

591.1
Б811



В.Ф.ВРАНИН, М.В.СИДОРОВА

Анатомия и гистология домашней птицы



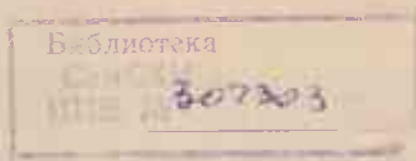
УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ ДЛЯ ВЫСШИХ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ

591.1
13811

В.Ф.ВРАКИН, М.В.СИДОРОВА

Анатомия и гистология домашней птицы

Допущено Главным управлением высшего и среднего сельскохозяйственного образования Министерства сельского хозяйства  в качестве учебного пособия для студентов высших сельскохозяйственных учебных заведений по специальности 1506 «Зоотехния».



МОСКВА «КОЛОС» 1984



ББК 45.2

В81

УