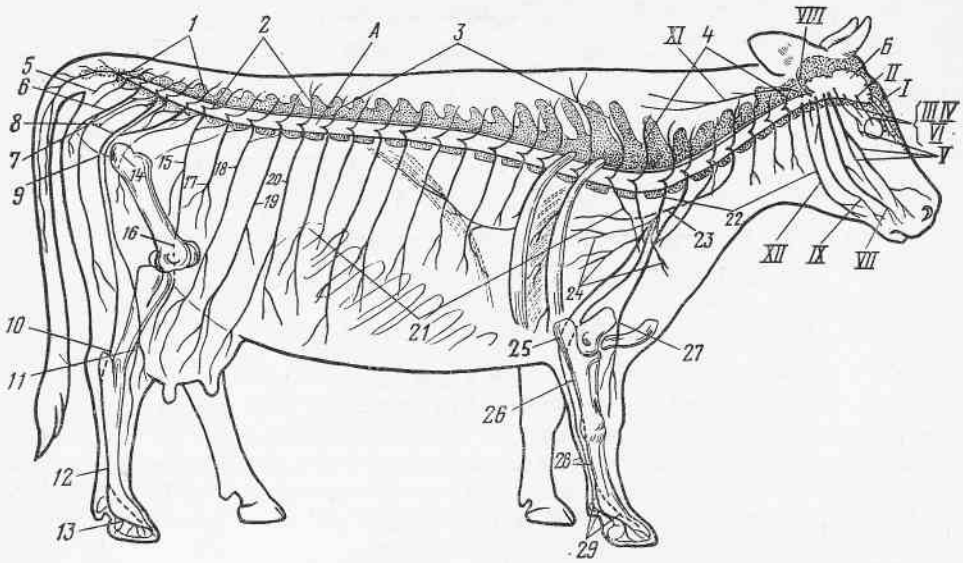


Рис. 288. Схема периферической нервной системы крупного рогатого скота (*А* — спинной мозг, *Б* — головной мозг):

Дорсальные ветви: *1* — крестцовых, *2* — поясничных, *3* — грудных и *4* — шейных нервов; вентральные ветви крестцовых нервов (крестцового сплетения): *5* — геморроидальный нерв; *6* — срамной; *7* — каудальный ягодичный; *8* — каудальный кожный бедра; *9* — седалищный; *10* — большеберцовый; *11* — малоберцовый; *12* — плантарные нервы; *13* — пальцевые нервы. Вентральные ветви поясничных нервов (поясничного сплетения): *14* — запирательный нерв; *15* — бедренный; *16* — подкожный нерв бедра и голени (сафенус); *17* — поясничный; *18* — наружный семенной; *19* — повздошно-паховый; *20* — повздошно-подчревный; *21* — межреберные нервы; *22* — вентральные ветви шейных нервов; *23* — диафрагмальный нерв. Нервы плечевого сплетения: *24* — грудные; *25* — локтевой; *26* — срединный; *27* — лучевой; *28* — пястные нервы; *29* — пальцевые нервы. Черепномозговые нервы: *I* — обонятельный; *II* — зрительный; *III, IV, VI* — группа глазодвигательных; *V* — тройничный; *VII* — лицевой; *VIII* — слуховой; *IX* — языкоглоточный; *XI* — добавочный; *XII* — подъязычный.

Грудные нервы — n. n. thoracáles. *Дорсальные ветви* их иннервируют преимущественно мышцы, разгибающие позвоночный столб, и кожу с ее производными в области холки и спины; *вентральные ветви*, или *межреберные нервы*,— остальную часть грудной клетки, частично и брюшной стенки. Вентральные ветви двух первых грудных нервов входят в состав плечевого сплетения.

Поясничные нервы — n. n. lumbáles (рис. 288). *Дорсальные ветви* иннервируют мышцы — разгибатели позвоночного столба и кожу в области поясницы, а их *латеральные ветви* заходят даже в область крупа под названием **краниальных ягодичных кожных нервов.** *Вентральные ветви* поясничных нервов иннервируют мускулатуру и кожу брюшной стенки, кожу мошонки или вымени, мышцы, сгибающие позвоночный столб в области поясницы, и образуют *поясничное сплетение*, от которого отходят нервы к тазовой конечности.

Крестцовые нервы — n.n. sacráles (рис. 288) — выходят через дорсальные и вентральные крестцовые отверстия и через межпозвоночное отверстие между крестцовой костью и первым хвостовым позвонком. *Дорсальные ветви* направляются в область крупа, иннервируя располагающуюся здесь мускулатуру и кожу. *Кожные их ветви* называются **средними ягодичными нервами.** *Вентральные ветви* крестцовых нервов иннервируют мускулатуру и кожу промежности и образуют *крестцовое сплетение*, которое вместе с поясничным сплетением составляет *пояснично-крестцовое сплетение*. Нер-

вы, выходящие из этого сплетения, принимают участие в иннервации тазовой конечности. Они иннервируют также наружные половые органы, задний отрезок прямой кишки, мускулатуру заднего прохода и частично мускулатуру хвоста.

Хвостовые нервы — n.n. caudáles (s. coccygèi) — выходят позади рудиментарных дужек первых 5—6 хвостовых позвонков. *Дорсальные их ветви*, иннервируя соответствующие мышцы и участки кожи хвоста, складываются в **дорсальный продольный нерв хвоста**; из вентральных ветвей образуется **продольный вентральный нерв хвоста.**

Нервы плечевого сплетения

Плечевое сплетение — plexus brachiales — парное, образуется оно вентральными ветвями трех последних шейных и двух первых грудных нервов (рис. 288). Оно расположено приблизительно на уровне плечевого сустава с медиальной его стороны. Из него на каждой стороне выходят следующие восемь основных нервов (рис. 289).

1. **Предлопаточный нерв** — nérvus suprascapulàris (*9*) — иннервирует преимущественно предостную, заостную и малую округлую мышцы, а также лопатку, суставную капсулу плечевого сустава и другие его элементы.

2. **Подлопаточный нерв** — n. subscapulàris (*1*) — разветвляется главным образом в подлопаточной и большой круглой мышцах, частично в суставной сумке плечевого сустава, в лопатке и плечевой кости.

3. **Подмышечный нерв** — n. axillaris (*11*) — иннервирует сгибатели плечевого сустава: дельтовидную, большую и малую круглые мышцы, кожу латеральной поверхности плеча и дорсо-латеральной поверхности предплечья.

4. **Лучевой нерв** — n. radiális (*2*) — иннервирует преимущественно разгибатели локтевого сустава: напрягатель фасции предплечья, трехглавую плеча, малую локтевую; разгибатели запястного сустава: лучевой разгибатель запястья и длинный абдуктор большого пальца; разгибатели пальцевых суставов: общий и специальные разгибатели. Лучевой нерв разветвляется также в коже предплечья, в сочленяющихся концах плечевой, лучевой и локтевой костей, в связках локтевого сустава. Конечные его ветви формируют дорсальные пальцевые нервы. Паралич предлопаточного и лучевого нервов выключает из работы иннервируемые ими мышцы, что приводит к аддукции плечевого сустава, запястный сустав принимает согнутое состояние и не разгибается.

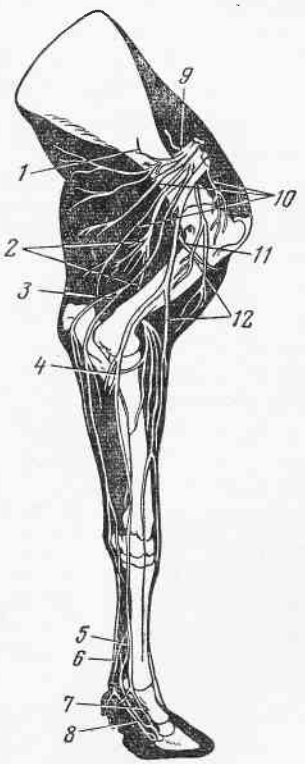


Рис. 289. Нервы плечевого сплетения рогатого скота с медиальной стороны (полусхема):

1 — подлопаточный; *2* — лучевой; *3* — локтевой; *4* — срединный; *5* — волярный медиальный; *6* — волярный латеральный; *7* — медиальный и *8* — латеральный; *9* — предлопаточный; *10* — грудные; *11* — подмышечный; *12* — мышечно-кожный.

5. **Локтевой нерв** — n. ulnáris (*3*) обеспечивает преимущественно действие локтевого сгибателя и локтевого разгибателя запястья; поверхностного и глубокого пальцевых сгибателей. Локтевой нерв отдает также ветви в плечевую и локтевую кости, в кожу предплечья. Конечные его ветви сливаются с **волярными нервами** (см.ниже). Поражение этого нерва выключает действие сгибателей кисти.

6. **Срединный нерв** — n. mediánus (*4*) — наиболее мощный и наиболее длинный из всех нервов плечевого сплетения. Он проходит от плечевого сустава до копыта и отдает ветви к костям, связкам, к лучевому сгибателю запястья, глубокому пальцевому сгибателю, коже и к другим органам. В области пясти срединный нерв делится на **медиальный** и **латеральный волярные нервы**, которые переходят в **волярные пальцевые нервы**. Последние— основные чувствительные нервы кисти.

7. **Мышечно-кожный нерв** — n. musculocutáneus (*12*) — идет сначала самостоятельно, потом соединяется со срединным нервом, образуя в области плечевого сустава *подмышечную петлю*. Он иннервирует преимущественно сгибатели локтевого сустава: двуглавую мышцу плеча и плечевую (внутреннюю), а также разгибатель плечевого сустава — коракоидоплечевую мышцу. В дистальной половине плеча он отделяется от срединного нерва и разветвляется преимущественно в коже предплечья.

8. **Грудные нервы** — n. n. pectorales (*10*) — выходят из плечевого сплетения несколькими ветвями. Основная область их иннервации — грудные мышцы, широчайшая спины, зубчатая вентральная, подкожная брюшная мышца и кожа этой области.

Нервы поясничного сплетения

Из поясничного сплетения — plexus lumbalis, образованного вентральными ветвями поясничных нервов (рис. 290—*А*), у рогатого скота и лошади отходят шесть, у свиньи и собаки семь пар нервов. Из них основные — бедренный и запирательный нервы (*Б*).

Бедренный нерв — n. femorális (*5*) — самый толстый из нервов поясничного сплетения. Из тазовой полости он выходит через бедренный канал вместе с бедренной артерией. Основная область его иннервации — подвздошная и четырехглавая мышца бедра. Отходящий от него нерв **сафенус** (ясный) (*7*), или **подкожный нерв бедра и голени**, расположен под кожей бедра с медиальной стороны, иннервирует преимущественно кожу медиальной поверхности бедра, голени и плюсны. По пути он отдает веточки к портняжной, гребешковой и стройной мышцам, действующим на бедро через тазобедренный сустав.

Запирательный нерв — n. obturatórius (*8*) — выходит из тазовой полости через запертое отверстие и иннервирует преимущественно наружную запирающую мышцу, а также гребешковую,стройную и приводящую мышцы.

Остальные нервы поясничного сплетения иннервируют брюшную стенку, органы тазовой полости, наружные половые органы и вымя.

Нервы крестцового сплетения

Из крестцового сплетения — plexus sacrális, образованного вентральными ветвями крестцовых нервов (рис. 290—*Б*), выходит шесть основных нервов, делящихся затем частично на ряд крупных нервов или ветвей.

Краниальный (*9*) и **каудальный** (*12*) **ягодичные нервы** — n. glutaéus cranális et caudális — иннервируют главным образом ягодичные мышцы

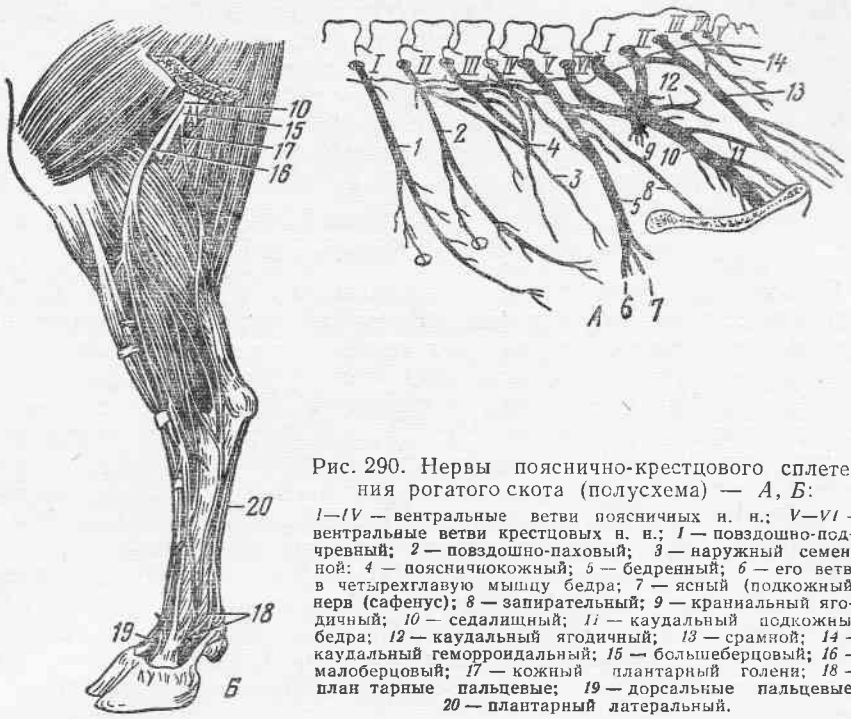


Рис. 290. Нервы пояснично-крестцового сплетения рогатого скота (полусхема) — *А*, *Б*:

I—IV — вентральные ветви поясничных н. н.; *V—VI* — вентральные ветви крестцовых н. н.; *1* — повздошно-подчревный; *2* — повздошно-паховый; *3* — наружный семенной; *4* — поясничнокожный; *5* — бедренный; *6* — его ветвь в четырехглавую мышцу бедра; *7* — ясный (подкожный) нерв (сафенус); *8* — запирательный; *9* — краниальный ягодичный; *10* — седалищный; *11* — каудальный подкожный бедра; *12* — каудальный ягодичный; *13* — срамной; *14* — каудальный геморроидальный; *15* — большеберцовый; *16* — малоберцовый; *17* — кожный плантарный голени; *18* — плантарные пальцевые; *19* — дорсальные пальцевые; *20* — плантарный латеральный.

и часть мышц заднебедренной группы, расположенных в области крупа: двуглавую бедра и полусухожильную, а также начальную часть напрягателя широкой фасции бедра.

Кожный каудальный нерв бедра — n. cutáneus fémoris caudális (*11*) — разветвляются преимущественно в полусухожильной и двуглавой мышце бедра, а также в коже, их прикрывающей.

Седалищный нерв — n. ischiádicus (*10*) — самый толстый и длинный нерв крестцового сплетения. Отдает ветви во внутреннюю запирающую мышцу, в глубокую ягодичную, в двойничную и в квадратную мышцу бедра. Из тазовой полости он выходит через большую седалищную вырезку и делится на большеберцовый и малоберцовый нервы, доходящие до копыта.

а) **Большеберцовый нерв** — n. tibiális (*15*) — идет по медио-плантарной поверхности тазовой конечности. У дистального конца голени он делится на **медиальный** и **латеральный плантарные нервы**, которые в дальнейшем разветвляются на **плантарные пальцевые нервы**. Большеберцовый нерв иннервирует начальной своей половиной разгибатели тазобедренного сустава — двуглавую мышцу бедра, полусухожильную и полуперепончатую мышцы, а также подколенную мышцу.

В дальнейшем разгибатель заплюсневого сустава — трехглавую мышцу голени и сгибатели пальцев: поверхностный и глубокий пальцевые сгибатели, а также кожу, копыто, кости, связки, бурсы, расположенные по ходу нерва.

б) **Малоберцовый нерв** — n. peronaeus (*16*) — идет по дорсо-латеральной поверхности тазовой конечности. Он иннервирует мышцы, сгибающие заплюсневый сустав — большеберцовый передний и малоберцовые; мышцы, разгибающие пальцы: длинный и специальные пальцевые разгибатели, а также кожу дорсо-латеральной поверхности тазовой конечности и другие

органы, расположенные в этой области (кости, связки, бурсы и др.). Конечные его ветви называются **дорсальными пальцевыми нервами.**

Срамной нерв — n. pudéndus (*13*) — иннервирует у самцов пенис и препуций, а у самок — наружные половые губы и клитор.

Каудальный геморроидальный нерв (*14*) иннервирует задний конец прямой кишки, ее сфинктер, хвостовую мышцу, кожу заднего прохода, а у самок — и наружные половые губы.

ЧЕРЕПНОМОЗГОВЫЕ НЕРВЫ

От головного мозга отходят двенадцать пар нервов — n.n. cerebrales. Одни из них являются чисто *чувствительными нервами*, начинаются на периферии и передают раздражения к соответствующим центрам головного мозга. Другие, наоборот, оказываются чисто *двигательными*, эффекторными, нервами. Они передают возбуждения от центров, расположенных в головном мозге, на периферию. Наконец, третьи из черепномозговых нервов являются *смешанными*, как и спинномозговые нервы, и в их составе имеются как чувствительные, так и двигательные волокна. Почти все черепномозговые нервы, за исключением I и VIII пар, получают симпатические волокна от краниального шейного симпатического узла.

I пара. **Обонятельный нерв**— n. olfactórius (рис. 283—*I*) — чувствительный. Формируется нейритами обонятельных клеток, расположенных в слизистой оболочке обонятельной области носовой полости. Собираясь группами, нейриты образуют обонятельные нити, входящие через продырявленную пластинку решетчатой кости в обонятельные доли конечного мозга.

II пара. **Зрительный нерв** — n. ópticus (*II*) — чувствительный. Формируется нейритами клеток сетчатки глаза. Проходит в черепную полость через зрительное отверстие. В желобе перекреста правый и левый нервы образуют перекрест зрительных нервов, входящих в мозг в области промежуточного мозга.

III пара. **Глазодвигательный нерв** — n. oculomotórius (*III*) — двигательный. Отходит от ножек большого мозга. Из черепной полости выходит у рогатого скота и свиньи через круглоглазничное отверстие, у лошади и собаки — через глазничную щель и входит двумя ветвями в прямые мышцы глаза—дорсальную, вентральную и медиальную, в косую вентральную мышцу глаза и в мышцу, поднимавшую верхнее веко. Он обеспечивает движение глазного яблока вверх, вниз, внутрь и вращение в нижнебоковом направлении.

IV пара. **Блоковый нерв** — n. trochleáles (*IV*) — двигательный. Выходит из переднего мозгового паруса между ножками большого мозга и мозгового моста. У рогатого скота и свиньи он проходит через круглоглазничное отверстие, у лошади и собаки — через глазничную щель в глазницу и разветвляется в дорсальной косой мышце глаза, обеспечивая вращение глаза в верхневнутреннем направлении.

V пара. **Тройничный нерв**—n. trigéminus (*V*) — смешанный. Это самый мощный черепномозговой нерв. Отходит он от мозгового моста. Общий его ствол, образованный двумя отдельными корнями (дорсальным — чувствительным и вентральным — двигательным), еще в черепной полости делится на три нерва: глазничный, верхнечелюстной и нижнечелюстной. Каждый из них, в свою очередь, делится на ряд отдельных нервов и ветвей.

а) **Глазничный нерв** — n. ophtálmicus (рис. 103—*Va*) — у рогатого скота и свиньи выходит из черепной полости через круглоглазничное от-

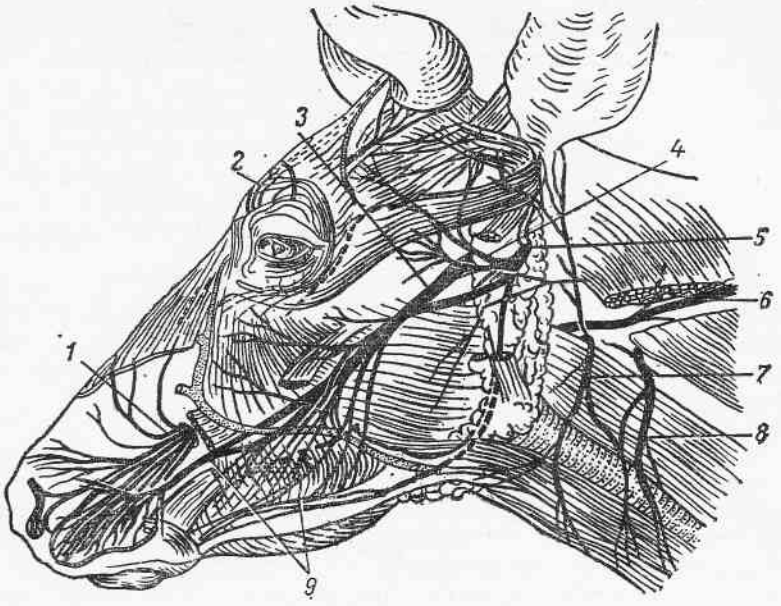


Рис. 291. Нервы головы коровы:

1 — подглазничный; *2* — ветви глазничного н.; *3* — ветвь нижнечелюстного н.; *4* — ветвь лицевого н. к ушной раковине; *5* — лицевой; *6* — ветвь добавочного н.; *7* и *8* — кожные ветви второй и третьей пар шейных н. н.; *9* — ветви лицевого н. к лицевой мускулатуре.

верстие, у лошади и собаки — через глазничную щель вместе с нервами III, IV и VI пар, с которыми включен в общее влагалище, образованное твердой мозговой оболочкой. Является чувствительным нервом для слезной железы, кожи лба, рогового отростка (у рогатого скота) и верхнего века, для слизистой оболочки обонятельной области носовой полости, куда проходит через решетчатое отверстие (291—*2*).

б) **Верхнечелюстной нерв** — n. maxillaris — тоже чувствительный. Выходит из черепной полости, у рогатого скота и свиньи через круглоглазничное отверстие, у лошади и собаки — через круглое отверстие. Иннервирует кожу нижнего века, носа (*1*), верхней челюсти и верхней губы, зубы верхней челюсти и резцовой кости, слизистую оболочку дыхательной части носовой полости, слизистую оболочку твердого и мягкого нёба и боковых стенок ротовой полости, куда проникает через нёбный канал. К зубам его ветви проходят по подглазничному и верхнерезцовому каналам, приобретая их названия, в носовую и ротовую полости — через отверстия в клинонёбной ямке.

в) **Нижнечелюстной нерв** — n. mandibularis (*3*) — смешанный. Из черепной полости у рогатого скота и собак выходит через овальное отверстие, у свиней и лошадей через рваное отверстие.

Чувствительные его волокна разветвляются в коже подбородка, нижней губы, щеки, теменной и височной областей, в слизистой оболочке щек, нижней губы, передних двух третей языка, дна ротовой полости, деснах, в грибовидных сосочках языка. К слизистой оболочке языка, дна ротовой полости и десне волокна подходят в составе язычного нерва, который отделяется от нижнечелюстного нерва перед погружением его в нижнечелюстной канал. Через нервную ветвь — барабанную струну, которая соединяет лицевой

нерв (VII пара) с язычным, из первого во второй переходят нервные волокна к грибовидным сосочкам языка и парасимпатические волокна к подчелюстной и подъязычной железам.

Двигательные его ветви иннервируют жевательные мышцы: большую жевательную (жевательный нерв), крыловую (крыловой нерв) височную (глубокие височные нервы), а также межчелюстную и оральное брюшко двубрюшной мышцы (межчелюстной нерв). Отдав межчелюстной нерв, он вступает в нижнечелюстной канал, как альвеолярный нерв он иннервирует главным образом зубы нижней челюсти.

VI пара. **Отводящий нерв** — n. abdúcens (рис. 283—*IV*) — двигательный, отходит от продолговатого мозга сзади мозгового моста. Из черепной полости он выходит вместе с нервами III, IV пары и одним нервом V пары через глазничную щель у лошади и собаки, через круглоглазничное отверстие у рогатого скота и свиньи.

Отводящий нерв разветвляется в мышцах, оттягивающих глазное яблоко, и в латеральной прямой глазной мышце.

VII пара. **Лицевой нерв** — n. facialis (*VII*) — смешанный. Он отходит от боковой поверхности продолговатого мозга, выходит через лицевой канал, расположенный в каменистой кости (рис. 291—*5*, *9*). *Вкусовые* и *секреторные* его волокна доходят до грибовидных сосочков языка и подчелюстной и подъязычной желез в составе язычного нерва (V пара). *Двигательные ветви* лицевого нерва иннервируют всю лицевую мускулатуру (губ, щек, век, носа и уха (*4*, *9*), а также аборальное брюшко двубрюшной мышцы и мышцы ушной раковины.

VIII пара. **Слуховой нерв** — n. acústicus (*VIII*) — чувствительный, состоит из двух корней: улиткового и вестибулярного. Нейриты *вестибулярного корня* образуются из вестибулярного узла, находящегося во внутреннем слуховом проходе; нейриты *улиткового корня* — из спирального узла, расположенного во внутреннем ухе. Первые оканчиваются в ядрах, находящихся в дне четвертого мозгового желудочка, и относятся к органам равновесия, вторые — в ядрах продолговатого мозга и являются составной частью органа слуха.

Слуховой нерв из черепной полости не выходит. В продолговатый мозг он входит через внутренний слуховой проход рядом с лицевым нервом.

IX пара. **Языкоглоточный нерв** — n. glossopharyngéus (*IX*) — смешанный. Из черепной полости он выходит через заднее рваное отверстие. Его *чувствительные ветви* расположены в слизистой оболочке глотки, нёбной занавески и корня языка, в валиковидных и листовидных вкусовых сосочках его.

Двигательные ветви нерва иннервируют расширитель глотки. От него ответвляется барабанный нерв, несущий парасимпатические волокна к околоушной и щечным железам.

X пара. **Блуждающий нерв** — n. vágus (*X*) — смешанный. Кроме чувствительных и двигательных волокон, он содержит в себе большое количество парасимпатических волокон. Поэтому его описание находится в разделе «Вегетативный отдел нервной системы».

XI пара. **Добавочный нерв** — n. accessòrius (*XI*) — двигательный. Из черепной полости он выходит через задний край рваного отверстия. Иннервирует трапецевидную, плечеголовную и грудиноголовную мышцы.

XII пара. **Подъязычный нерв** — n. hypoglóssus (*XII*) — двигательный. Выходит из черепной полости через подъязычное отверстие. Иннервирует большую часть мышц языка и подъязычной кости.

3. ВЕГЕТАТИВНЫЙ ОТДЕЛ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ, ИЛИ ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Вегетативным отделом нервной системы называется та часть единой нервной системы, которая регулирует обмен веществ, работу внутренних органов, сердца, кровеносных сосудов и желез внешней и внутренней секреции, гладкой мускулатуры. При этом следует иметь в виду, что функцию регулирования всей жизнедеятельности организма осуществляет центральная нервная система и особенно высший ее отдел — кора головного мозга.

Название «вегетативная» эта часть нервной системы получила в связи с тем, что она имеет отношение к работе тех органов, которые осуществляют функции, присущие и растениям (от лат. vègitas — растение), то есть дыхание, питание, выделение, размножение, обмен веществ. Кроме того, эту систему иногда не совсем удачно называют «автономной». Этим названием подчеркивается то, что хотя вегетативная нервная система и подчинена коре полушарий головного мозга, но в отличие от периферической нервной системы она не зависит от воли животного. Действительно, если движение тела находится во власти воли животного, то движение внутренних органов, работа желез совершаются независимо от его воли.

В основе функции вегетативной нервной системы также лежит рефлекторная дуга. Однако чувствительные звенья ее изучены еще недостаточно.

Вегетативный отдел нервной системы делится на две части — симпатическую и парасимпатическую. Каждый внутренний орган иннервируется и той и другой. Однако действуют они на орган часто различно. Если одна интенсифицирует работу органа, то другая, наоборот, тормозит ее. Благодаря такому их действию орган совершенно приспосабливается к запросам момента. Так, при увеличении количества грубых кормов усиливается перистальтика кишечника, при уменьшении их она ослабевает; при усилении освещенности зрачок сокращается, при затемнении расширяется и т. д. Только при сохранении обоих, казалось бы, исключающих друг друга воздействий орган работает нормально*.

В вегетативном отделе нервной системы (как симпатической, так и парасимпатической части) различают (рис. 292): 1) *центры*, находящиеся в различных частях центральной нервной системы и представляющие собой скоп-

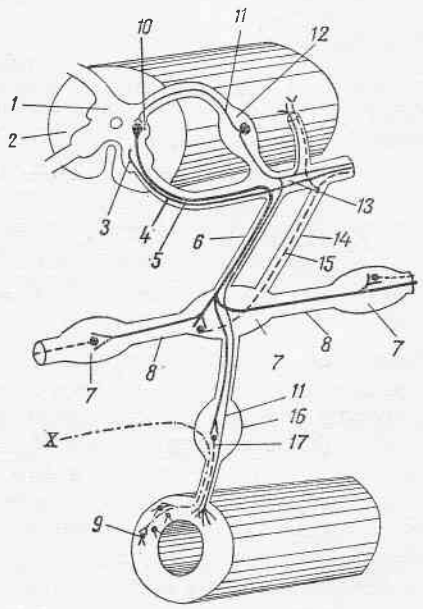


Рис. 292. Схема строения отрезка вегетативного отдела нервной системы в связи со спинным мозгом:

1 — серое и белое мозговое вещество спинного мозга; *3* — двигательные волокна; *4* — вентральный корешок; *5* — преганглионарное волокно нейрона; *6* — белая соединительная ветвь; *7* — узел пограничного ствола; *8* — пограничный симпатический ствол; *9* — интрамуральные ганглии в стенке кишечника; *10* — латеральный столб серого мозгового вещества; *11* — чувствительные волокна; *12* — дорсальный корешок спинномозгового узла; *13* — смешанный спинномозговой нерв; *14* — серая соединительная ветвь; *15* — постганглионарное волокно нейрона к сосудам; *16* — превертебральный ганглий; *17* — постганглионарное волокно нейрона к внутренностям; *X* — вагус.

* Акаевский А. И., Домровский Б. А. и др. считают, что симпатическая часть вегетативного отдела нервной системы иннервирует только сосуды, а парасимпатическая — мышцы внутренних органов, железы внутренней и внешней секреции и др.

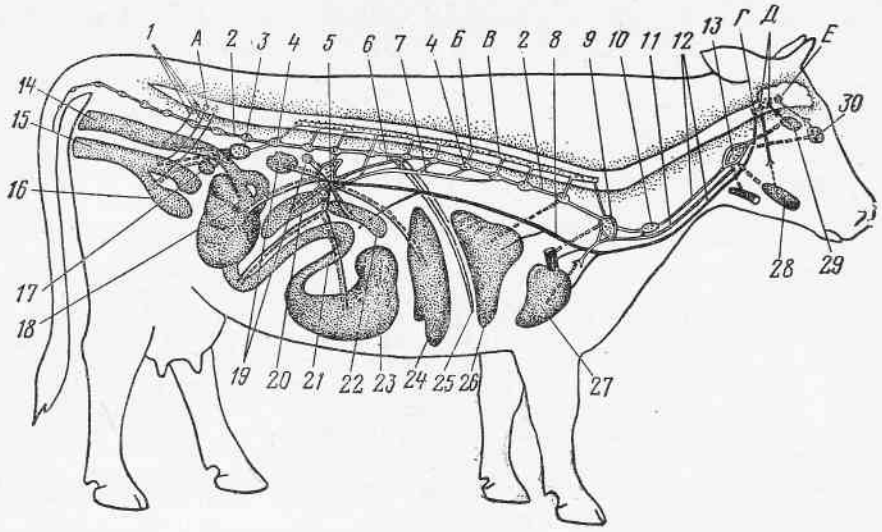


Рис. 293. Схема вегетативного отдела нервной системы крупного рогатого скота (по И. П. Осипову):

А — центры парасимпатической части нервной системы (в крестцовом отделе спинного мозга); *Б* — центры симпатической части нервной системы (в пояснично-грудном отделе спинного мозга); *В* — спинной мозг; центры парасимпатической части нервной системы в продолговатом мозге; *Г* — центр блуждающего нерва; *Д* — слюноотделительный и слезоотделительный центры; *Е* — центр парасимпатической части нервной системы (в среднем мозге); *1* — парасимпатические пути к органам тазовой полости и каудальной части брюшной полости; *2* — пограничный симпатический ствол; *3* — каудальный брыжеечный узел; *4* — позвоночные ганглии; *5* — полулунный узел (центр солнечного сплетения); *6* — малый внутренностный нерв; *7* — большой внутренностный нерв; *8* — блуждающий нерв; *9* — звездчатый узел; *10* — средний шейный узел; *11* — позвоночный нерв; *12* — вагосимпатикус; *13* — краниальный шейный узел; *14* — прямая кишка; *15* — влагалище и матка; *16* — мочевой пузырь; *17* — яичник; *18* — тощая кишка; *19* — почка с надпочечником; *20* — селезенка; *21* — двенадцатиперстная кишка; *22* — поджелудочная железа; *23* — желудок; *24* — печень; *25* — диафрагма; *26* — легкие; *27* — сердце; *28* — слюнные железы; *29* — слезная железа; *30* — сфинктер зрачка.

ления тел нервных клеток; 2) *преганглионарные волокна* (*4*), являющиеся комплексом нейритов упомянутых выше нервных клеток; 3) *ганглии* (*7*), в которые вступают преганглионарные волокна и где они входят в синаптическую связь с дендритами клеток ганглия; 4) *постганглионарные волокна* (*15*, *17*), являющиеся нейритами клеток ганглия и направляющиеся уже к иннервируемому органу; 5) *нервные сплетения* (рис. 293). Преганглионарные и постганглионарные волокна отличаются не только топографически, но и по строению. Преганглионарные волокна обычно покрыты миелиновой оболочкой и потому имеют белый цвет. Постганглионарные волокна лишены этой оболочки, серого цвета, медленно проводят возбуждение.

Симпатическая часть вегетативного отдела нервной системы

Симпатическая часть вегетативного отдела нервной системы у различных классов хордовых животных развита неодинаково. Так, у ланцетника никаких элементов системы не обнаружено. У круглоротых она представлена двумя рядами сегментально расположенных по бокам аорты *ганглиев*, которые между собой не соединены, но находятся в связи со спинномозговыми нервами с одной стороны и с внутренностями и сердцем — с другой стороны. Во внутренних органах симпатическими ветвями формируются объединяющие ганглии *сплетения с ганглиозными клетками*. Такие же клетки попадаются и в стенках тела животных по ходу двигательных и чувствительных соматических нервов. У костистых рыб симпатические парные ганглии находятся и в области головы. При этом все туловищные ганглии на каждой стороне тела животного соединяются между собой в два длинных парных тяжа, образуя два симпатических *погра-*

ничных ствола. Ганглии, входящие в состав этого ствола, соединяются с одной стороны со спинномозговыми нервами, с другой стороны с внутренностями, образуя в них сплетения. *Волокна*, идущие от спинного мозга к позвоночным ганглиям, называются *преганглионарными*, а от ганглиев к органам — *постганглионарными*. Правый и левый пограничные симпатические стволы между собой не соединяются.

У вышестоящих позвоночных, начиная с бесхвостых амфибий, хвостовой, иногда крестцовый и даже поясничный отделы пограничного симпатического ствола развиты слабее и в хвостовом отделе частично или полностью соединены. Предполагают, что в процессе филогенеза у позвоночных из спинномозговых ганглиев выселяются отдельные нервные клетки, которые располагаются под телами позвонков и формируют позвоночные симпатические ганглии. Они связаны также между собой, со спинным мозгом и с иннервируемыми ими органами, образуя сплетения.

Симпатическая система млекопитающих слагается: 1) из центров, представляющих собой тела нервных клеток, расположенных в центральной нервной системе; 2) преганглионарных волокон, являющихся отростками клеток центра симпатической нервной системы, которые доходят до 3) многочисленных ганглиев симпатической нервной системы, и 4) постганглионарных волокон, начинающихся от тел клеток ганглиев и направляющихся в разные органы и ткани (рис. 293—*1—13*).

1. *Центр симпатической части* вегетативного отдела нервной системы находится в латеральных рогах всего грудного и первых двух—четырех сегментах поясничного отделов спинного мозга (*Б*).

2. *Ганглии симпатической нервной системы* очень многочисленны и образуют систему правого и левого пограничных симпатических стволов, располагающихся по сторонам тел позвонков и называющихся позвоночными (*2*), и систему непарных предпозвоночных ганглиев, лежащих ниже позвоночного столба, вблизи брюшной аорты.

В пограничных симпатических стволах различают шейные, грудные, поясничные, крестцовые и хвостовые *ганглии*. В связи с этим хотя центр симпатической части вегетативного отдела нервной системы находится только в грудном и частично в поясничном отделе спинного мозга, однако пограничный симпатический ствол простирается вдоль всего тела животного и делится на головной, шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой участки. В шейном участке симпатической нервной системы у крупного рогатого скота и свиньи имеются три шейных ганглия — краниальный, средний и каудальный: у лошади среднего ганглия нет. В грудном участке число ганглиев в большинстве случаев соответствует числу позвонков, причем первый грудной ганглий часто сливается с последним шейным, образуя звездчатый ганглий (*9*). В поясничном, крестцовом и хвостовом участках пограничного симпатического ствола также имеются парные ганглии (И. П. Осипов).

В *систему предпозвоночных ганглиев* входят: непарный полулунный ганглий, в свою очередь состоящий из одного краниального брыжеечного и двух чревных ганглиев, слитых воедино, и каудального брыжеечного ганглия. Полулунный ганглий лежит на аорте и охватывает своими концами основание чревной и краниальной брыжеечной артерии, которые отходят от аорты. Каудальный брыжеечный ганглий расположен у основания каудальной брыжеечной артерии. Расположены они в брюшной полости.

3. *Преганглионарные симпатические волокна*, являющиеся нейритами клеток латеральных рогов грудного и частично поясничного отдела спинного мозга, связывают центр симпатической нервной системы с ганглиями. Преганглионарные волокна выходят из спинного мозга в составе вентрального корешка спинномозгового нерва (рис. 292—*5*). Выйдя вместе со спинномозговым нервом из позвоночного канала, они вскоре отделяются от него под

названием белой соединительной ветви (*6*) и направляются к ганглиям пограничного ствола соответствующего сегмента. В ганглиях одни преганглионарные волокна каждой белой соединительной ветви оканчиваются, то есть вступают в симпластическую связь с дендритами клеток ганглия, а другие просто проходят через них, направляясь назад или вперед к следующему ганглию, и оканчиваются уже в нем или идут еще дальше. Благодаря этому позвоночные симпатические ганглии оказываются связанными друг с другом в *пограничный ствол* симпатической нервной системы, который у рогатого скота доходит до седьмого хвостового позвонка. Так как краниальный шейный узел лежит у основания головы близ крыла атланта, а каудальный шейный — в области последнего шейного позвонка, то связывающие их преганглионарные волокна имеют значительную протяженность. Объединяясь вместе с блуждающим нервом, они образуют n. vàgosympàticus.

Наконец, часть преганглионарных волокон направляется каудально и, пройдя через несколько последних грудных ганглиев, формирует большой внутренностный нерв — n. splánchnicus májor (рис. 293—*7*) и малый внутренностный нерв — n. splánchicus minor (*6*). Первый из них у рогатого скота и свиньи формируется за счет нейритов клеток латеральных рогов VI—XII, а у лошади VI—XV грудных сегментов, а второй — за счет трех последних. Оба нерва проходят через диафрагму из грудной полости в брюшную и входят в полулунный ганглий. Большинство преганглионарных волокон этих нервов оканчивается в полулунном ганглии, но небольшое количество их направляется, по-видимому, в каудальный брыжеечный ганглий, в который преганглионарные волокна входят также из поясничных ганглиев.

4. *Постганглионарные симпатические волокна* выходят из всех ганглиев. Они направляются в разные органы, носят различное название, но для всех их характерно отсутствие миелиновой оболочки, и поэтому они имеют серый цвет.

Все ганглии пограничного симпатического ствола отдают *серые соединительные ветви*, которые направляются к спинномозговым нервам (рис. 292—*14*) и далее идут вместе с ними к органам произвольного движения и коже. Эти волокна не вызывают сокращения поперечнополосатой мускулатуры, а приносят импульсы, регулирующие обмен веществ в органах, приток крови, вызывают сокращение гладкой мускулатуры кожи (подъем волос, появление «мурашек»). Так как в шейном отделе спинномозговых нервов восемь, а ганглиев в симпатическом стволе 2—3, то серые соединительные ветви к спинномозговым нервам шейного отдела отходят от специального позвоночного нерва — n. vertebràlis, который выходит из звездчатого ганглия, проходит через позвоночнореберные отверстия шейных позвонков и, по Ю. Х. Миндубаеву, является шейной частью пограничного симпатического ствола.

К голове постганглионарные волокна отходят от краниального шейного ганглия. Эти волокна, идущие вместе почти со всеми черепномозговыми нервами, кроме I и VIII пары, и образуют *головной участок симпатической части нервной системы*. Они обусловливают все симпатические эффекты в области головы (расширение зрачка, изменение притока крови, изменение состава и количества слюны и т. д.). От звездчатого ганглия, кроме позвоночного нерва и серых соединительных ветвей, к первому грудному нерву отходят многочисленные *постганглионарные волокна*, иннервирующие сердце, легкие и другие органы грудной полости. Эти волокна образуют сложные сплетения, которые носят название соответствующих органов — сердечные, легочные, аортальные и т. п. Остальные ганглии пограничного ствола симпатической

нервной системы дают только серые соединительные ветви к спинномозговым нервам своего участка.

От полулунного ганглия отходят многочисленные постганглионарные волокна, которые, прежде чем войти в иннервируемый ими орган, разветвляются, переплетаются друг с другом, образуя многочисленные сплетения: желудочное, печеночное, селезеночное, краниальное брыжеечное, почечное и надпочечное. Входящие в полулунный ганглий четыре внутренностных нерва (правый и левый большие и правый и левый малые) и многочисленные выходящие из него постганглионарные нервные волокна расходятся от полулунного узла по радиусам, подобно лучам от диска солнца, что дало повод назвать этот участок симпатической системы *солнечным сплетением* — plexus solaris (рис. 293—*5*).

От каудального брыжеечного ганглия постганглионарные волокна направляются в каудальную часть кишечника, а также к органам тазовой полости. Эти волокна тоже образуют ряд сплетений: каудальное брыжеечное, внутреннее семенниковое (яичниковое), формируют *подчревный нерв* с подчревным сплетением, пещеристое сплетение пениса, пузырное, геморроидальное и ряд других.

Парасимпатическая часть вегетативного отдела нервной системы

Парасимпатическая часть вегетативного отдела нервной системы отличается от симпатической части того же отдела преимущественно местом расположения своих центров, меньшей анатомической обособленностью, во многих случаях иным действием на один и тот же орган, направленным, однако, на обеспечение лучшей его работоспособности, а также и тем, что ее ганглии находятся или очень близко к центрам, или, наоборот, на очень далеком расстоянии от них. Функционально они едины и обеспечивают работу организма в связи с различным его состоянием.

Парасимпатическая часть вегетативного отдела нервной системы состоит из центральной части, преганглионарных волокон, ганглиев и постганглионарных волокон (рис. 293—*А*, *Г*, *Д*, *Е*).

Центр парасимпатической системы расположен в среднем и продолговатом мозге, а также в латеральных рогах крестцового отдела спинного мозга. В связи с этим он делится на головной и крестцовый участки; при этом первый, в свою очередь, делится на среднемозговой и продолговатомозговой.

В среднемозговом участке центр находится в области оральных бугров четверохолмия, откуда преганглионарные парасимпатические волокна выходят в составе глазодвигательного нерва и доходят до ресничного узла. От него постганглионарные парасимпатические (и присоединяющиеся к ним симпатические) волокна по другим нервам переходят на глазное яблоко и разветвляются в сфинктере зрачка и в ресничной мышце, состоящих из гладкой мышечной ткани. Симпатические нервы обеспечивают расширение зрачка; парасимпатические, наоборот, суживание его (*Е*).

Продолговатомозговой участок парасимпатической нервной системы имеет несколько центров. В соответствии с этим в нем отмечают четыре направления, или пути: слезоотделительный, два слюноотделительных и висцеральный (к внутренностям) (*Г*, *Д*).

1. *Слезоотделительный путь* имеет центр на дне четвертого мозгового желудочка, откуда преганглионарные парасимпатические волокна выходят в состав лицевого нерва и доходят до клинонёбного узла, лежащего в ямке

того же названия. От этого узла постганглионарные парасимпатические (и присоединяющиеся к ним симпатические) волокна по другим черепномозговым нервам направляются к слезным железам, а частично к железам слизистой оболочки нёба и носовой полости. 2. *Оральный слюноотделительный путь* начинается на дне четвертого мозгового желудочка. Преганглионарные парасимпатические волокна этого пути выходят из черепа в составе лицевого нерва и вступают в подъязычный, или подчелюстной, узел, расположенный медиально от подъязычной слюнной железы. Из этого узла постганглионарные парасимпатические волокна (вместе с симпатическими) направляются в подчелюстную и подъязычную слюнные железы своих сторон. 3. *Центр второго слюноотделительного пути* лежит несколько аборальнее первого. Преганглионарные парасимпатические волокна этого пути в составе языкоглоточного нерва доходят до ушного узла, расположенного около рваного отверстия. От ушного узла парасимпатические постганглионарные волокна идут к околоушной слюнной железе и щечным и губным железам. 4. *Путь висцеральный*, то есть для внутренностей, обеспечивает двигательную и секреторную деятельность внутренних органов грудной и брюшной полости. Центром этого пути являются ядра блуждающего нерва, расположенные в дне ромбовидной ямки продолговатого мозга. Преганглионарные волокна, являющиеся нейритами клеток этих ядер, образуют основную массу блуждающего нерва. Однако в его составе имеются и соматические (невегетативные) волокна.

Из черепной полости *блуждающий нерв* — n. vágus — выходит через задний край рваного отверстия и направляется вдоль шеи через грудную полость в брюшную полость. Блуждающий нерв условно делится на шейную, грудную и брюшную части. Его *шейная часть* (*8*) объединяется с шейным участком симпатического пограничного ствола в один общий ствол — вагосимпатикус. *Грудная часть* блуждающего нерва отделяется от симпатического пограничного ствола, отдает возвратный нерв (соматические волокна) к глотке и гортани, а также ряд парасимпатических ветвей к различным органам, расположенным в грудной полости, и делится на дорсальную и вентральную ветви, направляющиеся вдоль пищевода. Многочисленные разветвления блуждающего нерва в грудной полости, объединяясь с симпатическими волокнами, образуют различные сплетения, иннервирующие пищевод, сердце, сосуды, трахею, легкие и т. д. В дальнейшем дорсальные ветви блуждающего нерва правой и левой сторон сливаются в один дорсальный пищеводный ствол, а вентральные — в вентральный пищеводный ствол, которые проходят через диафрагму в брюшную полость. *Брюшная часть* блуждающего нерва анатомически прослеживается до солнечного сплетения, а его физиологическое действие распространяется на все органы, иннервируемые из солнечного сплетения. Преганглионарные волокна, из которых состоит вагус, оканчиваются в ганглиях, заложенных внутри стенки иннервируемого органа. За свое положение эти ганглии называются *интрамуральными*. Их обнаруживают только гистологически. Постганглионарные волокна вагуса короткие и оканчиваются вблизи ганглия, иннервируя железистую ткань и гладкую мускулатуру органов: желудка, печени, поджелудочной железы, всех кишок тонкого отдела и бóльшую часть кишок толстого отдела.

В крестцовом (сакральном) участке парасимпатической части вегетативного отдела нервной системы центр лежит в латеральных рогах крестцового отдела спинного мозга. Преганглионарные парасимпатические волокна этого участка выходят с первыми тремя или второй—четвертой парами крестцовых нервов. Выйдя из позвоночного канала, парасимпати-

ческие волокна отделяются от спинномозговых нервов и образуют тазовый нерв — n. pélvicus, или n.érigens, иннервирующий конец ободочной кишки, прямую кишку, мочевой пузырь и половые органы.

4. ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Кора головного мозга, регулируя всю деятельность организма животного, непрестанно получает и анализирует различные возбуждения из внутренних органов и из внешней среды, что обеспечивается системой, названной И. П. Павловым *анализаторами*. Каждый анализатор имеет три отдела: периферический — воспринимающий, средний — проводящий и центральный, который располагается в коре полушарий головного мозга. Структуры, воспринимающие раздражения, то есть периферические участки анализаторов сложного строения, и называются *органами чувств*.

В зависимости от того, где заложены органы чувств, их делят: на экстерорецепторы, проприорецепторы и интерорецепторы. К *экстерорецепторам* относят органы чувств, непосредственно воспринимающие действие факторов внешней среды, то есть органы осязания, обоняния, вкуса, зрения и слуха.

Проприорецепторы это органы чувств, воспринимающие раздражения, возникающие в органах произвольного движения (костях, мышцах, связках, фасциях, суставах) и обусловливающие так называемое мышечное чувство, то есть степень напряжения отдельных мышц и связок. К *интерорецепторам* относят чувствительные структуры, заложенные во всех внутренних органах. Они обеспечивают сигнализацию о состоянии и деятельности внутренних органов.

От всех этих органов начинаются афферентные отделы рефлекторных дуг, замыкающихся в спинном или головном мозге.

На основании особенностей развития и строения экстерорецепторы делят на две группы. Первая группа это органы обоняния и зрения. В них воспринимающими раздражение элементами считают первичночувствительные нейросенсорные клетки. В органах же осязания, вкуса и слуха раздражение воспринимают вторичночувствительные сенсорно-эпителиальные клетки, тогда как первичночувствительные клетки находятся в специальных ганглиях и связаны с первичными своими отростками (дендритами). В связи с этим обонятельный и зрительный нервы, отходящие от соответствующих органов чувств, не имеют ганглиев, тогда как в слуховом и вкусовом нервах они есть, а ганглиями органов осязания являются известные уже ганглии спинномозговых нервов и ганглий тройничного нерва.

ОРГАН ОБОНЯНИЯ

Органом обоняния является участок эпителия носовой полости, расположенный в области лабиринта и аборальной части носовых раковин. Обонятельный эпителий высокий, многорядный и состоит из опорных и чувствительных клеток. Опорные клетки богаты пигментными включениями, благодаря которым обонятельный эпителий имеет желтоватый цвет. Кроме того, в этих клетках есть тонофибриллы. Чувствительные клетки — это биполярные нейроны с коротким дендритом в виде палочки, заканчивающимся булавовидным выростом, усеянным волосками. Обонятельные волоски разной длины и толщины. Именно они активно взаимодействуют с молекулами пахучих веществ. Взаимодействию этому способствует секрет, выделяемый обонятельными железами, расположенными в слизистой оболочке

обонятельной области. Это простые, иногда разветвленные железы. Выделяемый ими секрет покрывает поверхность обонятельного эпителия. В нем растворяются некоторые химические вещества вдыхаемого воздуха и действуют на чувствительные булавовидные выросты обонятельных клеток. В последних это раздражение трансформируется в нервное возбуждение, которое проходит по дендриту к телу клетки. Ядросодержащее тело, как правило, находится в середине эпителиального пласта и переходит в нейрит — длинный отросток, окруженный поддерживающими эпителиальными клетками наподобие мезаксона. По нейриту возбуждение передается в головной мозг.

Комплекс нейритов многих обонятельных клеток образует обонятельные нити (fila olfactória), которые через отверстия продырявленной пластинки решетчатой кости проникают в полость черепа и погружаются в обонятельную луковицу. Сумму обонятельных нитей называют обонятельным нервом.

ОРГАН ЗРЕНИЯ

Орган зрения, или глаз,—óculus—состоит из глазного яблока, воспринимающего световые раздражения, и из защитных и вспомогательных образований.

Глазное яблоко имеет форму сдавленного спереди назад шара. Стенки его состоят из трех оболочек (рис. 294).

Наружная оболочка глазного яблока соединительнотканного происхождения и делится на две части — склеру и роговицу. Склера — scléra, или белочная оболочка (*24*), толстая, прочная, непрозрачная, белая, вследствие бедности сосудами, расположена в заднем отделе глазного яблока. Роговица — córnea (*4*) — более тонкая и прозрачная, находится спереди. Прозрачность роговицы обеспечивается чрезвычайной тонкостью коллагеновых фибрилл, составляющих ее собственное вещество, и наличием сернистой соли сульфогиалуроновой кислоты в ее основном веществе.

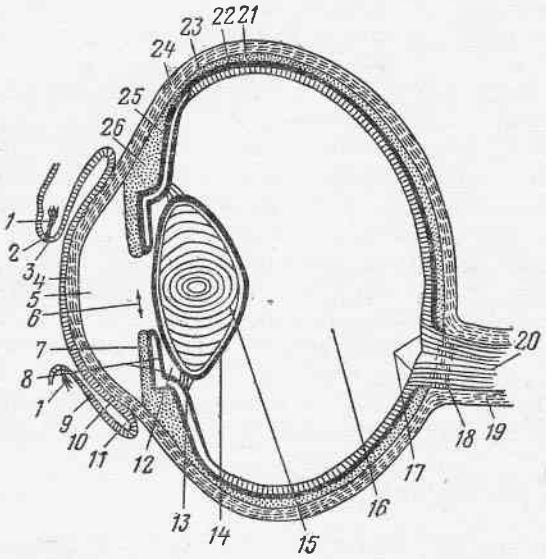


Рис. 294. Схема разреза глазного яблока:

1 — железы века; *2* — край века; *3* — ресница; *4* — роговица; *5* — передняя глазная камера; *6*— зрачок; *7* — радужная оболочка; *8* — радужная часть сетчатки; *9* — конъюнктива века; *10* — конъюнктива глазного яблока; *11* — конъюнктивальный мешок; *12* — задняя камера глаза; *13* — хрусталиковая связка; *14* — капсула хрусталика; *15* — паренхима хрусталика; *16* — местоположение стекловидного тела; *17* — зрительный сосок; *18* — продырявленная пластинка; *19* — влагалище зрительного нерва; *20* — зрительный нерв; *21* — сетчатка; *22* — пигментный слой сетчатки; *23* — собственно сосудистая оболочка; *24* — белочная оболочка; *25* — ресничная часть сетчатки; *26* — цилиарное (ресничное) тело.

Средняя, сосудистая, оболочка глазного яблока, в которой в большом количестве разветвляются сосуды, также делится на заднюю, собственно сосудистую (*23*)— chorioidea, и переднюю части. В собственно сосудистой оболочке дорсально от зрительного нерва находится треугольное сине-зеленое пят-

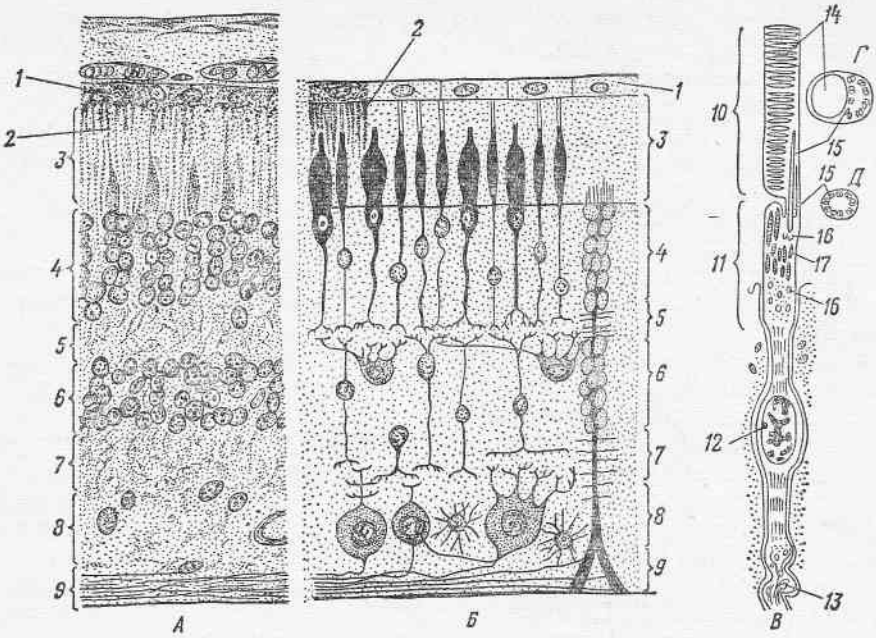


Рис. 295.

А — вид сетчатки на гистологическом препарате; *Б* — схема строения сетчатки; *В* — строение фоторецептора сетчатки в продольном разрезе и *Г*, *Д* — в поперечном; *1* — пигментные клетки; *2* — их отростки; *3* — слой палочек и колбочек; *4* — наружный зернистый слой; *5* — наружный сетчатый слой; *6* — внутренний зернистый слой; *7* — внутренний сетчатый слой; *8* — ганглионарный слой; *9* — слой волокон; *10* — наружный членик; *11* — внутренний членик; *12* — ядро; *13* — нервное волокно; *14* — диски; *15* — фибриллы; *16* — зернистая цитоплазматическая сеть; *17* — митохондрии.

но, или отражательная оболочка — tapétum. В передней части сосудистая оболочка расширяется и образует ресничное тело, непосредственно прилегающее к передней части белочной оболочки. В массе его лежат гладкие мышечные клетки, которые располагаются в трех различных направлениях и образуют ресничную мышцу. Она прикрепляется к связке, подвешивающей хрусталик. При сокращении мышц связка смещается в более узкую часть глазного яблока и потому расслабляется, а хрусталик в силу этого округляется, что приспосабливает глаз к рассматриванию предметов, находящихся близко от животного. При расслаблении мышц происходит обратное. Продолжением сосудистой оболочки глаза является радужная оболочка в форме кольца, отверстие которого называется *зрачком*. В массе радужной оболочки находятся гладкие мышечные клетки. Одни из них (дилататоры) располагаются по радиусам, иннервируются симпатической нервной системой и при сокращении вызывают расширение зрачка. Другие волокна (сфинктеры) циркулярные, иннервируются парасимпатической нервной системой, и сокращение их приводит к сужению зрачка. Действие этих двух мышц приспосабливает глаз к условиям освещенности, расширяя или сужая зрачок. Кроме того, в радужной оболочке есть пигмент, обусловливающий цвет глаз, а также богатая сеть капилляров. Радужная оболочка располагается так, что между нею и роговицей остается пространство, заполненное жидкостью и называемое передней камерой глаза (*5*). А между радужной оболочкой и хрусталиком находится задняя камера глаза. Через зрачок задняя камера сообщается с передней. Обе камеры заполнены внутриглазной жидкостью.

Внутренняя оболочка, сетчатка — retina — главная функциональная часть глазного яблока (*21, 22*). Анатомически сетчатка делится на заднюю — зрительную часть и переднюю — слепую часть. Эпителий слепой части сетчатки покрывает также ресничное тело и радужную оболочку. В центре сетчатки, несколько латеральнее от зрительного соска, в виде светлой полосы выделяется место наилучшего восприятия световых раздражений — желтое пятно.

Гистологически сетчатку делят на пигментную и собственно сетчатую оболочку (рис. 295).

Пигментная оболочка прилегает к сосудистой и представлена пигментным эпителием (*1*). В области зрительной части клетки пигментного эпителия имеют отростки, обращенные в сторону зрачка. Длина их максимальна на ярком свету и минимальна в темноте. Собственно сетчатка в зрительной части состоит из нескольких слоев клеток, передающих возбуждение, и клеток нейроглиальной природы. Непосредственно к пигментной оболочке обращен *слой палочек и колбочек* (*3*). Они размещаются между отростками пигментных клеток и являются световоспринимающими элементами. Под влиянием света в палочках и колбочках разлагается зрительный пурпур (родопсин), который в темноте восстанавливается. Палочки обусловливают сумеречное зрение, а колбочки воспринимают различные цвета. Те и другие являются отростками клеток, тела которых располагаются глубже и образуют *наружный зернистый слой* (*4*). Палочки и колбочки аналогичны дендритам клеток и состоят из наружного и внутреннего члеников, связанных друг с другом стебельком. Наружный членик и стебелек — видоизменение реснички. Они начинаются базальным тельцем во внутреннем членике. В стебельке находится девять пар периферических и центральные фибриллы, продолжающиеся в наружный членик. В последнем имеется серия трехслойных мембран, содержащих родопсин. Во внутреннем членике находится пластинчатый комплекс и митохондрии, различные плотные частицы и вакуоли. Ядро клетки помещается в теле ее, которое, как уже сказано, лежит в наружном зернистом слое. Нейриты, отходящие от этих клеток, идут в *наружный сетчатый слой* (*5*), где соединяются с дендритами ассоциативных клеток (второй нервной клетки сетчатки). Тела ассоциативных нейронов с ядрами в них образуют *внутренний зернистый слой* (*6*). Их нейриты уходят во *внутренний сетчатый слой* (*7*), где вступают в связь с дендритами ганглионарных клеток (третий нейрон). Тела этих нейронов образуют ганглионарный слой сетчатки (*8*). Нейриты ганглионарных клеток образуют слой нервных волокон (*9*), которые направляются к области слепого пятна и выходят из глазного яблока, формируя зрительный нерв.

В области слепого пятна нет палочек и колбочек, поэтому и не происходит восприятия зрительных образов. Вместе с тем в зрительной сетчатке есть желтое пятно, являющееся местом наилучшего видения. В этом месте все слои сетчатки, кроме наружного зернистого слоя, истончаются, раздвигаются, представляя свободный доступ лучам прямо к слою колбочек.

Сетчатка глаза относится к типу инвертированных, то есть таких, в которых палочки и колбочки фоторецепторов направлены от света и являются самыми глубокими частями сетчатки, обращенными к сосудистой оболочке. Свет, проникая через все слои сетчатки, не оказывает на них воздействия. И, только дойдя до палочек и колбочек, воздействует на них, в результате чего возникает нервный импульс, передающийся через цепь клеток, которую миновал луч света, и по зрительному нерву направляется в головной мозг.

Светопреломляющие среды — хрусталик, стекловидное тело и внутриглазная жидкость, заполняющая камеры глазного яблока (рис. 294).

Хрусталик (*15*) овальной формы, располагается сзади радужной оболочки. Образован он эпителиальными клетками; часть их преобразуется в волокна, составляющие основную массу хрусталика. Он как бы вправлен в циннову связку (*13*), имеющую вид широкого кольца. Наружным краем это кольцо прикрепляется к ресничному телу. За хрусталиком располагается обширная полость, занятая *стекловидным телом* — массой желеобразного межклеточного вещества с нейроглиальными элементами. К преломляющей среде глаза относится также *роговица* с покрывающей ее конъюнктивой. В результате преломления света в названных светопреломляющих средах глаза на сетчатке получается действительное, обратное и уменьшенное изображение.

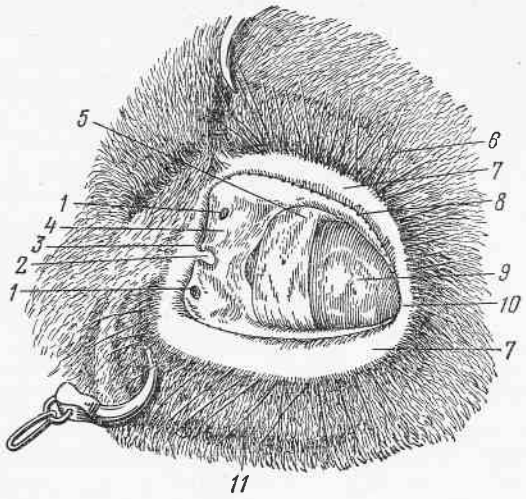


Рис. 296. Сильно раскрытый конъюнктивальный мешок глаза крупного рогатого скота:

1 — слезное отверстие; *2* — слезный бугорок; *3* — медиальный угол века; *4* — слезное озеро; *5* — третье веко; *6* — ресницы верхнего века; *7* — край века; *8* — внутреннее ребро века с устьями желез века; *9* — роговица; *10* — латеральный угол века; *11* — ресницы нижнего века.

Защитные и вспомогательные приспособления глаза. К защитным и вспомогательным приспособлениям глаза относят орбиту, периорбиту, глазной жир, веки (верхнее, нижнее, третье), ресницы, слезный аппарат, мышцы, конъюнктиву, сальные и слезные железы.

Орбита является костным остовом глаза и защищает глазное яблоко от механических воздействий. Внутри нее помещается плотный соединительнотканный мешок — *периорбита*, где располагается глазное яблоко. Возле орбиты находится большой слой *глазного жира*, представляющий собой мягкое ложе для глаза и хорошее защитное образование от резких температурных воздействий. Снаружи глазное яблоко прикрывается *веками* — верхним и нижним — с *ресницами* на них. Во внутреннем углу глаза у животных есть еще третье веко (рис. 296—*5*). Веки защищают глаз от попадания в него различных пылевых частиц. Основу век составляют *мышцы век*, обеспечивающие их подвижность. Покрывающая веко кожа, переходя на внутреннюю его поверхность, становится *конъюнктивой века*, а переходя с века на роговицу, образует *конъюнктиву роговицы*. На краях век в конъюнктиве находятся *сальные железы*, предохраняющие края век от мацерации слезами, ограничивающие скатывание слез. *Слезный аппарат* состоит из слезных желез, слезных канальцев, слезного мешка и слезно-носового канала. Слезные железы находятся в верхнем и третьем веках. Слезная железа верхнего века лежит в слезной ямке скулового отростка лобной кости. Секрет ее — слезы, омывая конъюнктиву глаза, стекает к медиальному углу глаза в слезное озеро, откуда по слезным канальцам поступает в слезный мешок, лежащий в специальной ямке слезной кости. Из слезного мешка слезы вместе с пылевыми частицами, смытыми с конъюнктивы глаза, проходят через слезно-носовой канал в носовую полость. Оттуда они испаряются или их

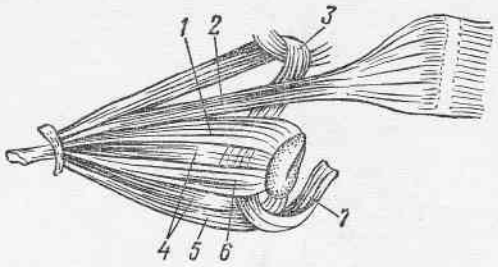


Рис. 297. Схема мышц глаза:
1 — прямая дорсальная; *2* — специальный поднимать века; *3* — косая дорсальная; *4* — оттягиватель глазного яблока; *5* — прямая вентральная; *6* — прямая латеральная; *7* — косая вентральная.

животные отфыркивают. При излишнем выделении слезы текут через веки, заполняют нос. К вспомогательным приспособлениям глаза относят также *глазные мышцы*: четыре прямых, две косых и мышцу, оттягивающую глазное яблоко (рис. 297).

ОРГАНЫ СЛУХА И РАВНОВЕСИЯ

Орган слуха — ухо — áuris — морфологически объединен с органом равновесия. Орган равновесия образуется вестибулярной частью перепончатого лабиринта внутреннего уха. Ухо делят на наружное, среднее и внутреннее (рис. 298).

Наружное ухо имеет подвижную ушную раковину с действующими на нее мышцами и наружный слуховой проход. Костным его остовом является барабанная часть каменистой кости. Опору *ушной раковины* составляет эластический хрящ. Ушная раковина в форме усеченного конуса представляет собой кожную складку (*1*). У основания ее располагается жировая подушка. К ушной раковине от черепа подходит большое количество мышц, обеспечивающих у лошади подвижность раковины на 180°. С обеих сторон раковина покрыта волосами. На внутренней ее поверхности имеются железы, секрет которых (ушная сера — смесь кожного сала, пигмента и слизи) вместе с волосами предохраняет наружный слуховой проход от попадания в него пыли, насекомых и инородных предметов. *Наружный слуховой проход* (*2*) состоит из двух частей — хрящевой — продолжение ушной раковины и костной. На дне наружного слухового прохода находится барабанная перепонка, отграничивающая наружное ухо от среднего (*3*). Основу барабанной перепонки составляет соединительнотканный слой. Снаружи она покрыта кожей, лишенной волос, желез и сосочкового слоя. Внутренним ее слоем со стороны среднего уха является слизистая оболочка, покрытая однослойным плоским эпителием.

Среднее ухо (рис. 299) расположено в барабанной полости каменистой кости. От наружного уха оно отделено барабанной перепонкой (*3*), а от внутреннего — костной стенкой, овальным

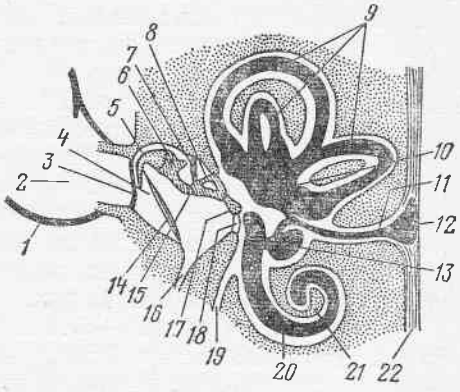


Рис. 298. Схема органов равновесия и слуха:
1 — часть ушной раковины; *2* — наружный слуховой проход; *3* — барабанная перепонка; *4* — барабанная полость; *5* — молоточек с его рукояткой; *6* — наковальня; *7* — стременная мышца; *8* — стремечко; *9* — перепончатые полукружные каналы; *10* — овальный мешочек; *11* — эндолимфатический проток в водопровод преддверия; *12* — мешочек протока; *13* — круглый мешочек в преддверии костного лабиринта; *14* — напрягатель барабанной перепонки; *15* — чечевицеобразная косточка; *16* — глоточнобарабанная (слуховая, или евстахиева) труба; *17* — мыс; *18* — окно улитки; *19* — водопровод улитки; *20* — перепончатый канал улитки в костной улитке; *21* — свод улитки; *22* — твердая мозговая оболочка. Белое пространство между перепончатым лабиринтом (черный цвет) и стенками костного лабиринта заполнено перилимфой. Костные стенки заштрихованы.

и круглым окнами, которые тоже закрыты перепонками. В полости среднего уха находятся четыре слуховые косточки: *молоточек*, *наковальня*, *чечевицеобразная косточка* и *стремечко* (*5*, *6*, *7*, *8*), преобразовавшиеся из костей висцерального черепа. Все эти кости подвижно (суставами) соединены друг с другом; кроме того, молоточек рукояткой вправлен в барабанную перепонку, а стремечко своей подножкой укреплено в овальном окне преддверия. Слуховые косточки передают звуковые колебания с барабанной перепонки через перепонку овального окна преддверию внутреннего уха (*11*).

Кроме того, в среднем ухе различают ряд костных камер (*1*), образованных костными перегородками (*2*). В этих камерах окончательно гасится звуковая волна, прошедшая через лестницы внутреннего уха и перепонку круглого окна.

Полость среднего уха сообщается с глоткой через глоточнобарабанную трубу. Последняя состоит из короткой, узкой костной слуховой трубы и длинного, сравнительно толстого хрящевого добавка к ней.

Глоточнобарабанная труба начинается в боковой стенке глотки. Внутри она на всем протяжении покрыта слизистой оболочкой, которая у лошади на месте расхождения краев хрящевого слухового добавка сильно выпячивается, образуя воздухоносный мешок. По глоточнобарабанной трубе воздух подходит к внутренней стенке барабанной перепонки и выравнивает давление на нее наружного воздуха со стороны наружного слухового прохода с давлением воздуха, находящегося в среднем ухе.

Внутреннее ухо — наиболее важная часть органа слуха. Оно скрыто в одной из самых твердых костей организма — в скалистой части каменистой кости, где располагаются и органы равновесия. Внутреннее ухо состоит из костного и находящегося внутри него перепончатого лабиринта (рис. 299).

В *лабиринте* три части: преддверие, три полукружных канала и улитка. Каждая часть состоит из костной и перепончатой частей. Внутри перепончатого лабиринта находится жидкость — эндолимфа. Между перепончатым и костным лабиринтом расположено полое пространство, которое также заполнено жидкостью — перилимфой.

Преддверие лежит между средним ухом, полукружными каналами и улиткой. Оно состоит из костной и перепончатой части (*11*). Костное преддверие представляет собой шаровидное тело с обширной полостью, в которой выделяются овальная и круглая ямки. На латеральной стенке преддверия, на границе со средним ухом, находится овальное окно, закрытое стремечком, и круглое окно, затянутое внутренней барабанной перепонкой. Аборальная стенка костного преддверия содержит четыре отверстия, через которые оно сообщается с костными полукружными каналами (*10*). Ораль-

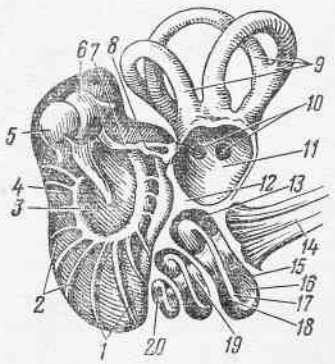


Рис. 299. Полусхема среднего уха и костного лабиринта внутреннего уха лошади:

1 — барабанные ячейки; *2* — пластинки между ними; *3* — барабанная перепонка; *4* — барабанное кольцо; *5* — молоточек, головка и рукоятка; *6* — наковальня; *7* — чечевицеобразная косточка; *8* — стремечко; *9* — полукружные каналы; *10* — их отверстия; *11* — преддверие; *12* — стрелка показывает вход из преддверия в лестницу преддверия костной улитки; *13* — стрелка показывает ход из барабанной полости через окно улитки в барабанную лестницу; *14* — слуховой нерв; *15* — край внутреннего слухового прохода; *16* — барабанная лестница; *17* — спиральная пластинка; *18* — лестница преддверия; *19* — ось улитки; *20* — купол улитки.

ная стенка имеет одно отверстие (*12*) для сообщения с каналом костной улитки (с ее лестницей преддверия). Кроме того, в костном преддверии есть отверстия для выхода нервов. Перепончатая часть преддверия состоит из овального и круглого мешочков. Полость овального мешочка сообщается с полостью перепончатых полукружных каналов, а полость круглого мешочка с полостью перепончатой улитки. Овальный и круглый мешочки сообщаются друг с другом при помощи эндолимфатического протока. От него отходит проток, оканчивающийся небольшим слепым расширением, которое лежит между листками твердой мозговой оболочки. Внутри перепончатого лабиринта находится эндолимфа, а снаружи он омывается перилимфой.

Полукружные каналы лежат в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Один из них расположен горизонтально, то есть во фронтальной плоскости, другой — в сагиттальной плоскости и третий — в сегментальной (*9*). *Костные* и находящиеся в них *перепончатые — полукружные каналы* повторяют форму друг друга. На концах они несут расширения или ампулы. На внутренних стенках ампул перепончатых каналов, а также на стенках мешочков преддверия располагается особым образом устроенный эпителий, являющийся чувствительным аппаратом, сигнализирующим о положении тела в пространстве. Костные полукружные каналы сообщаются, как уже указывалось, четырьмя отверстиями с преддверием внутреннего уха. Улитка располагается впереди преддверия.

Костная улитка состоит из оси и канала. Ось улитки конической формы, несет на себе спиральную костную пластинку, расположение которой в пределах оси напоминает положение нарезки на винтах (*19*). Через расширенное основание оси входят волокна слухового нерва. В месте, где от оси отходит спиральная пластинка, в массе оси располагается спиральный ганглий. Он состоит из очень большого количества отдельных узелков, которые, как и спиральная костная пластинка, располагаются по спирали. В ганглии находятся нервные клетки. Их нейриты образуют слуховой нерв. Дендриты проходят в массе костной спиральной пластинки. Канал костной улитки представляет собой слепо заканчивающуюся трубку (*20*). Отверстие ее сообщает полость костной улитки с полостью костного преддверия. Этот канал спирально закручен (делая 2,5 оборота) вокруг оси. Удерживается кост-

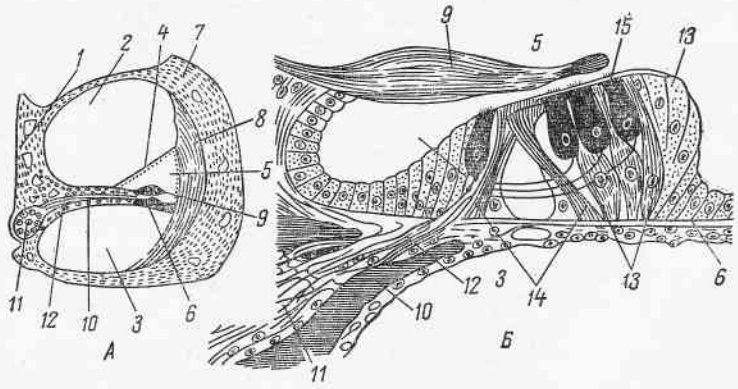


Рис. 300. Поперечный разрез одного из витков улитки (*А*) и кортиев орган под большим увеличением (*Б*):

1 — ось улитки; *2* — лестница преддверия; *3* — барабанная лестница; *4* — рейснерова мембрана; *5* — канал перепончатой улитки; *6* — основная мембрана с кортиевым органом на ней; *7* — костная стенка улитки; *8* — спиральная связка; *9* — кортиева мембрана; *10* — спиральная пластинка; *11* — спиральный ганглий; *12* — нервные волокна его клеток; *13* — опорные клетки кортиевого органа; *14* — клетки столбов; *15* — чувствительные клетки.

ный канал улитки около оси благодаря тому, что спиральная костная пластинка оси вдается в полость костного канала улитки (рис. 300).

Перепончатая улитка (*5*) находится внутри костной, как и костный канал улитки, имеет вид слепо заканчивающейся трубки, однако в отличие от костной у нее трехгранная форма сечения. Одним из своих углов перепончатая улитка прикрепляется к концу спиральной костной пластинки, а противоположной этому углу стороной — к стенке костного канала улитки (*7*). Благодаря такому положению спиральной улитки канал костной улитки делится на две части: лестницу преддверия (*2*) и барабанную лестницу (*3*), сообщающиеся друг с другом только в области купола улитки. Одна из двух других сторон перепончатой улитки образует так называемую преддверную стенку улитного органа (рейснерову мембрану) (*4*), а другая — основную мембрану (*6*).

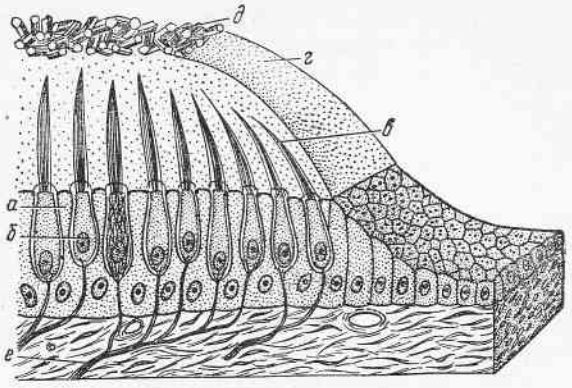


Рис. 301. Статическое пятно (по Кольмеру):
а — поддерживающие и *б* — волосковые клетки; *в* — реснички последних; *г* — студенистое вещество; *д* — оттолиты; *е* — нервные волокна.

На основной мембране располагается *кортиев орган* (*Б*), который состоит из четырех рядов чувствительных клеток (*15*) и нескольких видов опорных клеток (*13*). Чувствительные клетки по происхождению — вторичночувствительные. Апикальный полюс их несет волоски, к базальному же полюсу их подходят дендриты клеток спирального ганглия (*11*). Клетки этого ганглия — первичночувствительные. Над кортиевым органом находится кортиева мембрана (*9*).

Восприятие слуховых раздражений. Колебание воздуха воспринимается барабанной перепонкой. От нее по системе косточек среднего уха колебание передается перепонке, затягивающей овальное окошко. Так как по другую сторону этой перепонки находится перилимфа преддверия, то ее колебания передаются этой жидкости. Она же сообщается с перилимфой лестницы преддверия улитки. В силу этого колебательное движение передается перилимфе лестницы преддверия, откуда в области купола улитки колебание переходит на перилимфу барабанной лестницы улитки. Эти колебания заставляют колебаться основную мембрану вместе с находящимся на ней кортиевым органом. Так как основная мембрана не везде одинаковой длины, то в колебательное движение приходит не вся основная мембр ана, а лишь отдельные участки ее, отвечающие данной силе и частоте колебания. Колеблясь, чувствительные клетки кортиева органа прикасаются своими ресничками к кортиевой мембране и возбуждаются. Это возбуждение передается дендритам клеток спирального ганглия, и по нейритам этих же клеток (формирующих слуховой нерв) возбуждение передается в головной мозг.

Орган равновесия (рис. 301) располагается в определенных участках перепончатого лабиринта, в так называемых пятнах и гребешках. В этих местах эпителий покрыт особой тонковолокнистой оттолитовой мембраной, в которую в большом количестве вкраплены кристаллы из углекислого кальция — оттолиты. В мембране же находятся отростки чувствительных кле-

ток. При изменении положения тела, вибрации оттолиты смещаются по отношению к волоскам чувствительных клеток и возникает нервный импульс, передающийся по рефлекторной дуге в кору мозжечка и головного мозга.

ОРГАН ВКУСА

Орган вкуса представлен системой вкусовых луковиц, которые лежат в стенке вкусовых сосочков языка, а также в других местах слизистой оболочки рта (строение луковицы изложено при описании устройства вкусовых сосочков; см. стр. 301).

Чувствительные клетки являются вторичными по происхождению. Первично чувствительные клетки находятся в ганглиях черепномозговых нервов (лицевого и языкоглоточного). Дендриты клеток ганглиев оплетают чувствительные клетки луковиц. Нейриты же их направляются в головной мозг.

ОРГАН ОСЯЗАНИЯ

Органы осязания разбросаны в разных участках кожи. При помощи их воспринимается чувство прикосновения и давления. Осязательным аппаратом являются некоторые инкапсулированные нервные окончания (мейснерово и меркелевские клетки), а также свободные нервные окончания в эпителии (стр. 135).

СИСТЕМА ОРГАНОВ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

Органами внутренней секреции называются железы, которые вырабатывают специфические, очень активные вещества — гормоны, или инкреты, поступающие прямо в кровь и оказывающие в небольших дозах сильное влияние на весь организм или отдельные его части. Они регулируют такие процессы, как развитие тканей и органов, обмен веществ, рост, половое созревание, процессы, связанные с половой деятельностью, могут угнетать или стимулировать работу отдельных органов и т. д.

Регуляция деятельности организма путем воздействия гормонов и других физиологически активных веществ через кровь называется *гуморальной регуляцией*. Этот тип регуляции дополняет нервную и подчинен ей. Единая, по существу, регуляция организма (нервная и гуморальная) называется *нейрогуморальной*. Гормональная функция присуща не только железам внутренней секреции, но и другим органам и тканям. Так, под влиянием соляной кислоты, выделяемой в желудок, в кишечнике образуется секретин, возбуждающий деятельность печени и поджелудочной железы. Однако для других органов гормональная функция не является главной.

Железы внутренней секреции образуют единую систему, в которой изменение деятельности одного компонента вызывает изменение деятельности другого. Некоторые железы внутренней секреции выполняют только эндокринную функцию (гипофиз, щитовидная железа, паращитовидные железы, надпочечники). В ряде случаев эндокринная функция совмещается с экзокринной или с другими функциями, что характерно для тимуса, поджелудочной железы, яичника, семенников, почек, плаценты и др.

Гормоны обладают специфичностью в том смысле, что действуют специально на ту или другую функцию организма. Однако у них нет видовой специфичности, то есть один и тот же гормон у разных животных действует одинаково. Гормоны — биологически активные вещества, оказывающие действие в малых дозах. *Морфологической особенностью* желез внутренней

секреции является отсутствие протоков и поступление в связи с этим гормонов непосредственно в кровь. Для них характерна высокая степень развития сети кровеносных сосудов и тесный контакт железистой ткани с кровеносными капиллярами. Все железы внутренней секреции построены по типу компактных органов, то есть имеют соединительнотканный остов и специфическую ткань. По тому, из какой ткани образуется железа, различают эндокринные железы или их части эпителиального происхождения (щитовидная железа, паращитовидные железы, передняя доля гипофиза, островковый аппарат поджелудочной железы, тимус, кора надпочечников), нервного (мозговое вещество надпочечников, параганглии) и нейроглиального (задняя доля гипофиза, эпифиз).

ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА

Щитовидная железа — glándula thyreoidéa (рис. 302) — развивается из энтодермального эпителия вентральной стенки кишки между первой и второй парами жаберных карманов. Сначала из эпителия образуется непарный вырост; последний разрастается в каудо-вентральном направлении, достигает области щитовидного хряща. Здесь клеточный тяж разделяется на две лопасти, которые, развиваясь, превращаются в правую и левую доли щитовидной железы. Форма железы: у крупного рогатого скота доли железы связаны перешейком, а у лошади, овцы и козы этот перешеек или отсутствует, или выражен весьма слабо. У свиньи в щитовидной железе ясного деления на доли нет. Расположена щитовидная железа основной массой на первых 2—3 кольцах трахеи. Краниальным концом железа касается хрящей гортани. Кроме главной железы, у ряда сельскохозяйственных животных есть добавочные щитовидные железы. У лошади и крупного рогатого скота они расположены несколько краниальнее главной железы, у овцы и собаки рассеяны вдоль трахеи.

Гистологически щитовидная железа относится к типу компактных органов (рис. 303). Сверху она одета капсулой из плотной соединительной ткани. От нее отходят септы междольковой соединительной ткани, которые разбивают железу на дольки. Септы содержат крупные кровеносные и лимфатические сосуды, а также нервы. Иногда в соединительной ткани появляется большое количество лимфоцитов. Внутри долек соединительной ткани мало, основную массу дольки занимают фолликулы, густо оплетенные кровеносными капиллярами, а также скопления эпителиальных клеток, образующих межфолликулярные островки. Каждый фолликул представляет собой

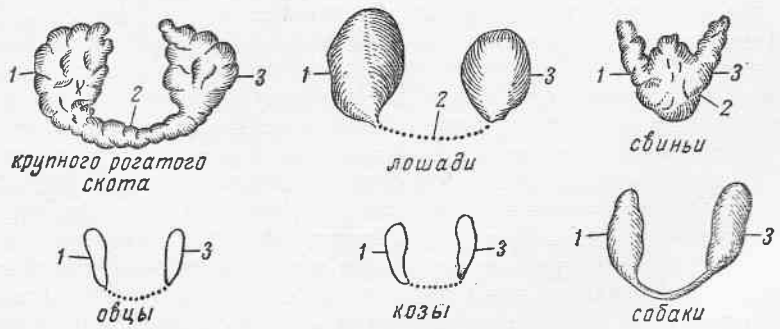


Рис. 302. Щитовидная железа разных животных:
1 — правая доля; *2* — перешеек; *3* — левая доля.

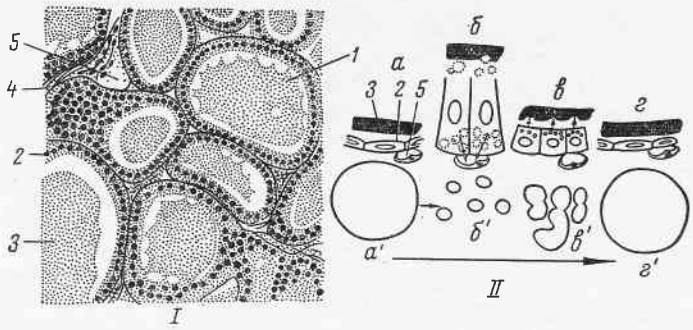


Рис. 303. Гистологическое строение щитовидной железы лошади (*I*) и изменение эпителия и размера фолликулов при различных функциональных состояниях железы (*II*):

1 — фолликул; *2* — эпителий стенки фолликула; *3* — коллоид в полости фолликула; *4* — соединительная ткань между фолликулами; *5* — капилляр; *а* и *г* — неактивное состояние железы; *а'* и *г'* — соответствующая величина фолликулов; *б* — максимально активное состояние железы; коллоид рассасывается и составные его части выходят в кровь (указано стрелками); *б'* — соответствующая величина фолликула; *в* — функция понижается, в более низких клетках усиленно синтезируется гормон и входит в состав коллоида (стрелки); *в'* — соответствующий размер фолликулов.

пузырек; стенка его (*2*) состоит из однослойного эпителия, а полость заполнена коллоидом. Эпителиальные клетки на апикальном конце снабжены микроворсинками. В цитоплазме клеток хорошо выражена зернистая цитоплазматическая сеть, что связано с высокой синтетической деятельностью, а также имеются протеолитические ферменты. Эпителий стенки продуцирует и выделяет в просвет фолликула составные части гормона и гликопротеиды, которые, взаимодействуя друг с другом, формируют уже в просвете фолликула коллоид (*3*). Впервые коллоид появляется у эмбрионов крупного рогатого скота в возрасте 60, у овец — 49—56, у свиней — 50, у кроликов — 20 суток. Коллоид очень богат йодом. Внешний вид фолликулов изменяется в зависимости от физиологического состояния железы (*II*).

В период *активной деятельности* (*II—б*) железы фолликулы уменьшаются в размере, эпителий фолликула становится высоким, цилиндрическим, наблюдается размножение его клеток путем митоза. Благодаря действию протеолитических ферментов клеток коллоид изменяется, молекулы мельчают, он разжижается и в нем появляются вакуоли. Такой коллоид при участии микроворсинок клеток всасывается через апикальный полюс, а через базальный полюс выделяется в кровь. Основной гормон щитовидной железы, выделяемый в кровь, — тироксин. При *пониженной функции* (*II—в, г*) размер фолликулов увеличивается, эпителий становится кубическим и даже плоским, коллоид сильно уплотняется.

Железа участвует в регулировании обмена веществ, процесса роста, обеспечивает нормальное течение процессов гистогенеза костей и другие процессы дифференцировки, оказывает влияние на вегетативную нервную систему, а также регулирует состав крови и стимулирует фагоцитоз. При гиперфункции железы, то есть при повышенном выделении гормона, ускоряется обмен веществ, и в частности окислительные процессы, увеличивается выделение из организма воды и солей, усиливается сердцебиение, повышается температура тела. При гипофункции, когда вырабатывается недостаточное количество гормонов, наблюдается обратное, то есть понижается обмен веществ, замедляется ритм сокращения сердца, вода задерживается в тканях, в силу чего развивается отечность. Кроме того, нарушаются процессы роста костей, и как следствие этого приостанавливается рост животного.

ОКОЛОЩИТОВИДНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Околощитовидная железа, или эпителиальные тельца,— gll. parathyreoidéa — мелкие, в поперечнике около 1 см, которые либо вклиниваются в массу щитовидной железы, либо лежат близ нее. Чаще всего имеется две пары околощитовидных желез. Функционировать они начинают в утробный период.

Развиваются эпителиальные тельца из эпителия третьего и четвертого жаберных карманов. Вполне развитые, они покрыты соединительнотканной капсулой, от которой внутрь вдаются тоненькие прослойки. По этим прослойкам идут сосуды и нервы. Основная часть железы — гнезда эпителиальных клеток. Каждое гнездо состоит у молодых животных только из главных, а у более взрослых и старых — из главных и оксифильных клеток. *Главные клетки* небольшие, полигональной (многоугольной) формы, содержат в цитоплазме липидные и липоидные включения, а также глыбки гликогена. *Оксифильные клетки* крупнее и хорошо красятся кислыми красителями. Секрет иногда скапливается в межклеточных пространствах, образуя «коллоид».

Гормон околощитовидных желез — паратиреоидин. Понижение функции околощитовидных желез вызывает уменьшение количества кальция в крови, что приводит к судорогам. Нарушается гистогенез костей, причем количество остеокластов возрастает, а количество остеобластов уменьшается. При гиперфункции же происходит обеднение костей и обогащение крови кальцием. Таким образом, околощитовидные железы регулируют кальциевый обмен.

Удаление околощитовидных желез приводит к смерти.

ТИМУС, ИЛИ ВИЛОЧКОВАЯ ЖЕЛЕЗА

Тимус — thymus, или вилочковая железа (рис. 304), развита довольно значительно в фетальный и в начале постфетального периода жизни и почти исчезает у взрослых животных.

У теленка (*А*) тимус развит очень сильно. Он состоит из парных частей, которые тянутся вдоль шеи, и небольшой непарной части, расположенной в грудной полости. У поросенка также имеются непарная грудная часть тимуса и очень сильно развитые парные шейные части, доходящие до гортани. У жеребенка тимус представлен округлой непарной частью, расположенной в грудной полости от первого ребра до основания сердца. От непарной части отходят небольшие парные тяжи, которые выходят немного за пределы первого ребра.

Развивается тимус главным образом из эпителия третьего и в меньшей мере четвертого жаберных карманов. Вполне развитая железа состоит из резко выраженных долек, связанных друг с другом тяжами такого же строения, как и дольки. Между дольками расположены значительные прослойки рыхлой соединительной ткани (*Б*). Долька железы состоит из темного *коркового вещества* и более светлого *мозгового вещества*. Та и другая зоны дольки построены из клеток с отростками, которые связывают их в общий синцитий. Клетки коркового вещества несколько мельче клеток мозгового вещества. В петлях синцития расположены свободные клетки, представленные главным образом лимфоцитами. Их значительно больше в корковом веществе, поэтому оно темнее мозгового. Для мозгового вещества характерно присутствие тимусных телец из плоских эпителиобразных клеток, концентрически наслаивающихся друг на друга. В раннем возрасте тимус является ор-

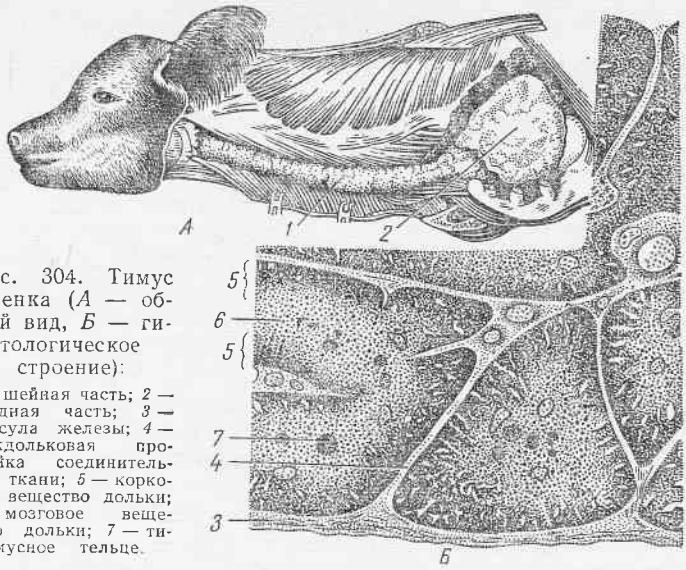


Рис. 304. Тимус теленка (*А* — общий вид, *Б* — гистологическое строение):

1 — шейная часть; *2* — грудная часть; *3* — капсула железы; *4* — междольковая прослойка соединительной ткани; *5* — корковое вещество дольки; *6* — мозговое вещество дольки; *7* — тимусное тельце.

ганом кроветворения, стимулируя образование лимфоцитов в других органах. Затем, с наступлением половой зрелости, эта его деятельность затухает. Эндокринная роль тимуса не выяснена. Предполагают, что он влияет на рост животного, в частности на рост трубчатых костей.

ГИПОФИЗ

Гипофиз лежит в одноименной ямке турецкого седла клиновидной кости и сверху прикрыт утолщением твердой мозговой оболочки — диафрагмой. Через нее в виде тонкого тяжа проходят воронка и туберальная часть, связывающие гипофиз с промежуточным мозгом.

Гипофиз выделяет комплекс гормонов, оказывающих влияние на различные жизненные процессы, в частности на деятельность большинства других желез внутренней секреции, поэтому в настоящее время гипофиз рассматривают как центральную регулирующую железу в эндокринной системе.

Развивается гипофиз из двух зачатков. Один из них представляет собой карманообразный вырост эпителия дорсальной стенки первичной ротовой полости — гипофизарный карман (карман Ратке), а второй зачаток образуется за счет выпячивания вентральной стенки промежуточного мозга. Оба зачатка приближаются друг к другу, срастаются, образуя гипофиз. Передняя стенка эпителиального зачатка, приобретающего вид пузырька, сильно утолщается и формирует переднюю долю гипофиза (рис. 305—*1*). Противоположная стенка пузырька развивается слабо и образует промежуточную долю гипофиза (*2*). У некоторых животных между этими двумя долями сохраняется полость бывшего эпителиального пузырька. Зачаток, развившийся за счет центральной нервной системы, превращается в заднюю долю гипофиза.

Передняя доля, или аденогипофиз (*1*), вырабатывает гормон роста (соматотропный), а также гормоны, стимулирующие деятельность других желез внутренней секреции (кринотропные гормоны). К кринотропным гормонам относятся гонадотропные гормоны (влияющие на функцию половых

органов). Это фолликулостимулирующий гормон — вызывает созревание фолликулов в яичнике и сперматогенез в семеннике; лютеинизирующий — вызывает овуляцию и образование желтого тела в яичнике, а в семеннике стимулирует выработку полового гормона; лютеотропный (лактотропный) гормон — стимулирует в яичнике деятельность желтого тела, молокообразование и лактацию. Среди кринотропных хорошо известны: тиреотропный гормон, стимулирующий работу щитовидной железы, адренокортикотропный, стимулирующий деятельность коры надпочечника. Все эти гормоны вырабатываются определенными клетками паренхимы передней доли гипофиза.

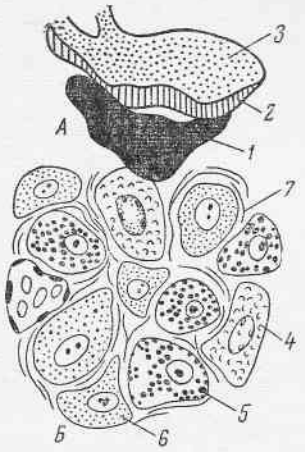


Рис. 305. Общее строение гипофиза коровы (*А*) и гистологическое строение передней доли гипофиза (*Б*):
1 — передняя доля; *2* — промежуточная доля; *3* — задняя доля; *4* — хромофобные клетки; *5* — базофильные клетки; *6* — оксифильные клетки; *7* — прослойки рыхлой соединительной ткани.

Передняя доля гипофиза построена по типу компактных органов. Соединительнотканный остов развит слабо. Основную массу железы занимают тяжи эпителиальных клеток и большое количество синусоидных капилляров. Железистые клетки по сродству к красителям делят на два типа: хромофобные (не воспринимающие красители) и хромофильные (воспринимающие красители). Последние, в свою очередь, делят по тому же признаку на оксифильные (красящиеся кислыми красителями) и базофильные (воспринимающие основные красители).

Хромофобные клетки (*Б*) часто находятся в состоянии митоза. Они могут превращаться в хромофильные клетки. Количество их у взрослых животных достигает 50% всех клеток передней доли. Однако в это число входят и хромофильные клетки, выделившие инкрет и ставшие неотличимыми от хромофобных.

Оксифильные (*Б—6*) (ацидофильные, или эозинофильные) клетки средних размеров, имеют хорошо развитую зернистую цитоплазматическую сеть. Они выделяют в кровь гормон роста. Ненормально повышенное выделение гормона у молодых животных приводит к развитию гигантского организма, а у взрослых — акромегалии, то есть к ненормальному разрастанию отдельных частей тела. Недостаток гормона роста приводит к карликовости.

Базофильные (*Б—5*) клетки очень крупные. В их цитоплазме находятся гликопротеиды. Среди них различают β- и δ-клетки. Бета-клетки имеют плотную цитоплазму, но небольшое количество гликопротеидов. Они выделяют тиреотропный гормон. Дельта-клетки богаты гликопротеидами, имеют эксцентричные ядра и очень сильно развитый пластинчатый комплекс; базофильные глыбки в цитоплазме их лежат рыхло. Считают, что базофилы вырабатывают гонадотропные гормоны (кроме лактотропного). Возможно, что β- и δ-базофилы есть лишь разные функциональные состояния одних и и тех же клеток. Гонадотропная активность гипофиза начинается в утробный период и совпадает с интенсивным ростом семенников и яичников.

Промежуточная доля хорошо выражена у коровы и собаки. У лошади она недоразвита. Эта часть гипофиза состоит из клеток и фолликулов, внутри которых скапливается коллоид. В этой доле вырабатывается гормон интермедин (меланофорный гормон). У хладнокровных он вызывает изме-

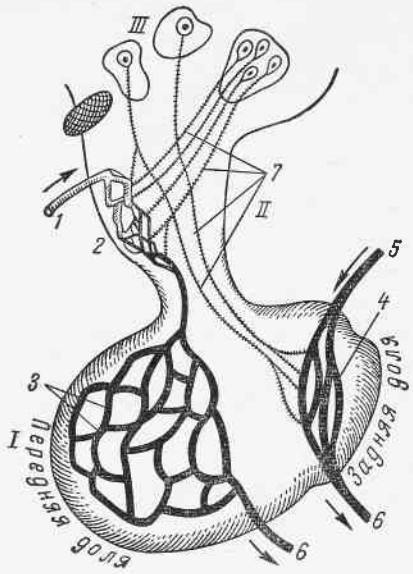


Рис. 306. Схема кровообращения гипофиза и взаимоотношение его с ядрами промежуточного мозга:

I — гипофиз; *II* — воронка гипофиза; *III* — ядра промежуточного мозга: *1* — приносящая артерия; *2* — первичная капиллярная сеть; *3* — вторичная капиллярная сеть передней доли; *4* — капиллярная сеть задней доли; *5* — приносящая вена; *6* — выносящие вены; *7* — нервные волокна, по которым распространяется нейросекрет.

нение окраски тела. Роль его у теплокровных окончательно не выяснена, но, по-видимому, он способствует адаптации сетчатки глаза к сумеречному зрению.

Задняя доля построена из нейроглии. Между отростками ее клеток рассеяны тельца Херринга и находятся мощные пучки нервных волокон, идущие из ядер гипоталамуса промежуточного мозга. Волокна этих пучков образуют сеть, находящуюся в тесном контакте с капиллярами задней доли. Считают, что клетки ядер гипоталамуса вырабатывают нейросекрет, который, перемещаясь по нервным волокнам, собирается в виде накопительных нейросекреторных телец или прямо поступает в кровь. Нейросекрет представляет собой гормоны. Таким образом, задняя доля гипофиза — это не самостоятельная железа, а депо гормонов, вырабатываемых нейронами определенных ядер гипоталамуса. Гормоны задней доли влияют на тонус гладкой мускулатуры. Один из гормонов — вазопрессин — вызывает сокращение сосудов и как следствие этого повышение кровяного давления.

Другой гормон — окситоцин — сокращает матку и миоэпителиальные клетки альвеол молочной железы, способствуя выделению молока. Антидиуретический гормон регулирует образование мочи в почках.

Гормональная деятельность передней доли *гипофиза* направляется центральной нервной системой. Механизм этого процесса в общих чертах представляется следующим образом. В гипоталамусе промежуточного мозга имеется ряд ядер, нервные клетки которых вырабатывают вещества, стимулирующие или угнетающие выработку определенных гормонов передней доли гипофиза.

Вещества эти попадают в капиллярную сеть верхних гипофизарных артерий, которые снабжают кровью переднюю долю гипофиза и таким образом достигают паренхимы этой железы, возбуждая внутрисекреторную деятельность ее клеток (рис. 306).

ЭПИФИЗ

Эпифиз (рис. 28 — *3*) развивается из дорсальной стенки промежуточного мозга. Он покрыт тонкой соединительнотканной капсулой, отростки которой разделяют массу эпифиза на дольки. Каждая долька состоит из многоугольных клеток, среди последних рассеяны лимфоциты, клетки глии, пигментные клетки и другие элементы.

Функция эпифиза недостаточно выяснена. В нем вырабатывается серотонин и мелатонин. По-видимому, эпифиз оказывает влияние на развитие половых органов.

НАДПОЧЕЧНИКИ

Расположены надпочечники в виде овальных или бобовидных телец медиально и несколько краниально по отношению к почкам. Развиваются они из двух зачатков. Корковое вещество надпочечников возникает из эпителия спланхнотомов мезодермы вблизи корня брыжейки, то есть из того же материала, что и половые железы и почки. Мозговое вещество формируется из материала, из которого развивается и симпатическая часть нервной системы.

Функция двух частей надпочечника в значительной мере определяется их происхождением. Гормоны коркового вещества в своей деятельности связаны с работой почек и половых желез, тогда как гормоны мозгового вещества действуют аналогично симпатической нервной системе. Гормоны коркового вещества весьма многочисленны, но по составу и действию их можно объединить в три группы.

Одни (минералокортикоиды) действуют на водно-солевой обмен, нарушая, в случае усиления функции, ионное равновесие и как следствие этого осмотические свойства тканей; усиливают воспалительные процессы и коллагенообразование. Вторая группа гормонов (гликокортикоиды) регулирует углеводный обмен. В случае избытка они приводят к распаду лимфоидной ткани, обеднению крови лимфоцитами и эозинофилами, ослабляют фагоцитоз и образование коллагена, то есть ослабляют воспалительную реакцию организма, в то же время они повышают сопротивляемость организма к неблагоприятным факторам среды, уменьшают проницаемость капилляров. Третья группа гормонов (стероиды) действует аналогично мужским и женским половым гормонам.

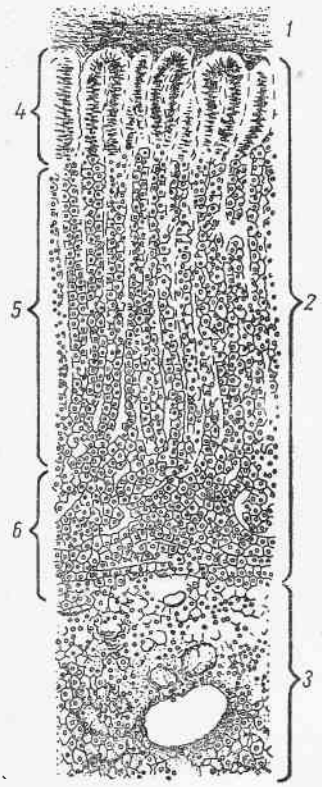


Рис. 307. Срез надпочечника:

1 — капсула; *2* — корковое вещество; *3* — мозговое вещество; *4* — клубочковая зона; *5* — пучковая зона; *6* — сетчатая зона.

Надпочечники — парные железы, одетые соединительнотканной капсулой, которая отдает внутрь органа тонкие прослойки рыхлой соединительной ткани. Гормоны коры надпочечников, по всей видимости, вырабатываются в митохондриях, о чем свидетельствует особая структура этих органелл и незначительное развитие цитоплазматической сети в клетках коры.

Корковое вещество состоит из тяжей эпителиальных клеток, которые ближе к поверхности надпочечника у лошади, свиньи и хищных формируют нечто вроде петель, за что эта зона получила название *клубочковой*. Клетки клубочковой зоны призматической формы, относительно бедны липидами. Они, вероятно, вырабатывают минералокортикоиды и, возможно, являются камбиальными для остальных клеток коры. Глубже тяжи клеток расположены параллельными радиальными рядами — *пучковая зона.* Для эпителиальных клеток пучковой зоны характерно присутствие липидов, главный из них — холестерин, который используется в процессе синтеза гормонов надпочечника. При по-

вышенной активности железы количество гранул липидов, а также аскорбиновой кислоты уменьшается. Клетки пучковой зоны особенно богаты липоидами и нейтральными жирами. Поэтому на фиксированных препаратах они имеют вид губки с многочисленными порами, за что и называются спонгиоцитами. Считают, что в пучковой зоне вырабатываются гликокортикоиды. Наконец, самый глубокий слой состоит из тяжей клеток, расположенных беспорядочно,— *сетчатая зона* (рис. 307). Клетки сетчатой зоны более мелкие, в них часто обнаруживают пигментные включения. Им приписывают функцию образования стероидных гормонов (андроген, эстроген).

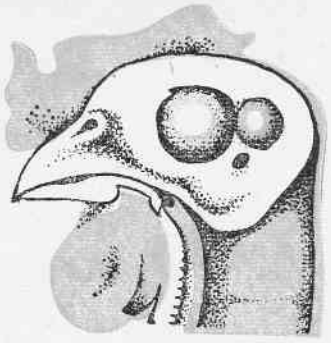
Мозговое вещество состоит из многоугольных клеток, в цитоплазме которых имеются зерна пигмента и зерна, легко окрашивающиеся хлорным железом и хромовыми солями, за что эти клетки получили название *хромофильных*. Благодаря сильному развитию широких венозных синусов клетки находятся в тесном контакте с кровеносным руслом. Гормоном этой ткани являются адреналин и норадреналин, действие их аналогично действию симпатической нервной системы.

ИНТРАРЕНАЛОВЫЕ ТЕЛА

Интрареналовые тела представляют собой скопления, построенные из клеток, по происхождению и строению идентичных корковому веществу надпочечников. Эти скопления разбросаны в разных частях организма и известны под названием добавочных надпочечников.

ПАРАГАНГЛИИ

Параганглии — образования, генетически и морфологически сходные с мозговым веществом надпочечников. Они также рассеяны в разных местах организма.



Часть пятая

ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ПТИЦ

Приспособленность птиц к перелетам наложила характерные отпечатки на их строение по сравнению с млекопитающими. Вместе с тем в строении птиц имеется много общего со строением млекопитающих, предки которых были, несомненно, связаны с предками птиц.

Способность передвигаться в воздухе привела к значительной облегченности тела птиц, к изменению строения грудных конечностей, к изменению формы грудной клетки. Это в значительной мере отразилось и на строении органов дыхания, кожного покрова, органов размножения. Облегченность тела птиц обеспечивается, в частности, тем, что некоторые кости их скелета заполнены воздухом, зубы отсутствуют, мышцы головы и туловища более слабо развиты.

Грудные конечности превратились в крылья. Отсюда максимальное развитие получили мышцы грудных конечностей, обеспечивающие полет (преимущественно грудные мышцы), и мышцы тазовой конечности. Грудная клетка, как место прикрепления грудных мышц, в значительной мере утратила свою подвижность в отделе ребер и превратилась в крепкий костный опорный участок для мышц, плотный футляр для сердца и легких. В силу малой подвижности грудной клетки в процессе дыхания большое участие стали принимать брюшные мышцы. Легкие дополнились особыми воздухоносными мешками, улучшающими вентиляцию и газообмен. Изменился кожный покров, который приобрел оперение. Органы размножения птиц остались близкими к органам размножения рептилий. Нервная система птиц, особенно головной мозг, более развита, чем у рептилий, но сильно отстает от развития ее у млекопитающих животных.

В связи с развитием эмбриона вне тела матери у самок птиц по сравнению с самками млекопитающих имеются другие морфологические особенности. Одна из них заключается в том, что у кур, например, к началу яйцекладки во многих костях скелета (рис. 308), а особенно в костномозго-

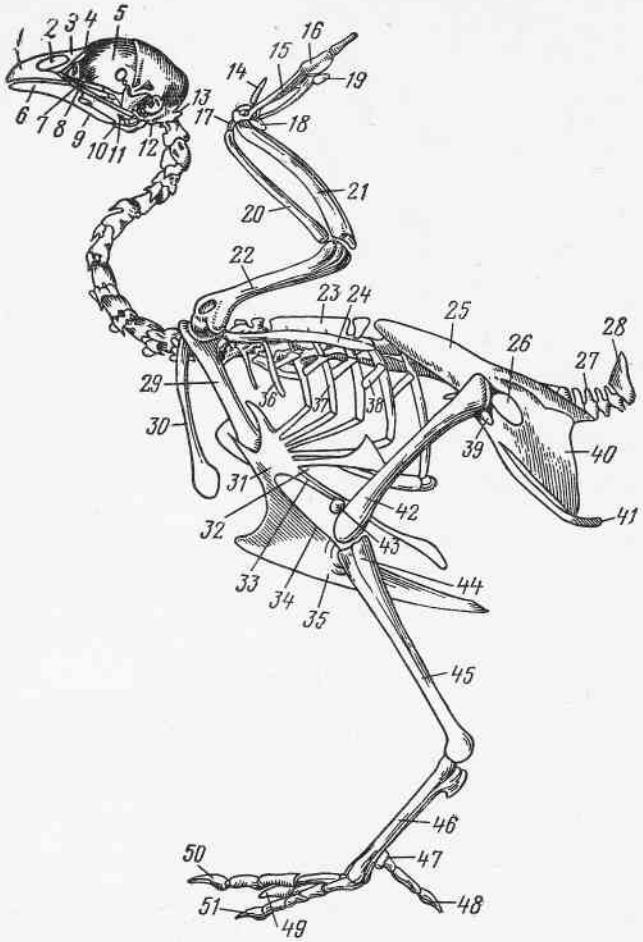


Рис. 308. Скелет курицы:

1 — резцовая кость; *2* — носовое отверстие; *3* — носовая и *4* — слезная кости; *5* — перпендикулярная пластинка решетчатой кости; *6* — зубная; *7* — небная; *8* — квадратно-скуловая; *9* — крыловидная, *10* — квадратная и *11* — суставная кости; *12* — барабанная полость; *13* — первый шейный позвонок; *14* — второй палец; *15* — третья пястная кость; *16* — третий палец; *17* — запястная лучевая и *18* — запястная локтевая кости; *19* — четвертый палец; *20* — лучевая; *21* — локтевая и *22* — плечевая кости; *23* — грудные позвонки; *24* — лопатки; *25* — подвздошная кость; *26* — седалищное отверстие; *27* — хвостовые позвонки; *28* — пигостиль; *29*— коракоидная кость; *30*— ключица; *31* — грудина; *32* — реберный, *33* — боковой и *34* — средний отростки; *35* — гребень грудины; *36* — астернальные и *37* — стернальные ребра; *38* — крючковидный отросток; *39* — запертое отверстие; *40* — седалищная; *41* — лонная и *42* — бедренная кости; *43* — коленная чашечка; *44* — малоберцовая, *45* — большеберцовая, *46* — плюсневая и *47* — первая плюсневая кости; *48* — первый, *49* — второй, *50* — третий и *51* — четвертый пальцы.

вом канале трубчатых костей (кроме плечевой кости, которая соединяется с воздухоносными мешками), появляется иное (вторичное) губчатое вещество — substántia spongiósa nóva, расходуемое на образование скорлупы яйца. Оно более минерализовано, чем компактное вещество кости. Количество его зависит от интенсивности яйцекладки: с увеличением последней количество иного губчатого вещества уменьшается, с уменьшением яйцекладки вновь увеличивается. При отложении иного губчатого вещества в медуллярном пространстве трубчатых костей наблюдается определенная закономерность, заключающаяся в том, что это отложение начинается в бедренной кости, затем последовательно в большеберцовой, локтевой, лучевой костях и т. д. В процессе яйцекладки происходит постоянная перестройка этого вещества, чему соответствует наличие на трабекулах иного вещества двух форм клеточных элементов — остеокластов и остеобластов. В период нахождения яйца в матке яйцевода преобладают остеокласты, свидетельствуя о разрушении этого губчатого вещества, используемого на образование скорлупы. В периоды созревания фолликулов и отсутствия яйца в яйцеводе преобладают остеобласты. В другие моменты количество тех и других клеточных элементов приблизительно равномерно. Параллельно с этим процессом в тех же костях скелета кур-несушек наблюдают соответствующие изме-

нения в компактном слое трубчатых костей, который по мере увеличения яйцекладки становится тоньше, со снижением яйцекладки вновь нарастает.

Этот процесс у кур особенно четко прослеживается рентгенографически на большеберцовых костях (З. М. Давыдова).

На отложение иного губчатого вещества кости влияют режим минерального кормления, условия содержания птицы. Выгульное содержание курнесушек, свободное скармливание клеточным несушкам основных минеральных кормов, содержащих кальций, и дополнительное введение в рацион марганца и фосфора приводит к меньшему истончению компактного слоя кости, способствует более интенсивному отложению в скелете иного губчатого вещества, более рациональному его использованию (З. М. Давыдова, В. И. Георгиевский).

СИСТЕМА ОРГАНОВ ДВИЖЕНИЯ

СТРОЕНИЕ ОСЕВОГО СКЕЛЕТА

Череп. Отдельные кости черепа еще в ранний период развития птенца сливаются между собой так, что у взрослых птиц границы отдельных костей черепа совершенно не видны (рис. 308).

Мозговой отдел черепа птиц состоит из затылочной, клиновидной, височной, теменной, лобной, слезной и решетчатой костей. Затылочная кость вместо двух мыщелков имеет один затылочный бугорок, обеспечивающий очень большую подвижность головы в различных направлениях.

Лицевой отдел черепа птиц состоит из носовых, резцовых, верхнечелюстных, нёбных, крыловидных, скуловых, квадратноскуловых, квадратных, нижнечелюстных и подъязычной костей и сошника. Первые три кости каждой стороны, срастаясь между собой, образуют скелет подклювья птиц, который является подвижным по отношению к мозговому отделу черепа. Эта подвижность обусловлена особым соединением надклювья с нижней челюстью и тем, что хрящевая носовая перегородка в задней части соединительнотканная. Задние участки носовых костей и отростков резцовых костей — тонкие гибкие пластинки. Верхнечелюстные кости сочленяются с нижнечелюстными посредством нёбных, крыловидных и квадратных костей, образующих между собой суставы. Посредством квадратных костей нижняя челюсть соединена подвижно с височными костями. Нижнечелюстные кости птиц образуются из шести слившихся вместе костей. Их передняя часть — зубная кость, а задняя — сочленовная, подвижно соединяющаяся с квадратной костью.

На верхнечелюстных и нижнечелюстных костях птиц зубов нет, что облегчает вес черепа.

Скелет шеи и туловища. *Шейный отдел* различных птиц имеет разное количество позвонков. У кур их 13—14, у уток 14—15, у гусей 17—18. Остистые отростки шейных позвонков птиц выражены слабо; поперечнореберные отростки, наоборот, развиты хорошо. Суставные поверхности тел позвонков имеют седловидную форму, обеспечивающую хорошую подвижность шеи в двух плоскостях: сагиттальной (разгибание — сгибание) и фронтальной (боковые движения). Вращательные движения производятся преимущественно в первом шейном (затылочношейном) и втором шейных суставах. Шея птиц при таком строении тел позвонков и при наличии округлого бугорка на затылочной кости очень подвижная во всех направлениях. Более

длинная шея у водоплавающих птиц дает им возможность добывать пищу из глубоких участков водоема.

Грудной отдел птиц состоит из грудных позвонков, ребер и грудной кости, формирующих грудную клетку.

В грудной клетке у кур, как у зерноядных птиц, небольшое входное и сильно увеличенное выходное отверстие. Грудная клетка у них напоминает усеченный конус, у хищных она имеет форму цилиндра, у уток и гусей форма промежуточная.

Грудных позвонков у кур семь, у уток и гусей девять. Только первый и второй, шестой и седьмой грудные позвонки кур соединены между собой подвижно. При этом седьмой грудной позвонок другим концом прирастает к пояснично-крестцовому отделу, а позвонки от второго по пятый срастаются между собой. Их остистые отростки образуют общий *дорсальный гребень*.

Ребра птиц отличаются тем, что они полностью окостеневают, не имеют реберного хряща и состоят из реберной вертебральной части и реберной стернальной части. Реберные вертебральные части в верхней половине тесно соединяются друг с другом особыми *крючковидными отростками*, формируя прочные боковые стенки малоподвижной грудной клетки. Первые 2—3 ребра, иногда и последнее, до грудной кости не доходят и называются *астернальными*, остальные — *стернальными*. Проксимальный конец вертебральной части ребра посредством головки и бугорка подвижно соединен с грудным позвонком, позволяя лишь ограниченные движения грудной клетки. Вертебральная часть ребра соединяется с нижней — стернальной частью ребра посредством сустава. Так же соединяется дистальный конец стернальной части ребра с грудной костью.

Грудная кость у всех птиц развита очень хорошо, но имеет большие отличия у птиц бегающих и летающих. Являясь местом прикрепления основной массы грудных мышц, обеспечивающих полет, у грудной кости хорошо летающих птиц резко выражен гребень грудной кости, или *киль*. Чем меньше птица приспособлена к полетам, тем слабее выражен киль. Птицы только бегающие, например страусы, совсем не имеют гребня грудной кости. У порхающих птиц, к которым относятся куры, величина киля больше, чем у парящих, например у орла, хотя последние и хорошо летают. На краниальном крае грудной кости есть суставные поверхности для соединения с хорошо развитыми у птиц коракоидными костями, на боковых краях находятся ямки для сочленения со стернальными участками ребер. В каудальном направлении от грудной кости у кур отходят *средний*, боковой и *реберные отростки*, формирующие большую парную вырезку. У уток и гусей реберный отросток отсутствует, у них остается по одной вырезке. При этом у уток она невелика, овальной формы, а у гусей сзади замыкается в отверстие.

У водоплавающих птиц грудная кость напоминает форму лодки, где размещаются внутренние органы.

Пояснично-крестцовый отдел птиц состоит из сросшихся в одну костную массу поясничных и крестцовых позвонков, последнего грудного позвонка, части хвостовых позвонков и подвздошной кости. Поэтому его называют еще *тазовым отделом* туловища. В пояснично-крестцовом отделе вначале закладывается 11—14 сегментов, которые затем срастаются в одну пояснично-крестцовую кость.

Скелет хвоста кур имеет пять, уток и гусей — семь подвижных позвонков. С последним хвостовым позвонком птиц подвижно соединена особая косточка — *копчик, пигостиль*. На ней укрепляются рулевые перья.

Скелет грудной конечности птиц значительно отличается по строению от скелета тазовых и грудных конечностей млекопитающих (рис. 308). Однако в основе своей он имеет много общего и поэтому делится на те же звенья, что и грудная конечность млекопитающих.

Плечевой пояс птиц представлен тремя парами костей: лопаткой, ключицей и коракоидной костью, наиболее развитой по сравнению с двумя первыми (*24*, *29*, *30*). Коракоидная кость дистальным концом соединена с краниальным концом грудной кости, а противоположным концом — с лопаткой, ключицей и плечевой костью. Ключица одним концом соединена с лопаткой возле плечевого сустава, противоположным концом срослась с тем же концом другой ключицы, образовав вилку, на конце которой у кур находится плоский отросток. Этот конец ключицы у одних птиц срастается с грудной костью, а у кур соединяется с нею связкой. Лопатка представлена слаборазвитой узкой пластинкой. Она соединена суставом с ключицей, коракоидной и плечевой костями.

Скелет свободной конечности делится на плечевую кость, кости предплечья и кисти. На медиальной стороне плечевой кости находится воздухоносное отверстие, сообщающее воздухоносную полость кости с воздухоносным мешком. Из костей предплечья наиболее развитой является локтевая кость. Она слегка искривлена и имеет слабо выраженный локтевой отросток. Между нею и лучевой костью хорошо выражено межкостное пространство. Кости кисти, утратив опорную функцию, имеют наибольшие особенности по сравнению с кистью млекопитающих. Из костей запястья у птиц самостоятельными остаются только запястная лучевая и запястная локтевая кости. При этом запястная лучевая срослась с запястной промежуточной костью, а запястная локтевая — с запястной добавочной костью. Дистальный ряд костей запястья слит с проксимальным концом костей пясти. Пястных костей у птиц три: вторая, третья и четвертая. Все они на проксимальном конце срослись между собой, оставив межкостные пространства. Наиболее выражены из них третья и четвертая кости. Кости пальцев редуцированы еще больше. У второго и четвертого пальцев по одной фаланге, у третьего — две. При покое крыла кости плечевого пояса, плеча, предплечья и кисти расположены на туловище почти параллельно друг другу, образуя с соседними костями острые углы.

Скелет тазовой конечности делится на скелет тазового пояса и свободной конечности (рис. 308).

Скелет тазового пояса состоит из парных подвздошной, лонной и седалищной костей, сросшихся между собой. Подвздошные кости, кроме того, сращены с пояснично-крестцовым отделом. Лонная и седалищная кости каждой стороны, наоборот, не соединены между собой. Поэтому вместо вентральной костной стенки таз птицы имеет мягкую мышечную стенку. Между подвздошной и седалищной костями находится седалищное отверстие, между седалищной и лонной костями — запертое отверстие. На внутренней стороне сросшихся подвздошных и крестцовой костей имеются две продольно-овальные ямки, где расположены почки. На месте сращения всех трех костей находится тазовая впадина для соединения с бедренной костью.

Скелет свободной тазовой конечности состоит из бедренной кости, костей голени и стопы.

Бедренная кость на дистальном конце имеет блок для коленной чашки. В состав голени входят наиболее развитая большеберцовая кость и малоберцовая. Последняя сильно редуцирована и срослась с большеберцовой костью

в проксимальной ее части. С дистальным концом большеберцовой кости срастаются кости проксимального ряда заплюсны, вследствие чего эта кость называется большеберцово-заплюсневой.

Кости заплюсны, как самостоятельные, у птиц отсутствуют. Проксимальный их ряд сросся с дистальными концами костей голени, а остальные с проксимальными концами костей плюсны. Плюсна хорошо развита и представлена одной костью, образовавшейся путем слияния трех плюсневых костей — второй, третьей и четвертой — с костями заплюсны. Поэтому кость называют заплюсно-плюсневой, а область ее — цевкой. На дистальном конце плюсны слабо выражена первая плюсневая кость, сочлененная с первым пальцем. Над ней у петухов находится шпорный отросток. Дистальный конец заплюсно-плесневой кости образует три суставные поверхности, которыми эта кость сочленяется с тремя костями пальцев (второй, третьей и четвертой). Кости пальцев ног хорошо выражены. Первый палец имеет кости двух фаланг, второй — трех, третий — четырех и четвертый — пяти. Число, величина и расположение пальцев у разных видов птиц значительно варьируют.

МЫШЦЫ

Мускулатура птиц отличается крайне неравномерным распределением на теле (рис. 309). Основная масса ее (45%) расположена в области грудной кости при переходе на крыло. Этой мускулатурой осуществляется работа крыла при полете. Вторым пунктом расположения мощной мускулатуры является верхняя половина тазовой конечности. Эти мышцы обеспечивают передвижение птицы по земле.

Лицевой мускулатуры у птиц нет. *Жевательные мышцы* птиц хорошо развиты и более дифференцированы, чем у млекопитающих. Имеются особые мышцы, действующие на квадратную кость, которую они то выдвигают вперед, то тянут назад, что вызывает поднимание и опускание надклювья. Многочисленные мелкие мышцы расположены в области шеи, обусловливая разнообразные ее движения. Мускулатура области *грудопоясничнo-крестцового* отдела туловища вследствие малоподвижности этого отдела крайне слаба.

Неплохо развита мускулатура, обусловливающая движение хвоста. *Подкожная мускулатура* птицы, тесно связанная с маховыми и рулевыми перьями, с летательной перепонкой крыла, развита хорошо. На *грудной клетке* птиц расположены межреберные наружные и внутренние мышцы, поднимали ребер, поперечная грудная мышца и лестничные мышцы, выполняющие те же функции, что и у млекопитающих. При их действии грудная клетка увеличивается больше в глубину, а не в ширину, грудная кость опускается, вместе с чем раскрывается угол между вертебральными и стернальными участками ребер. *Брюшная стенка* птиц состоит из тех же мышц, что и у млекопитающих.

Мускулатура крыла довольно многочисленна.

Так же многочисленны *мышцы тазовых конечностей*. Особенностью мускулатуры тазовой конечности птиц является стато-динамическое строение некоторых мышц, сухожильные прослойки которых иногда превращаются в костные пластинки. Большое значение имеет сухожильная ветвь, идущая от стройной мышцы через коленную чашку и латеральную сторону заплюсневого сустава к сухожильному окончанию поверхностного пальцевого сгибателя. Эта ветвь, прикрепляющаяся по пути к проксимальному концу малоберцовой кости, связывает коленный сустав с суставами пальцев так, что при сгибании коленного сустава сгибаются и пальцевые суставы. Это хоро-

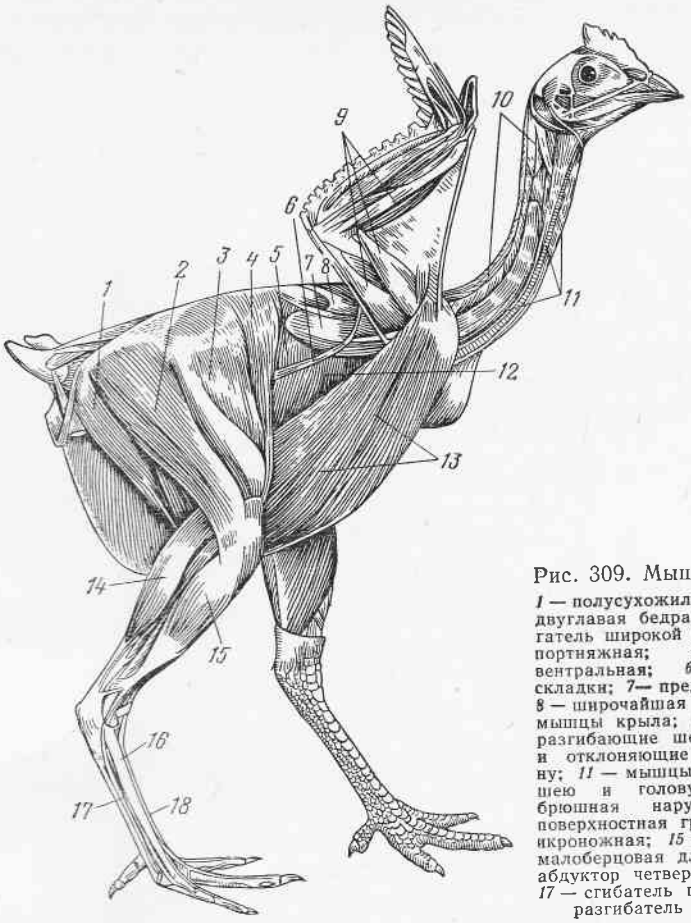


Рис. 309. Мышцы птицы:
1 — полусухожильная; *2* — двуглавая бедра; *3* — напрягатель широкой фасции; *4* — портняжная; *5* — зубчатая вентральная; *6* — крыловой складки; *7* — предлопаточная; *8* — широчайшая спины; *9* — мышцы крыла; *10* — мышцы, разгибающие шею и голову и отклоняющие их в сторону; *11* — мышцы, сгибающие шею и голову; *12* — косая брюшная наружная; *13* — поверхностная грудная; *14* — икроножная; *15* — пяточная и малоберцовая длинная; *16* — абдуктор четвертого пальца; *17* — сгибатель пальцев; *18* — разгибатель пальцев.

шо заметно при ходьбе птиц, когда при переносе ног и сгибании коленного сустава наблюдается сгибание пальцев. Это обеспечивает удерживание птицы на сучке и насесте без специальной затраты мышечной энергии.

СИСТЕМА ОРГАНОВ КОЖНОГО ПОКРОВА И ЕГО ПРОИЗВОДНЫЕ

Кожный покров птиц имеет, как и кожный покров млекопитающих, эпидермис, основу кожи и подкожный слой. Однако в кожном покрове птиц нет потовых и сальных желез, но есть особая *копчиковая железа*, расположенная над последними крестцовыми позвонками. Жировым секретом этой железы птица смазывает перья. У водоплавающих птиц копчиковая железа развита сильнее.

Перья. В пере различают стержень и опахало (рис. 310). *Стержень* состоит из очина и стебля. *Очин* — начальная, более толстая часть пера; *стебель* — остальная часть, имеющая *опахало*, Опахало образовано ветвями, отходящими от стебля в противоположные стороны. От ветвей отходят лучи, снабженные в некоторых случаях крючками.

Перья делятся на контурные, или покровные, пуховые, маховые и рулевые. *Контурные*, или *покровные*, перья самые многочисленные, они покрывают все тело птицы. Однако развиваются они только в определенных участках тела (*1*). *Пуховые* перья более мелкие, лежат под контурными. Ветви опахала в пуховых перьях из-за отсутствия крючков на лучах не сцепляются между собой. Пуховые перья в основном служат для сохранения постоянной температуры тела птицы. Воздухоупорные длинные, широкие

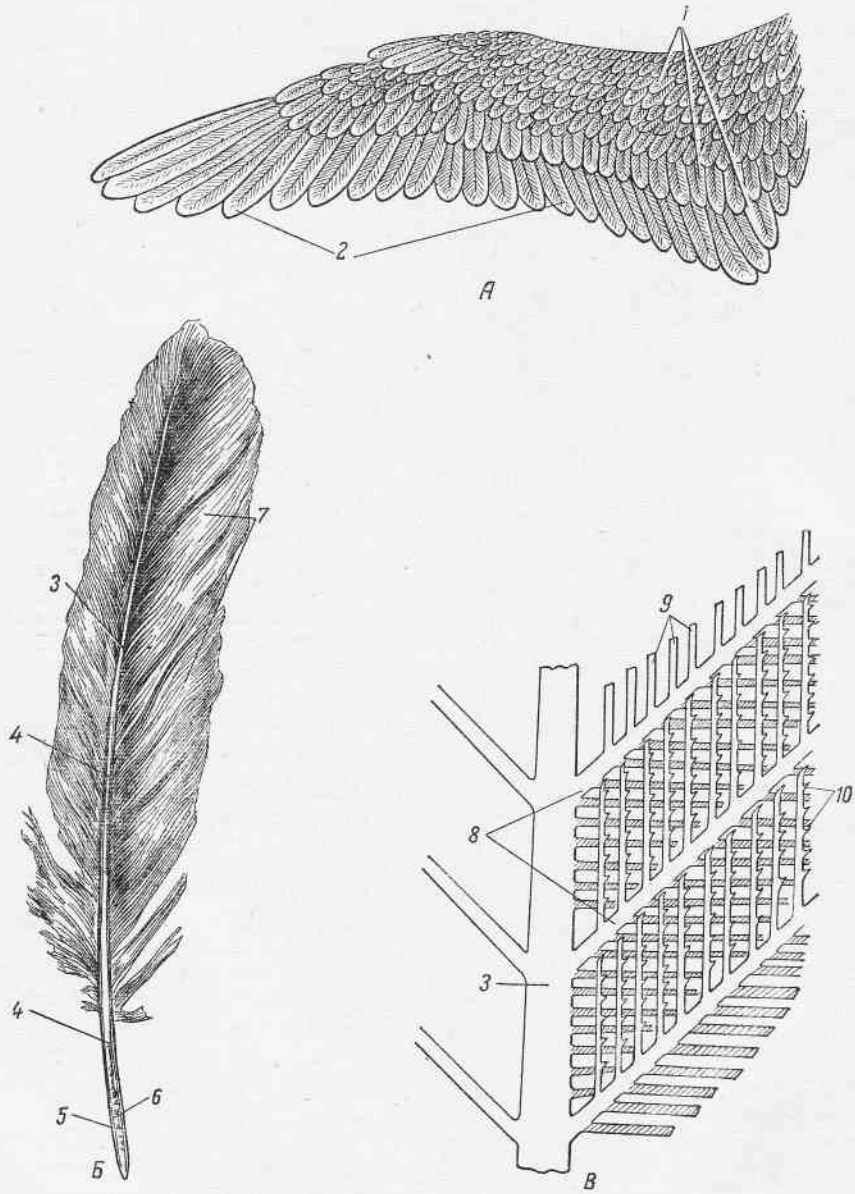


Рис. 310. Крыло (*А*), строение махового пера (*Б*) и опахало пера (*В*):
1 — контурные и *2* — маховые перья; *3* — стебель; *4* — стержень; *5* — очин; *6* — дужка внутри очина; *7* — опахало; *8* — ветви; *9* — лучи; *10* — крючки.

маховые (*2*) перья — составные части крыльев. Расправляясь, они имеют большое значение при полете, как и *рулевые* перья, находящиеся в хвосте. Между туловищем с одной стороны, плечом и предплечьем с другой стороны у птиц есть особая кожная складка — *летательная перепонка*. В складках этой перепонки заложены эластическая мембрана и особые мышцы, влияющие на степень напряжения летательной перепонки.

Дистальные отделы тазовых конечностей птиц покрыты *чешуйками* и имеют на концах *когти*. Между пальцами у плавающих птиц имеются *кожные перепонки*, придающие конечностям веслообразное строение, необходимое для плавания. На голове птиц имеются производные кожного покрова: роговой клюв (подклювье и надклювье), гребень, бородка или сережки.

СИСТЕМА ОРГАНОВ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Наибольшие особенности в строении органов пищеварения птицы наблюдаются в ротоглотке, передней и задней кишках.

Ротоглотка птицы не делится на ротовую полость и глотку (рис. 311). Из-за отсутствия нёбной занавески и связанных с нею обр зований в ней только условно можно выделить ротовую полость и глотку. Губы, десны, щеки у птиц отсутствуют. Челюсти их покрыты роговыми производными кожного покрова, образующими с костями, на которых они закрепляются, *надклювье* на верхней челюсти и *подклювье* на нижней челюсти, вместе составляющими клюв.

Клюв различных птиц, приспособленных к способу приема корма, разнообразной формы и плотности. У кур он тверд, изогнут, заострен; у уток и гусей — сравнительно мягок, прям, широк, сплюснут в дорсо-вентральном направлении, снаружи покрыт *восковицей* с осязательными тельцами. На краях ротовой полости у уток и гусей есть *поперечные пластинки*, в которых разветвляются многочисленные нервные окончания. Они способствуют отцеживанию воды при заглатывании пищи в воде.

Зубы у птиц отсутствуют, что сильно отражается на форме и строении лицевого отдела черепа.

Язык связан с подъязычной костью, по форме соответствует клюву. *Нитевидные сосочки* расположены на спинке языка у его основания, вершины их направлены назад. Боковые края языка уток и гусей имеют нитевидные сосочки, которые выполняют ту же функцию, что и поперечные пластинки краев клюва. Вкусовых сосочков птицы не имеют

Твердое нёбо на середине имеет узкую продольную щель и пять рядов поперечных *небных*

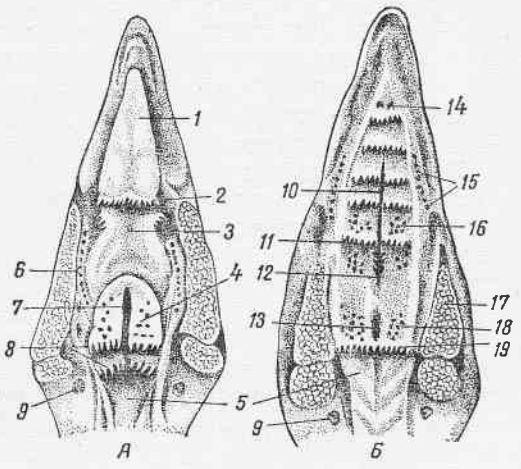


Рис. 311. Ротоглотка кур.

А — органы дна и *Б* — крыши ротоглотки; *1* — верхушка языка; *2* — сосочки тела языка; *3* — основание языка; *4* — кольцевидно-черпаловидные железы; *5* — пищевод; *6* — подчелюстные железы; *7* — вход в гортань, *8* — гортанные сосочки; *9* — разрез подъязычной кости; *10* — узкая часть небной щели; *11* — небные сосочки; *12* — хоаны; *13* — вход в слуховые трубы; *14* — отверстия челюстных желез; *15* — латеральные небные железы; *16* — медиальные небные железы; *17* — разрез мышц; *18* — глоточные железы; *19* — глоточные сосочки.

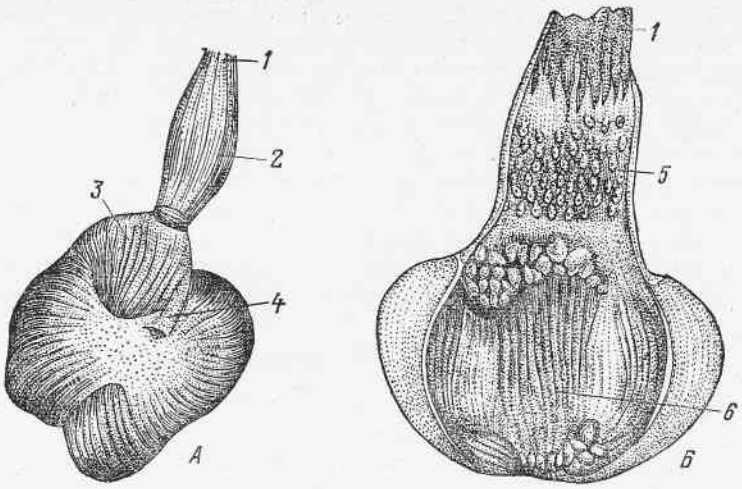


Рис. 312. Желудок курицы (*А* — снаружи, *Б* — вскрытый):
1 — пищевод; *2* — железистая и *3* — мышечная части желудка; *4* — двенадцатиперстная кишка; *5* — железы вскрытой части; *6* — слизистая оболочка мышечной части желудка.

сосочков. Задний ряд этих сосочков условно принимают за границу между ротовой полостью и глоткой. Кзади от этого ряда расположена широкая продольная щель — *хоаны*. В твердом нёбе различают значительное количество отверстий слюнных желез — челюстных, латеральных и медиальных нёбных.

Глотка расположена между сосочками языка и задними нёбными сосочками — спереди, входом в гортань, гортанными и глоточными сосочками — сзади. Вся глотка выстлана многослойным плоским эпителием. На дне ее имеются отверстия подчелюстных желез, в крыше — отверстия хоан, глоточнобарабанных труб, глоточных желез и глоточные миндалины, в боковых стенках — отверстия кольцевидно-черпаловидных желез.

Передняя кишка состоит из пищевода, зоба и желудка (рис. 312).

Пищевод выстлан плоским многослойным эпителием. В слизистой его оболочке имеется *пищеводная миндалина*. Средний его слой у кур состоит из трех слоев гладкой мышечной ткани: внутреннего — продольного, среднего — кольцевого и наружного — продольного. Последний у гусей и уток отсутствует.

Зоб — inglúvies — является расширенной частью пищевода перед входом его в грудную полость. У уток и гусей он развит слабо. В слизистой оболочке зоба, в верхней и боковых его стенках, лежат многочисленные слизистые железы, увлажняющие поступающий в зоб корм. Зоб выполняет функцию запасного резервуара. Здесь также происходит мацерация твердой пищевой массы.

Желудок птиц делится на две части: железистую и мышечную, из которых последняя — своеобразное преобразование пилорической части желудка. *Железистая часть* желудка несколько расширенная, сравнительно короткая, с утолщенными стенками. В ее слизистой оболочке находятся железы, соответствующие фундальным железам млекопитающих. Пища в этой части желудка, по-видимому, не задерживается. *Мышечная часть* желудка — продолжение железистой части. Из ее начального участка выходит двенадцатиперстная кишка. Эта часть желудка у зерноядных птиц развита хорошо

и обособлена в плотный округлый полостной орган с толстыми мышечными стенками. *Слизистая оболочка* мышечной части желудка выстлана довольно толстой и плотной кутикулой и имеет железы, соответствующие зоне пилорических желез млекопитающих. *Мышечная оболочка* этой части желудка сильно развита, особенно на боковых стенках; ясно выражены *сухожильные зеркала*, к которым сходятся мышечные пучки боковых стенок.

В зобе птиц твердая кормовая масса мацерируется, в железистой части желудка увлажняется секретом ее желез и переходит в мышечную часть желудка. Здесь она дополнительно увлажняется секретом желез и подвергается химической переработке. Одновременно здесь происходит и механическая обработка грубых кормовых масс. С помощью твердых предметов (ка-

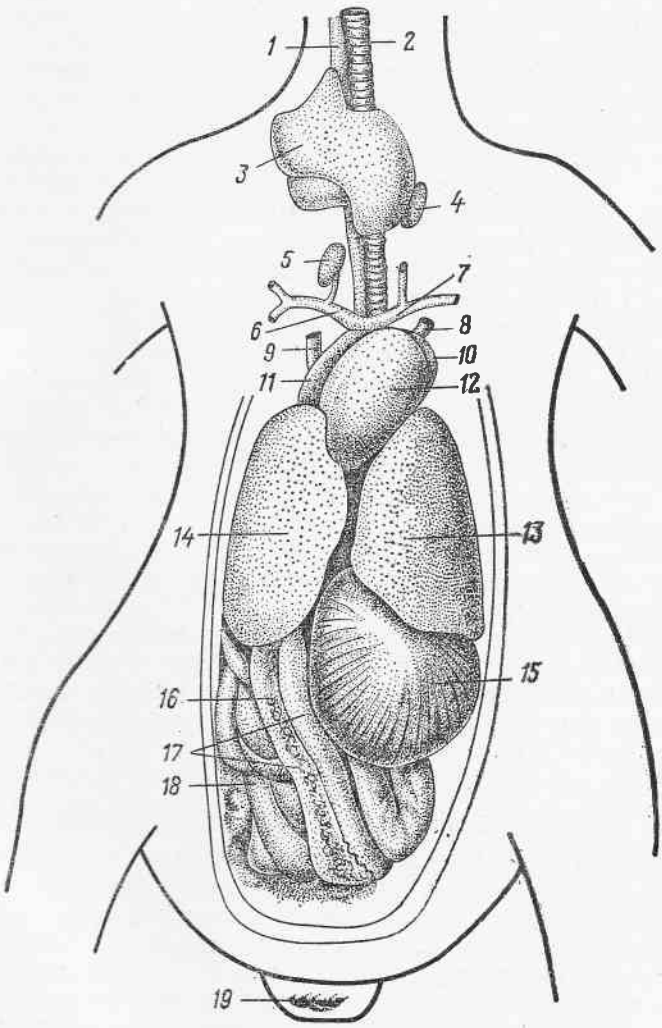


Рис. 313. Вскрытая полость тела курицы с брюшной стороны:
1 — пищевод, *2* — трахея; *3* — зоб, *4* и *5* — щитовидные железы; *6* и *7* — правая и левая плечеголовные артерии; *8* и *9* — левая и правая краниальные полые вены; *10* и *11* — левое и правое предсердия; *12* — желудочек сердца; *13* и *14* — левая и правая доли печени; *15* — мышечная часть желудка; *16* — поджелудочная железа; *17* — двенадцатиперстная кишка; *18* — тощая кишка; *19* — отверстие клоаки.

мешки, стекла, песок), заглатываемых птицей, и под влиянием сокращения стенок мышечной части желудка кормовые массы перетираются. Раздробленные и растертые, они становятся более доступными химическому воздействию, и пища используется организмом более полно. Кутикула, выстилающая полость мышечной части желудка, защищает стенки его от ранений находящимися здесь твердыми и острыми предметами.

Средняя кишка, или тонкий отдел кишечника, состоит из двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишок. В стенке ее залегают пристенные — общекишечные — железы. Застенными железами являются печень и поджелудочная железа (рис. 313). Желез двенадцатиперстной кишки у птиц нет. Длина кишечника зависит от вида корма. Так, кишечник уток и гусей длиннее тела в 4 —5 раз, а кишечник кур — в 5—6 раз. В кишечнике птиц длинные ворсинки, а слизистая оболочка его собрана в складки, увеличивающие путь пищи по кишечнику.

Двенадцатиперстная кишка выходит из переднего участка мышечной части желудка и идет до таза, а затем возвращается, образуя петлю из двух колен. В этой петле расположена поджелудочная железа.

Тощая и подвздошная кишки подвешены на тонкой брыжейке, соприкасаясь друг с другом и образуя спиральные завитки. Подвздошная кишка открывается в заднюю кишку на границе слепых кишок с прямой кишкой.

Печень — hépar — птиц довольно большая, делится на две доли и занимает значительную часть вентральной половины грудобрюшной полости. На правой доле печени расположен желчный пузырь, который отсутствует у цесарок, голубя, страуса.

Поджелудочная железа — páncreas — расположена в петле двенадцатиперстной кишки, у уток и гусей имеет две доли и два протока, у кур — три доли и три протока.

Задняя кишка, или толстый отдел кишечника, птиц ободочной кишки не имеет. У уток, гусей и кур две *слепые кишки*. Вершинами они обращены краниально, а от подвздошной кишки отграничиваются круговой складкой. *Прямая кишка* переходит в клоаку, которая двумя поперечными складками делится на три отдела: передний, средний и задний. В передний отдел открывается прямая кишка, в средний — мочеточники, семяпроводы (у самцов) и яйцеводы (у самок). Задний отдел клоаки заканчивается *анальным отверстием*, через которое непереваренные остатки корма, смешанные с мочой, а у самок также яйца выбрасываются наружу. Через этот же отдел проходит и сперма самцов во время спаривания. На дорсальной стенке его у молодых птиц имеется выпячивание — фиброзная (фабрициева) сумка, которая у взрослых птиц редуцируется.

СИСТЕМА ОРГАНОВ ДЫХАНИЯ И МОЧЕВЫДЕЛЕНИЯ

Система органов дыхания птиц отличается изменением структуры некоторых органов и дополняется особыми воздухоносными мешками (рис. 314).

Носовая полость имеет в каждой половине три небольшие *хрящевые раковины*, но в ней нет лабиринта решетчатой кости. *Ноздри* птиц округлы или овальны, у кур они прикрыты носовым клапаном и разделены, а у уток и гусей сообщаются между собой, так как лежат впереди носовой перегородки.

Гортань. Остовом ее являются только *черпаловидные хрящи и кольцевидный хрящ*, состоящий из отдельных пластинок. Вход в гортань, лежащий

на дне глотки, имеет вид узкой щели. Находящаяся впереди него складка слизистой оболочки выполняет функцию надгоратанника. Гортань птиц подвижна, в ней различают ряд мышц, суживающих и расширяющих ее, двигающих ее вперед и возвращающих назад.

Трахея. Остов ее образован подвижными *хрящевыми кольцами*, которые у старых гусей и уток окостеневают. У места разделения трахеи на бронхи находится *певчая гортань*. Она является органом голоса, а собственно гортань остается только дыхательной. У самок певчая гортань менее дифференцирована.

Легкие сравнительно малы и дополняются девятью воздухоносными мешками. Лежат легкие в углублениях между ребрами. Последние оставляют на легких глубокие борозды, и простираются от первого ребра до почек.

Ветвление бронхов птиц имеет большие особенности. *Главный бронх* проходит через все легкие, выходит за его пределы и переходит в *брюшной воздухоносный мешок*. В легком от главного бронха отделяются два ряда *вторичных бронхов*, некоторые из них переходят в воздухоносные мешки. Бронхи, выходящие из легких, называются *эктобронхами*, а бронхи, остающиеся в легких, — *эндобронхами*. Вторичные бронхи соединены в легком более мелкими *парабронхами*.

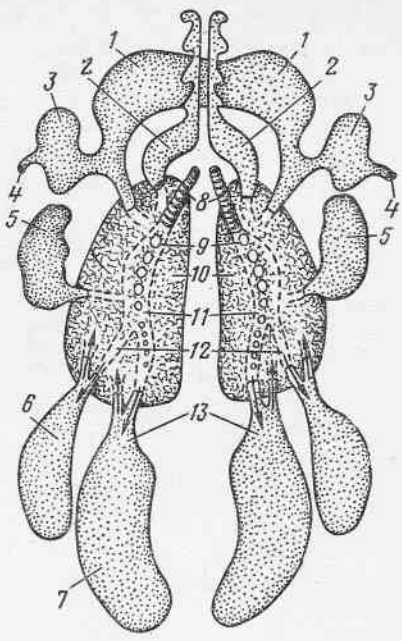


Рис. 314. Схема легких и воздухоносных мешков птицы:
1 — межключичный мешок; *2* — шейные мешки; *3* — подмышечный дивертикул; *4* — ход в плечевую кость; *5* — краниальные и *6* — каудальные грудные мешки; *7* — брюшные мешки; *8* — главный бронх; *9* — преддверие главного бронха с отверстиями во вторичные бронхи; *10* — легкие; *11* — эктобронх брюшного мешка; *12* — мешковый бронх каудальных грудных мешков; *13* — мешковый бронх брюшных мешков.

Воздухоносные мешки представляют собой выпячивание слизистой оболочки эктобронхов. Они покрыты серозной оболочкой и дают выпячивания, проникающие в полость многих костей скелета. Насчитывают девять воздухоносных мешков: непарный межключичный и парные — шейные, краниальные и каудальные грудные и брюшные.

Воздухоносные мешки, важнейшие приспособления для полета птиц, обеспечивают им интенсивный газообмен, вентиляцию и охлаждение тела.

В них содержится запас воздуха, используемый птицей при полете и при погружении головы в воду в поисках корма. Они способствуют опорожнению клоаки, выведению яйца, сдавливая внутренности, плаванию, облегчая массу тела, вследствие чего птица при плавании очень незначительно погружается в воду, а при гибели на воде перевертывается брюшком вверх.

Система органов мочевыделения птиц состоит из почек и мочеточников (рис. 313). Мочевого пузыря у птиц нет. *Почки* довольно длинные, лежат в углублениях пояснично-крестцового отдела позвоночного столба и подвздошной кости и делятся на три доли: переднюю, среднюю и заднюю. *Мочеточники* располагаются на медиальном крае почек и открываются в клоаку.

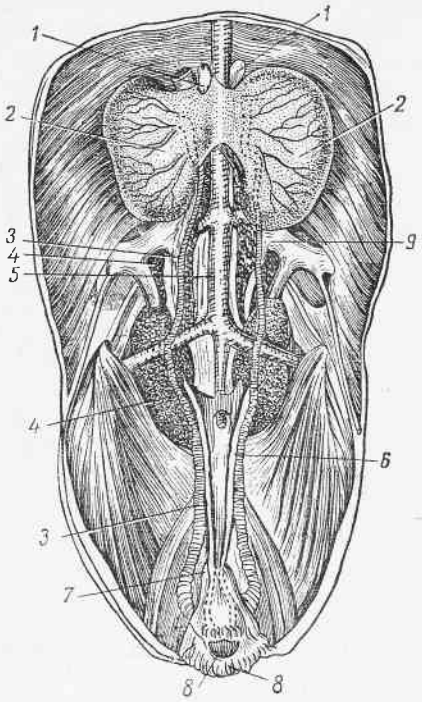


Рис. 315. Органы мочевыделения и размножения петуха:

1 — надпочечник; *2* — семенник; *3* — семяпровод; *4* — почки; *5* — аорта; *6* — мочеточник; *7* — отрезок прямой кишки; *8* — клоака; *9* — общая повздошная вена.

СИСТЕМА ОРГАНОВ РАЗМНОЖЕНИЯ

Половые органы самцов состоят из семенников, придатков семенников, семяпроводов и у некоторых птиц из своеобразного полового члена (рис. 315). Добавочных половых желез у птиц нет. Семенники их не опускаются из поясничной области, и потому семенниковые мешки у птиц отсутствуют. *Семенник* бобовидной или яйцевидной формы, расположен возле передней доли почки. Левый семенник обычно больше правого. Зимой они меньше, к весне увеличиваются. *Придаток семенника* небольшой. *Семяпровод* длинный, извилистый, открывается в средний отдел клоаки. *Полового члена* у большинства птиц нет, он есть в клоаке у селезней и гусей. У селезня он состоит из фиброзной ткани, имеет полые пространства, заполненные лимфой.

Половые органы самок. Яичник имеет различную величину и форму, которая с возрастом изменяется (рис. 316). Располагается он, как и семенник, возле передней доли почки. Обычно развитым бывает только *левый*

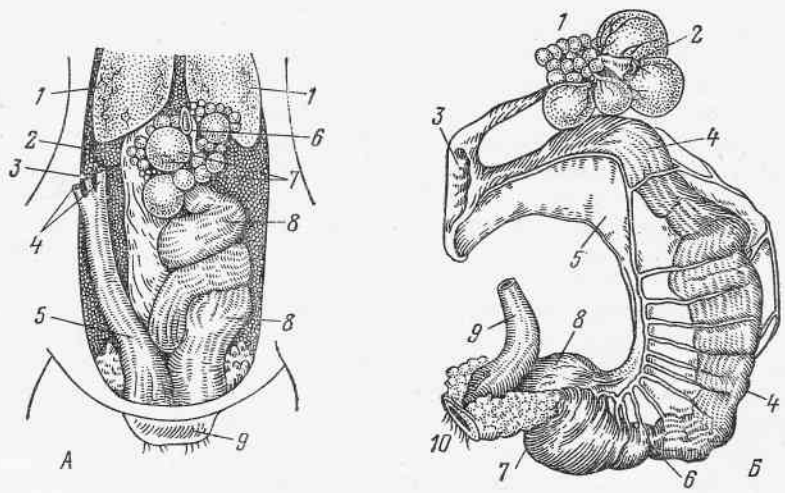


Рис. 316. Органы размножения курицы:

А — 1 — легкие; *2* — почки; *3* — повздошная кишка; *4* — слепые кишки (обрезаны; *5* — прямая кишка; *6* — воронка яйцевода; *7* — яйцеклетки в яичнике; *8* — яйцевод; *9* — отверстие клоаки; *Б* — яйцевод курицы: *1* — яичник с фолликулами; *2* — оболочка фолликула; *3* — воронка яйцевода; *4* — главная белковая часть яйцевода; *5* — брыжейка; *6* — перешеек; *7* — птичья матка; *8* — влагалище; *9* — прямая кишка; *10* — клоака.

яичник, а правый редуцирован. В период яйцекладки в яичнике формируется множество яйцеклеток, находящихся на разной ступени развития. Созревшая яйцеклетка птиц сравнительно больших размеров. Оплодотворенная яйцеклетка птиц состоит из зародышевого диска и чередующихся слоев белого и желтого желтка.

Яйцевод птиц с возрастом значительно изменяется. Развитым у птиц бывает только *левый яйцевод*, а от правого остается небольшой задний отросток. Яйцевод птиц в соответствии со своей сложной функцией делится на пять частей: воронку, белковую часть, перешеек, птичью матку и влагалище. *Воронка* имеет широкое брюшное отверстие, длина ее достигает 4 см. Она является местом, где происходит оплодотворение яйцеклетки. *Белковая часть* яйцевода — наиболее длинная, в период яйцекладки достигает 36 см. Перешеек сравнительно короток, до 5 см длиной.

Расширяясь, он переходит в сравнительно широкую толстостенную *птичью матку*, достигающую 7 см длины.

Влагалище длиной около 10 см представляет место временного вместилища готового яйца, выходящего из него в клоаку, а затем наружу.

СИСТЕМА ОРГАНОВ КРОВООБРАЩЕНИЯ. НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Сердце птиц четырехкамерное; отличается от сердца млекопитающих тем, что в правом желудочке нет сосочковых мышц и атриовентрикулярного клапана. Последний заменен особой мышечной пластинкой, идущей от

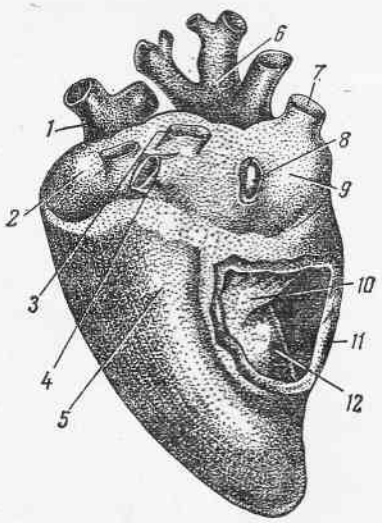


Рис. 317. Сердце птицы:

1 — легочная артерия; *2* — левое предсердие; *3* — легочные вены; *4* — левая краниальная полая вена; *5* — левый желудочек; *6* — аорта; *7* — правая краниальная полая вена; *8* — каудальная полая вена; *9* — правое предсердие; *10* — клапан; *11* — правый желудочек; *12* — межжелудочная перегородка.

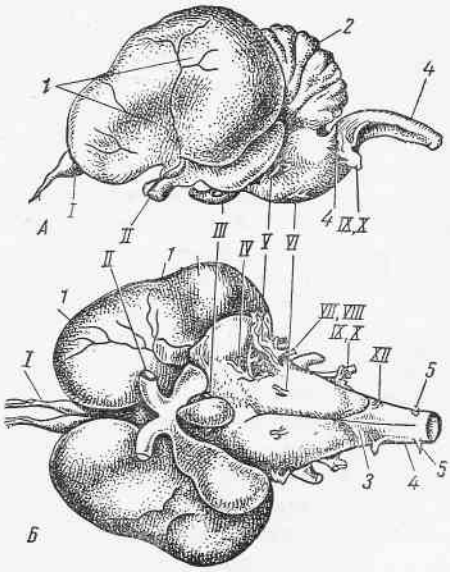


Рис. 318. Головной мозг птицы (*А* — с латеральной стороны, *Б* — с вентральной):

I — обонятельный нерв и луковица; *II* — зрительный нерв; *III* — глазодвигательный; *IV* — блоковый; *V* — тройничный; *VI* — отводящий; *VII* — лицевой; *VIII* — слуховой; *IX—X* — языкоглоточный и блуждающий; *XII* — подъязычковый нерв; *1* — полушария большого мозга; *2* — мозжечок; *3* — продолговатый мозг; *4* — спинной мозг; *5* — первый шейный нерв.

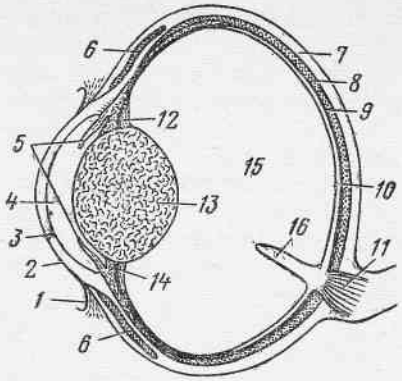


Рис. 319. Глазное яблоко водоплавающих птиц:

1 — конъюнктива века; *2* — конъюнктива глаза; *3* — роговица; *4* — передняя камера глаза; *5* — радужная оболочка; *6* — склеральное кольцо; *7* — склера; *8* — хрящевая пластинка; *9* — сосудистая оболочка; *10* — ретина; *11* — зрительный нерв; *12* — хрусталиковая связка; *13* — хрусталик; *14* — ресничное тело; *15* — стекловидное тело; *16* — гребень.

стенки правого желудочка (рис. 317). *Дуга аорты* у птиц правая. *Краниальная полая вена* у них двойная — правая и левая.

Каудальная полая вена — короткая, образуется путем слияния общих подвздошных вен, которые, в свою очередь, формируются слившимися наружной подвздошной и двумя почечными венами. Большая почечная вена собирает кровь из хвостовой, внутренних подвздошных и хвостово-брыжеечных вен.

Последняя соединяется с задним концом правой воротной вены. *Воротная вена* имеет два ствола. По одному из них (левому) кровь идет от селезенки и желудка, по другому (правому)— от кишечника.

Особенности нервной системы и органов чувств. *Спинной мозг* птиц в общем сходен со спинным мозгом млекопитающих, но оканчивается короткой концевой нитью. В *среднем мозге* вместо четверохолмия *двухолмие*. Мозговой водопровод у птиц широкий. В *промежуточном мозге* сосцевидное тело отсутствует, зрительные бугры развиты сравнительно слабо. *Конечный мозг* отличается тем, что поверхность его гладкая, на ней нет извилин и находится только одна борозда (рис. 318). Вместо мозолистого тела есть несколько поперечных волокон. Прозрачная перегородка отсутствует, а боковые желудочки выражены хорошо и сообщаются с полостью обонятельных луковиц. *Лицевые нервы* (VII пара) из-за отсутствия лицевой мускулатуры развиты слабо. Возвратный нерв иннервирует пищевод, зоб и соединен с языкоглоточным нервом. В строении симпатической нервной системы птиц, по данным Н. А. Васнецова, имеются значительные особенности.

Глаза большинства птиц обращены в противоположные стороны. Хорошо развито у них *третье веко*. *Слезная железа* выражена слабо. В задней части склеры находится особая хрящевая пластинка, в передней ее части — костные пластинки, образующие *спиральное кольцо*, расположенное возле роговицы. Зрачок глаза округлый. В толще стекловидного тела находится *гребень*, начинающийся от входа зрительного нерва и у гусей соединяющийся свободным концом с капсулой хрусталика глаза (рис. 319).

Вместо наружного уха у большинства птиц имеется небольшая кожная складка у начала короткого, но широкого наружного слухового прохода. *Среднее ухо* сообщается с глоткой и с воздухоносными полостями черепных костей. Из слуховых костей в среднем ухе находится только одна кость, называемая *столбиком*. *Внутреннее ухо* незначительно отличается от внутреннего уха млекопитающих.

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ

А б д у к ц и я — отведение конечностей в боковую сторону, от лат. ab — от + + dúco — веду.

А б о р а л ь н ы й — направленный (в области головы) от рта в сторону затылка (лат. ab — от + os) (корень or — рот).

А г р а н у л о ц и т ы — незернистые лейкоциты (клетки крови), греч. а—не+ + лат. gránulum — зернышко + греч. kytos (cytos) — клетка.

А д д у к ц и я — приведение конечностей к средней сагиттальной плоскости тела животного от лат. ad — к + duco — веду.

А к р о м и о н — дистальный конец ости лопатки, выступающий в сторону плеча, от греч. acros — вершина край + ómos — плечо.

А к с о н — длинный, маловетвящийся отросток нервной клетки, импульсы по которому идут от тела клетки, от греч. áxon и лат. axis — ось.

А л л а н т о и с — мочевой пузырь (мешок) зародыша, от греч. allás — колбаса + + eidos — вид, колбасовидный.

А м и т о з — размножение клеток без видимого изменения ядра (без образования в нем нитчатых структур), путем прямого перетягивания или ядра, или ядра и цитоплазмы, от греч. а — отрицание не + mitos — нить.

А м о р ф н ы й — бесформенный, от греч. а — не + morphé — форма.

А м н и о н — водная оболочка плода, от греч. amnion — жертвенная чаша.

А н а с т о м о з — сообщение между сосудами, от греч. anastomóo — сообщаю устьем.

А н а ф а з а — третья фаза митоза, от греч. aná — поровну + phásis — утверждение, проявление. В этот период деления клетки хромосомы расходятся по полюсам будущих дочерних клеток.

А н г и о л о г и я — учение о сосудах, от греч. angeion — сосуд + logos — учение.

А п и к а л ь н ы й — находящийся на вершине, от лат. ápex (корень—apic)— вершина.

А п о ф и з — от греч. apóphysis — вырост (apo — от + phýo — произвожу).

А с т р о ц и т — звездчатая форма клетки нейроглии, от греч. astér — звезда + + kýtos (cýtos) — клетка.

А т р о ф и я — ослабление, уменьшение органа вследствие недостаточности или отсутствия питания, от греч. atrophéo — чахну, не имею пищи (а — не + trophe— пища).

А ф ф е р е н т н ы й — приносящий, от лат. ad — к + féro — несу.

А х р о м а т и н — бесцветный, от греч. а — не + chróma — краска.

А ц и н у с — составная часть легочной дольки, имеющая гроздевидную форму, от лат. acinus — ягода (преимущественно виноградная).

Б а з а л ь н ы й — расположенный у основания, от греч. básis — основание.

Б а з о ф и л — кровяная клетка, красящаяся (любящая) основными красками, от греч. básis — основание + philéo — люблю.

Б и п о л я р н ы й — двухполюсный, от лат. bis — дважды, пара + polus— полюс.

Б и ф у р к а ц и я — место разделения трахеи на два бронха, от лат. bis— дважды + fúrca — двузубые вилы, рогатка в виде цифры U.

Б л а с т о д е р м а — стенка бластулы (зародышевая кожа), от греч. blastós— росток + dérma — кожа.

Б л а с т о п о р — первичный зачаточный рот, от греч. blastós — зародыш + + póros — путь, проход, отверстие.

Б л а с т у л а — зародышевый пузырек, от греч. blastós — зародыш.

Б р о н х и а л ь н ы й — жаберный, от лат. bránchiae — жабры.

Б р о н х — от греч. bronchos — горло, от brécho — лью, увлажняю. В древности считали, что жидкость поступает не в пищевод, а в трахею и ее разветвленные бронхи.

Б р о н х и о л а — мелкий бронх, от греч. bronchos — бронх, горло, от лат. — bronchiolum.

Б у р с а — сумка, от греч. búrsa — шкура, лат. bursa — сумка, мешок.

В а г у с — блуждающий (нерв), от лат. vágo — блуждаю.

В а с к у л я р и з а ц и я — снабжение кровью, идущей к тому или иному органу по определенному сосуду, от лат. vásculum, уменьшенное от vas — сосуд.

В е н т р а л ь н ы й — обращенный в сторону живота, от лат. vénter — живот.

В е р т е б р а л ь н ы й — позвоночный, обращенный к позвонку, от лат. vértebra — позвонок.

В и с ц е р а л ь н ы й — относящийся к внутренностям, внутренностный, от лат. viscera — внутренности.

В о л я р н ы й — находящийся на ладонной стороне, от лат. vóla — ладонь, vóláris — ладонный, волярный.

Г а н г л и й — узел (нервный), от греч. ganglion — утолщение.

Г а с т р о ц е л ь — первичная кишечная полость зародыша на стадии гаструлы, от греч. gaster — желудок + лат. célla — вместилище, хранилище.

Гаструла — форма развития зародыша, следующая за бластулой и имеющая вид двухслойной чаши, напоминающей желудок, от греч. gáster — желудок.

Гемоглобин — красящее вещество крови, заключенное в эритроцитах, от греч. haéma — кровь + лат. glóbus — шар.

Гермафродитизм — двуполость, от греч. мифов Гермес (Hermés) + Афродита (Aphrodite), сын которых Гермафродит был соединен с нимфой в одно существо (двуполое).

Гетеродонтный — зубная аркада с зубами различной формы (резцы, клыки, коренные), от греч. héteros — другой + odus (корень — odónt) — зуб.

Гиалиновый — стекловидный (хрящ), прозрачный, от греч. hýalos — стекло, прозрачный камень.

Гистогенез — происхождение и развитие тканей, от греч. histós — ткань + + génesis — происхождение, развитие.

Гистиоцит — одна из основных форм клеток соединительной ткани, от греч. histós — ткань + kýtos — клетка.

Гломус — от лат. glómus — клубок, гломерулюс — клубочек (glomérulus).

Глютин — животный клей, вываривaемый из хрящей, сухожилий, костей, от лат. gluten (корень — glutin) — клей.

Дегенерация — вырождение, перерождение, от — лат. de от, из + + génus — род, то есть непохожее на свой род.

Дендрит — древовидный (отросток нервной клетки), от греч. déndron — дерево.

Дентин — основное вещество зуба, от лат. déns — зуб (корень слова — dent).

Депрессор — опускающий, осаждающий вниз (мышца); подавляющий, снижающий, кровяное давление в аорте (нерв), от лат. de — от + préssо — спускаю, давлю вниз, подавляю, понижаю.

Десмоз — связка, от греч. desmós — все связывающее, связь.

Диафиз — тело трубчатой кости, от греч. dia — среди, между + phýo — росту.

Дивертикул — слепо оканчивающееся выпячивание полостного органа, от лат. diverticulum — окольная дорожка, уголок.

Дилятатор — расширитель, от лат. diláto — расширяю, растягиваю.

Дистальный — дальше отстоящий от осевого скелета, от лат. disto-— отстою, нахожусь на расстоянии.

Дихотомия — разделение на две части, от греч. dicha — на две части, tome — сечение, tomus — отрезок.

Дорсальный — обращенный в сторону спины, от лат. dórsum — спина.

Зигота — оплодотворенная яйцеклетка, состоит из двух гамет, от греч. zygoté — соединенная в пару.

Изогамные — половые клетки — одинаковые по внешности (мужские и женские) клетки низших организмов, от греч. isos — равный, одинаковый + gaméo — женюсь.

Инкрет — продукция желез внутренней секреции, поступающих прямо в кровь, от лат. in — в + se) crétum — тайна, секрет, secrétio — отделение.

Иннервация — вхождение нерва в тот или иной орган, от лат. in — в + + nérvus — нерв.

Инспирация — вдыхание, от лат. in — в + spiro — дышу, инспираторы (мышцы) — вдыхатели.

Интима — внутренняя оболочка кровеносных сосудов, превосходная степень, от лат. intérior — внутренний, самый внутренний.

Интерорецептор — рецепторы (нервные окончания), расположенные во внутренних органах тела и передающие возбуждения с этих органов в центральную нервную систему, от лат. intérior — внутренний + recéptio — прием.

Интерьер — внутреннее строение животного, от лат. interior — внутренний.

Каверна — пещера, полость, от лат. cavérna — пещера.

Кальвария — черепная крышка, от лат. cálva — череп, cálvus — плешивый.

Капилляр — волосной сосуд. от лат. cápitis (род. пад. от cáput — голова) + + pilus — волос.

Кардиа — вход пищевода в желудок, от греч. cardia — сердце, желудок и вход в него.

Кариокинез, или митоз, непрямое деление, деление клетки, связанное с движением в ядре, от греч. cáryon — ядро + kinesis — движение.

Карункул — выступ слизистой оболочки беременной матки рогатого скота, от лат. carúncula, уменьш. от cáro — мясо, сосочек, бородавчатое возвышение.

Клоака — расширенный конец задней кишки, куда открывается кишечный канал и выводные протоки мочевых и половых органов, от лат. cloáca — канал для стока нечистот.

Коллаген (коллагенный) — клейдающий, от греч. cóllia — клей + gennáo — рождаю, произвожу (соединительная ткань, дающая при кипячении клей).

Конгруентный — совпадающий, от лат. cóngruo — схожусь, совпадаю.

Конституция (животного) — строение и состояние тела животного, совокупность анатомо-физиологических особенностей, свойственных определенному организму, от лат. constitútio — организация.

Конъюнктива (подразумевается оболочка — túnica) — соединительнотканная оболочка глаза, от лат. conjúngo — соединяю.

Констриктор — суживатель, сжиматель (мышца), от лат. constringo — стягиваю, сжимаю.

Коракоид (коракоидный) — вороновидный, клювовидный, похожий на кость ворона, от греч. córax (корень — corac) — ворон + eidos — вид.

Коронарный — венечный сосуд (артерии сердца), от лат. corónа — венец.

Котиледон — углубление в плаценте, в которое входит карункул, от греч. cotýle — углубление, впадина.

Кутикула — кожица, уменьш. от лат. cútis — кожа.

Крипта — углубление в миндалинах, от греч. crýpto — скрываю.

Крипторхизм — отсутствие в мошонке семенника вследствие неполного его опускания, от греч. crýpto — скрываю + órchis — семенник.

Круп — область тела, основу которой составляют крестцовая кость, первые хвостовые позвонки и кости таза, от франц. слова croup.

Лакуна — углубление, от греч. láccos, лат. lácus — пруд, озеро, лужа.

Латеральный — боковой, расположенный дальше от срединной сагиттальной плоскости, от лат. látus — бок.

Леватор (мышца) — подниматель, от лат. lévo — поднимаю.

Лейкоцит — белый кровяной шарик, тельце, от греч. leycós — белый + + kýtos— клетка.

Лецитальный — содержащий желток, от греч. lécithos — яичный желток.

Лимфа — жидкость, находящаяся в лимфатических сосудах, от лат. lýmpha — чистая вода источника, влага.

Лимфоцит — один из видов лейкоцитов, развивающихся в органах лимфатической системы, от лат. lýmpha — чистая вода + греч. kytos — клетка.

Мацерация — разволокнение, размачивание животных и растительных тканей, их размягчение и распадение на свои составные части, от лат. macerátio — размягчение.

Медиальный — обращенный к срединной (медианной) сагиттальной плоскости или ближе лежащий к последней, от лат. mediále — средина.

Медианный — находящийся на середине, самый средний, от лат. mediánus — срединный, находящийся посредине, центральный.

Медиастинальный — средостенный, от лат. mediastinum — средостение.

Мезентериальный — брыжеечный, от греч. mésos — средний + énteron — кишечник, серозная оболочка брюшины, собранная в складки (польск. брыжжи) и подвешивающая кишечник в срединной сагиттальной плоскости.

Мезенхима — эмбриональная ткань, возникающая, главным образом, из мезодермы, но частично и из других зародышевых листков. Она является родоначальницей всех опорно-трофических тканей, находится в средине зародыша, заполняя промежутки между зародышевыми листками, от греч. mesenchèo — изливаю на середину.

Мезодерма — средний зародышевый листок, от греч. mésos — средний + + dérma — кожа.

Мезонефрос — промежуточная (средняя), или туловищная, почка, от греч — mésos — средний + nephrós — почка.

Мезотелий — слой плоских эпителиальных клеток, выстилающий свободную поверхность серозных оболочек, от греч. mésos + epitélium.

Мениск — внутрисуставные хрящи, имеющие форму полулуния, от греч. meniscós — уменьш. men — луна.

Мета — часть в составных словах греч. происхождения, от metá — позади, после.

Метакарпальный — пястный, от греч. metá — после + carpós — запястье.

Метамерия — сегментация, приблизительно одинаково построенные части тела животного, расположенные последовательно одна после другой, от греч. metá— после + méros — часть.

Метанефрос — конечная (дефинитивная) или тазовая почка, от греч. metá — позади + nephrós — почка.

Метаплазма — образования, возникшие из цитоплазмы, от греч. metá— после + plásma образование (от plasso — создаю).

Метафаза — вторая фаза митоза, от греч. metá — после (первой) + phásis — проявление.

Миокард — мышечный (средний) слой стенки сердца, от греч. mýs (myo)— мышь, мышка + cardia — сердце.

Миология — учение о мышцах, от греч. mys — мышца + logos — наука; учение.

Миомер — мышечный сегмент, от греч. mys — мышь + méros — часть; миомерия — деление мускулатуры на миомеры.

Миометрий — мышечный (средний) слой стенки матки, от греч. mýs — мышца + métra — матка.

Миосепты — мышечные перегородки, от греч. mys — мышца + лат. séptum — перегородка.

Миотом — последовательно расположенные мышечные отрезки, от греч. mys — мышца + tomé — сечение, tomus — отрезок.

Митоз — деление клетки, сопровождающееся образованием нитчатых структур — хромосом, от греч. mitos — нить.

Мицеллы — мельчайшие частицы, из которых состоят коллоидные вещества животных, от греч. mýces — гриб.

Моляры — коренные постоянные (неменяющиеся) зубы, от лат. móla — жернов, мельница; моляры — мелющие зубы, мельничные жернова.

Моноцит — крупный лейкоцит с большим ядром, окруженным большим количеством протоплазмы, от греч. mónos — один + kýtos — клетка.

Морула — первая стадия дробления клетки млекопитающих, при котором скопление дробящихся клеток принимает форму, напоминающую тутовую ягоду, от лат. mórula, уменьш. от morum — тутовая ягода.

Мультиполярный, от лат. múltum — много + pólus — полюс.

Мультифункциональный — разнообразно действующий (от лат. múltum — много, fúnctio — деятельность, работа органа).

Назальный — обращенный в сторону носа, от лат. násus — нос.

Невриллемма—оболочка нервного волокна, от греч. néuron— нерв (буквально — все белое, блестящее и волокнистое) + lémma —скорлупа, кожица, оболочка.

Нейробласты — эктодермальные клетки, из которых развиваются нервные клетки, от греч. néuron — нерв + blastos — росток.

Нейроглия — опорная ткань нервных элементов, от греч. neuron — нерв+ + gloiós — клей.

Нейрофибрилла — нервное волокно, от греч. néuron — нерв + лат. fibrilla (уменьш. от fibra — волокно) — волоконце.

Нейтрофильный гранулоцит — специальный зернистый лейкоцит, красящийся нейтральной краской, от лат. neutrális — нейтральный + греч. philéo — люблю.

Нефрология — учение о системе органов мочеотделения, от греч. nephrós — почка + lógos — учение.

Нефротом — почечный сегмент (отрезок), от греч. nephrós — почка + tomé — сечение, tomus — отрезок.

Нутритивный — питающий (сосуд), от лат. nútrio — питаю.

Оогенез — развитие яйцеклетки, от лат. óvum — яйцо + греч. génesis — развитие.

Овуляция — периодический выход яйцеклетки из яичника, от лат. óvulum — яичко.

(Одонтобласты — клетки, из которых образуется дентин, от греч. odús корень — odont) — зуб + blastós — росток.

Оофорон — яичник, от греч. oon — яйцо + féro — несу.

Оссеин — органическое вещество кости, от лат. os — кость.

Оссификация — окостенение, от лат. os — кость + fácio — делаю.

Остеология — учение о костях, от греч. ostéon — кость + lógos — наука, учение.

Остеоцит — костная клетка, от греч. osteon — кость + kýtos — клетка.

Панкреатический — сок поджелудочной железы, от греч. páncreas — поджелудочная железа.

Парадидимис — рудиментарный орган, возникающий из промежуточной почки и расположенный около придатка семенника, от греч. — pará — около + didymos — двойной (didymoi — семенники).

Параметриум — клетчатка, расположенная около матки, от греч. pará— около + métra — матка.

Параоофорон— рудиментарный орган, возникающий из каудальной части вольфова тела и расположенный около яичника, от греч. pará — около + cóphoron —яичник.

Парасимпатикус — парасимпатический (нерв), от греч. pará — около + sympathes — сочувствующий, симпатический.

Паренхима — основная функционирующая часть железистых органов, от греч. parenchéo — изливаю возле. В древности предполагали, что эта часть органа образовалась путем излияния из венозных сосудов и последующего уплотнения.

Париетальный — пристенный (листок плевры, брюшины), от лат. páries—стенка.

Периваскулярный — околососудистый, от греч. peri — кругом + + лат. уменьш. от vas — сосуд.

Периметриум — брюшинная (серозная) оболочка матки (наружная), от греч. peri — кругом + métra — матка.

Перикард — околосердечная сумка, от греч. peri — кругом + cardia— сердце.

Перилимфа — серозная жидкость, омывающая перепончатый лабиринт уха, от греч. peri — кругом + лат. lýmpha — чистая вода источника (лимфа).

Перимизий — соединительнотканная оболочка мышцы, от греч. peri — кругом + mys — мышь (мышца).

Перионевральный — околонервный, от греч. peri — кругом + néuron — нерв.

Периостальный — околокостный, периост, надкостница, от греч. peri— кругом + ostéon — кость.

Перитонеальный — брюшинный, от греч. periteino — обтягиваю, покрываю; брюшина, выстилающая стенки брюшной полости.

Перихондральный — околохрящевой, надхрящница, от греч. peri— кругом + chondros — зерно, хрящ, крупинка.

Пилорус — выходное отверстие из желудка в двенадцатиперстную кишку, от греч. pylorós от pýle — ворота + horáo — смотрю, привратник.

Плантарный — находящийся на подошвенной стороне ноги, от лат. plánta — растение, подошва.

Плацента — послед (детское место) — placénta, от греч. plax (корень — plac) — собственно плоское тело, пирог.

Плевра — серозная оболочка грудной полости, от греч. pléura — бока, ребра.

Постнатальный — послеутробный период жизни организма, от лат. post — после + nátus — рожденный (от náscor — рождаюсь).

Постфетальный—послеплодный период жизни организма, от лат. post— после + fétus — плод; послеутробный — период развития организма, когда он становится детенышем.

Постэмбриональный — послезародышевый период утробного развития организма, от лат. post — после + греч. émbryon — зародыш.

Превертебральный — предпозвоночный, от лат. prae — впереди + vértebra — позвонок.

Премоляры — сменяемые коренные зубы, расположенные впереди моляров, от лат. prae — впереди + móla — жернов, мельница; предмельничные, предмелющие зубы (растирающие зубы).

Препуций — praeputium — кожный мешок, в котором скрыт конечный участок — полового члена самца — пенис, точное словопроизводство не установлено.

Примордиальный — первобытный, первоначальный способ возникновения, от лат. primus — первый + órdior — начинаю.

Проксимальный — ближе расположенный к осевому скелету, от лат. próximus — ближайший (превосх. степень от própior).

Пронация — вращение передней поверхности ноги внутрь, лат. pronátio.

Пальмарный — находящийся на ладонной стороне, от лат. palma — ладонь, углубление.

Пронефрос — предпочка (головная почка), от греч. pro — впереди, пред+ + nephrós — почка.

Проприорецепторы—нервные окончания, воспринимающие возбуждения с мышц, костей, связок и передающие их по нервам в центральную нервную систему, от лат. próprios — собственный + receptió — прием, принятие.

Протодонтный — первичнозубчатый, от греч. prótos — первый + odús (корень — odont) — зуб.

Протоплазма — вещество, из которого состоит клетка, от греч. prótos— первый + plasma — лепная фигура, образ, образование (от plasso — создаю). Подразделяется на кариоплазму (вещество ядра) и цитоплазму.

Профаза — первая стадия митоза, от греч. pro — впереди, пред+ phásis— проявление.

Пульпа — рыхлая соединительная ткань, заполняющая полость зуба, от лат. púlpa — мякоть (плода).

Пульпозное ядро — остаток спинной струны в межпозвоночном хряще, соединяющем тела позвонков, от лат. pulpósus — мясистый.

Регионарный — областной, от лат. régio — область.

Редукция — обратное развитие, от лат.ré — частица, обозначающая движение назад + dúco — веду.

Ректальный — прямокишечный, от лат. rectus — прямой.

Респираторный — дыхательный, от лат. respiráre — дышать.

Ретикулярная (ткань) — сетчатая, от лат. reticulum — сетка.

Ретина — сетчатая оболочка глаза, от лат. réte — сеть.

Ротация — вращение, от лат. rotátio — круговращение.

Сагиттальный — продольное прямолинейное направление в теле животного, соответствующее направлению стрелы в луке, от лат. sagitta — стрела. Срединная сагиттальная плоскость делит тело животного на две равные половины — правую и левую.

Сарколемма — оболочка мышечного волокна, от греч. sárx — мясо + + lémma — оболочка.

Саркоплазма — плазма мышечной клетки, от греч. sárx — мясо + plásma — жидкая составная часть клетки, от plásso — создаю.

Сегмент — последовательно расположенные, сходные по строению поперечные отрезки тела животного, от лат. segméntum — отрезок.

Сегментальная плоскость — плоскость, рассекающая тело животного поперек на последовательно расположенные сходные по строению куски.

Секреция — отделение, продукция желез, секрет, от лат. secérno — отделяю.

Септа — перегородка, от лат. séptum — перегородка.

Серозная (оболочка) — оболочка, выстилающая грудную и брюшную полости, от лат. sérum — сыворотка, кровяная жидкость (плазма) без фибрина.

Симпласт — однородный сплошной пласт, от греч. symplásso — слеплять.

Симфиз — сращение, от греч. symphýo — сращиваю.

Синапс — место соединения двух нейронов, от греч. syn — с + ápto — привязываю.

Синдесмология — учение о соединениях костей, от греч. syndesmos — связь + lógos.

Синергист, синергет — соработник, работающий совместно в одном направлении, от греч. sýn — с + érgon — работа, дело.

Синовия — жидкость, заполняющая суставные полости и улучшающая условия движения костей, мышц и кожи, слово искусственное, непереводимое (synóvia).

Синостоз — срастание костей при посредстве костной ткани, от греч. syn— с+ostéon — кость.

Синсаркоз — соединение костей скелета при посредстве мышц от греч. syn — с (соединение) + sarx — мясо (мускулатура).

Синус — пазуха, углубление, длинный замкнутый канал, от лат. sinus (sinuo)—изгибаю.

Синхондроз — соединение костей скелета при посредстве хрящевой ткани, от греч. sýn — с (соединение) + chóndros — крупинка, хрящ.

Синцитий — протоплазматическая масса со множеством ядер, образовавшаяся путем слияния многих клеток, от греч. sýn — с, соединение + kýtos— клетка.

Склера — фиброзная оболочка глазного яблока, от греч. sclerós — сухой, твердый.

Сома, соматический — тело (человека и животного), sóma — тело.

Сомит — сегментированная дорсальная часть мезодермы, дающая начало скелету и мышцам, от греч. sóma — тело.

Спермиогенез — развитие половой клетки самцов, от греч. spérma — семя + génesis — развитие, происхождение.

Спланхнология — учение о внутренностях, от греч. splánchna — внутренности + logos — учение.

Спланхнотом — вентральная часть мезодермы, из которой развиваются внутренности, от греч. splánchna — внутренности + tome — сечение, tomus — отрезок.

Стернальный — направленный к грудине, от лат. stérnum — грудина.

Строма — основная опорная ткань органа, от греч. stróma — подстилка.

Субарахноидальная — подпаутинная (полость под паутинной оболочкой головного мозга), от лат. sub — под + греч. aráchne — паук + греч. eidos — вид.

Субдуральная полость (под твердой оболочкой головного мозга), от лат. súb — под + dúra — твердая.

Супинаторы — мышцы, вращающие переднюю (спинковую) сторону ноги (передней или задней) в наружную (боковую) сторону, от лат. supino — кладу на спину, переворачиваю.

Супинация — поворот (вращение спинковой — передней) стороны ноги (передней или задней) в наружную (боковую) сторону, от лат. supino — кладу на спину.

Сфинктер — сжиматель, запиратель (мышца), от греч. sphingo — сжимаю.

Тапетум — пигментный слой сетчатки глаза, от греч. tápes — ковер.

Телофаза — последняя стадия митоза, от греч. télos — конец + phásis — проявление.

Тензор — натягивающий, направляющий (мышца), от лат. téndo — натягивать.

Тении — блестящие продольные ленты на толстом отделе кишечника свиньи и лошади, состоящие из скопления продольных мышечных пучков, от греч. ténon — жила.

Терминальный — конечный (бронх, сосуд), от греч. térma — цель, предел.

Торакальный — грудной, от греч. thórax — панцирь, покрывающий грудь.

Трабекула — перекладина, от лат. trabécula.

Трофобласт — зародышевый слой питающих клеток, от греч. trophé — пища + blastos — росток.

Фагоцит — пожирающая клетка, разновидность лейкоцитов, от греч. phagós — обжора, пожирающий, kytos — клетка.

Фасция — соединительнотканная оболочка, одевающая различные органы, от лат. fáscia — длинная узкая полоса материи, бинт, повязка.

Фетальный — плодный, от лат. fétus — плод, период утробного развития организма от образования плаценты до рождения.

Фибрилла — волоконце (уменьш. от fibra — волокно).

Фибробласт — клеточный элемент соединительной ткани, способный давать волокнистые структуры, от лат. fibra — волокно + blastós — росток, зачаток.

Фиброзный — состоящий из плотной волокнистой соединительной ткани от лат. fibra — волокно.

Флексия — сгибание, флексоры — сгибатели, от лат. fléxio — сгибание.

Фолликулы — «пузырьки», «мешочки» в разных органах (в железах, в яичнике, в волосе и др.), от лат. folliculus — мешочек.

Фонтанели — родничок, от итальянского — fontanélla, источник, корень.

Фронтальный — лобный, от лат. frons — лоб (корень — front) — фронтальная плоскость — плоскость, параллельная лбу (человека), позволяющая делить тело животного на дорсальную и вентральную части.

Фундальный — донный, от лат. fúndus — дно (желудка).

Хоаны — отверстия из носовой полости в глотку, неудачный термин, от греч. chóanos — плавильная яма.

Хорда (спинная или дорсальная) — осевая клеточная основа, предшествующая позвоночнику, от греч. chordé — струна.

Хорион — наружная (ворсинчатая) оболочка зародыша, от греч. chorion — укрепленное место, укрепление, кожа (лат. corium).

Хроматин — хорошо окрашивающиеся основными анилиновыми красками зернистое белковое вещество, находящееся в ядрах клетки, составляющее основную часть хромосом, от греч. chróma (корень — chromat) — цвет.

Хромаффинный — клетки, обладающие сильным сродством к хрому, от греч. chróma — краска, хром + лат. affinis — родственный.

Хромосомы — хорошо окрашивающиеся основными красками элементы клеточного ядра, от греч. chróma — цвет + sóma — тело.

Целлюлярный (-ая теория) — клеточный, от лат. cellula — клеточка.

Центрипетальный — стремящийся к центру, центростремительный, от греч. kéntron (céntron) — точка, из которой описывают окружность, + pètomai — стремлюсь.

Центрифугальный — бегущий из центра, центробежный, от греч. kentron — центр + лат. fugio — бегу, fúgo — гоню.

Цитоплазма, см. *Протоплазма.*

Эякуляция — извержение семени, «спермы», от лат. ejáculo — выбрасываю, извергаю.

Экзогенный — происшедший извне, от греч. éxo — вне, из + gennáo — рождаю.

Экскреты — выделяемые наружу организмом ненужные отработанные вещества, от лат. excretum — выделение; экскреторный — выделительный орган.

Экспирация — выдыхание, от лат. ex — из + spiro — дышу; экспираторы — мышцы-выдыхатели.

Экстензия — разгибание, от лат. exténdo — растягиваю, увеличиваю, экстензоры — мышцы-разгибатели.

Экстерорецепторы — рецепторы (нервные окончания), расположенные в коже и в органах чувств и передающие возбуждения с этих органов в центральную нервную систему, от лат. extérior — внешний, наружный + recépto — прием.

Экстрамуральный — внесенный, от лат. éxtra — вне, снаружи + + murus — стена.

Эктобласт — наружный зародышевый листок, от греч. ectós — вне + + blastós — росток.

Эктодерма — наружный зародышевый листок, от греч. ectós — вне + + dérma — кожа.

Эндогенный — происшедший изнутри, от греч. éndon — внутри + gennáo — рождаю.

Эндокард — внутренняя оболочка сердца, от греч. éndon — внутри + + kardia — сердце.

Эндокринный — орган с внутренней секрецией, от греч. éndon — внутри + + crino — выделяю.

Эндолимфа — жидкость, находящаяся в перепончатом лабиринте внутреннего уха, от греч. éndon — внутри + lýmpha — влага.

Эндометрий — слизистая оболочка матки, от греч. éndon + métra — матка.

Эндотелий — слой плоских клеток, выстилающий внутреннюю поверхность сердца и сосудов, от греч. èndon — внутри + epitelium — эпителий.

Энтерология — учение о кишках, в широком смысле, от греч. énteron — кишки + lógos — учение.

Эозинофилы — лейкоциты, цитоплазма которых хорошо окрашивается эозином, от греч. éos — утренняя заря + phyleo — люблю.

Эпендима — слой клеток, выстилающих желудочки и каналы мозга, от греч. epi — на + éndyma — одежда.

Эпидермис — наружный слой кожи, надкожица, от греч. epi — на + + derma — кожа.

Эпикард — серозная оболочка, покрывающая сердце, от греч. epi — на + cardia — сердце.

Эпистрофей — второй шейный позвонок, заменен термином axis — ось.

Эпителий — клеточный слой, покрывающий поверхность кожи и слизистых оболочек, от греч. epi — на + thelé — сосок (буквально на соске лежащий).

Эритробласт — клетка — родоначальник эритроцита, от греч. erytrós — красный + blastós — росток.

Эритроцит — красный кровяной шарик, от греч. erythrós — красный + + kytos — клетка.

Эфферентный — выносящий, выводящий, от лат. ex — из + féro — несу.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение 3

Часть первая. Общие сведения по цитологии — биологии клеток 10

Понятие о клетке 10
Клеточная теория 11
Химический состав клетки и ее физико-химические свойства 15
Морфология клетки 23
Цитоплазма 25
Ядро клетки 35
Жизненные процессы в клетке 39
Непрямое деление клеток (митоз, или кариокинез) 46
Прямое деление, или амитоз 50
Мейоз 51
Развитие и строение половых клеток 53
Гаметогенез 54
Развитие и строение спермиев 54
Развитие и строение яйцеклетки 57
Биологическое значение и морфология оплодотворения 62

Часть вторая. КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ ПО ЭМБРИОЛОГИИ . . . 65

Общие понятия 65
Частная эмбриология 72
Развитие ланцетника 72
Развитие рыб и амфибий 75
Развитие лягушки 75
Развитие акуловых и костистых рыб 77
Развитие птиц 79
Развитие млекопитающих 85
Образование плаценты, типы плацент 91

Часть третья. ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ 94

Понятие о тканях 94
Эпителиальная ткань 95
Ткани внутренней среды или опорно-трофические ткани 99
Кровь 101
Лимфа 108
Соединительная ткань 109
Собственно соединительная ткань 109
Хрящевая ткань 114
Костная ткань 117
Мышечные ткани 123
Гладкая мышечная ткань 124
Поперечнополосатая мышечная ткань 125
Сердечная мышечная ткань 128
Нервная ткань 129

Часть четвертая. АНАТОМИЯ 138

Понятие об органах, системах органов и об организме 138
Общие закономерности строения тела животных 139
Плоскости тела и термины для обозначения расположения органов . . . 140

Отделы и области тела животного и костная основа их 141
Система органов произвольного движения 147
1. Скелет 147
Осевой скелет 151
Краткие сведения о развитии осевого скелета 151
Строение осевого скелета 154
Грудной отдел туловища 154
Брюшной отдел туловища 158
Тазовый отдел туловища 160
Скелет шеи 161
Скелет хвоста 164
Соединение костей осевого скелета 164
Скелет головы — череп 166
Краткие сведения о развитии черепа 166
Мозговой отдел черепа 171
Лицевой отдел черепа 176
Соединение костей черепа 180
Скелет конечностей 180
Происхождение пятипалых конечностей и их изменение в связи с изменением функции 180
Строение скелета конечностей 184
Грудная конечность 184
Тазовая конечность 190
Соединение костей конечностей. Типы суставов и характер движения в них 198
2. Мышцы 203
Общая характеристика мышц и их действия 203
Форма и строение мышц в связи с функцией 205
Вспомогательные приспособления мышц 210
Действие мышц различной структуры при стоянии и движении животного 215
Краткие сведения о развитии мышц 218
Мышцы, соединяющие грудную конечность с осевой частью тела . . . 225
Мышцы ствола тела (шеи, туловища и хвоста) 229
Мышцы позвоночного столба 229
Мышцы хвоста 233
Мышцы грудной клетки 233
Мышцы брюшных стенок 235
Значение и особенности строения шеи, холки, спины, поясницы и крупа 237
Мышцы головы 240
Мышцы грудной конечности 241
Мышцы, лежащие в области плечевого пояса (лопатки) и действующие на плечо через плечевой сустав 241
Мышцы, лежащие в области плеча и действующие на предплечье через локтевой сустав 243
Мышцы, лежащие в области предплечья и действующие на лапу через запястный сустав 244
Мышцы, расположенные в области предплечья и действующие на лапу через суставы пальцев 246
Мышцы тазовой конечности 248
Мышцы, лежащие в области крупа и действующие на бедро через тазобедренный сустав 248
Мышцы, лежащие в области бедра и действующие на голень через коленный сустав 253
Мышцы, лежащие в области голени и действующие на заплюсну и плюсну через заплюсневый сустав 253
Мышцы, лежащие в области голени и действующие на пальцы, через путовый, венечный и копытный суставы 255
Система органов кожного покрова и его производных 256
Краткие сведения о развитии кожного покрова и его производных 258
Строение кожного покрова и его производных 261
Строение кожи 261
Развитие и строение волоса 263
Строение сальных и потовых желез 266
Строение вымени 268
Строение мякишей 272
Строение копыта и рога 274

Внутренности 277
Типы строения внутренностей 280
1. Система органов пищеварения 285
Краткие сведения о развитии системы органов пищеварения 285
Характеристика системы органов пищеварения 293
Ротоглотка 293
Ротовая полость 293
Глотка 306
Передняя кишка, или пищеводо-желудочный отдел 307
Пищевод 307
Желудок 309
Средняя кишка, или тонкий отдел кишечника 315
Печень 319
Поджелудочная железа 322
Задняя кишка, или толстый отдел кишечника 324
Расположение печени, желудка, тонкого и толстого отделов кишечника и поджелудочной железы в связи с их развитием 330
2. Система органов дыхания 334
Краткие сведения о развитии органов дыхания 334
Нос 336
Гортань 338
Трахея 339
Легкие, плевра 340
3. Система органов мочевыделения 345
Краткие сведения о развитии системы органов мочевыделения 346
Почки 348
Мочеточник, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал 351
4. Система органов размножения 355
Краткие сведения о развитии системы органов размножения 355
Органы размножения самца 359
Семенник, придаток семенника, семенной канатик, семяпровод . . 359
Семенниковый мешок 361
Мочеполовой канал, половой член, препуций 363
Добавочные половые железы 365
Органы размножения самок 366
Яичники, яйцеводы 366
Матка 370
Влагалище, мочеполовое преддверие и наружные половые органы . 372
Сосудистая система, или система органов крово- и лимфообращения . . . 372
Система органов кровообращения 373
Краткие сведения о развитии системы органов кровообращения . . . 373
Сердце. Круги кровообращения 377
Кровообращение у плода 381
Сосуды и нервы сердца 382
Строение кровеносных сосудов 383
Закономерности направления и ветвления кровеносных сосудов . . . 385
Основные артерии 387
Артерии ствола тела 387
Артерии головы 390
Артерии грудных конечностей 391
Артерии тазовой полости и тазовых конечностей 392
Главнейшие вены 394
Система органов лимфообращения 396
Лимфатические пространства, сосуды и узлы. Расположение главных лимфатических узлов и лимфатических протоков 396
Органы кроветворения 399
Нервная система 403
Краткие сведения о развитии нервной системы 404
1. Центральный отдел нервной системы, или центральная нервная система . . 407
Спинной мозг 408
Головной мозг 412
Сетчатая формация 416
Оболочки головного мозга 417
2. Периферический отдел нервной системы, или периферическая нервная система 421
Спинномозговые нервы 421
Нервы плечевого сплетения 423

Нервы поясничного сплетения 424
Нервы крестцового сплетения 424
Черепномозговые нервы 426
3. Вегетативный отдел нервной системы, или вегетативная нервная система . 429
Симпатическая часть вегетативного отдела нервной системы 430
Парасимпатическая часть вегетативного отдела нервной системы . . 433
4. Органы чувств 435
Орган обоняния 435
Орган зрения 436
Органы слуха и равновесия 440
Орган вкуса 444
Орган осязания 444
Система органов внутренней секреции 444
Щитовидная железа 445
Околощитовидные железы 447
Тимус, или вилочковая железа 447
Гипофиз 448
Эпифиз 450
Надпочечники 451
Интрареналовые тела 452
Параганглии 452

Часть пятая. ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ПТИЦ 453

Система органов движения 455
Строение осевого скелета 455
Строение скелета конечностей 457
Мышцы 458
Система органов кожного покрова и его производные 459
Система органов пищеварения 461
Система органов дыхания и мочевыделения 464
Система органов размножения 466
Система органов кровообращения. Нервная система и органы чувств . . 467
Краткий словарь морфологических терминов 468

ИБ № 815

Павел Алексеевич Глаголев,
Валентина Ивановна Ипполитова

АНАТОМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ С ОСНОВАМИ ГИСТОЛОГИИ И ЭМБРИОЛОГИИ

Редактор *Н. И. Емельянова*
Художник *В. М. Лукьянов*
Художественный редактор *З. П. Зубрилина*
Технический редактор *Н. А. Никонова*
Корректор *В. Л. Непомнящая*

Сдано в набор 19/VII 1976 г. Подписано к печати 10/XII 1976 г. Формат 70×100¹/₁₆. Бумага тип. № 2
Усл. печ. л. 38,7+4 цв. вкл. Уч.-изд. л. 43,87. Изд. № 292. Тираж 53 000 экз. Заказ № 640. Цена 2 р

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Колос», 103716, ГСП, Москва, К-31, ул. Дзер
жинского, д. 1/19.

Ярославский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома при Государственном комитете Совета Минист
ров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 150014, Ярославль, ул. Свободы 97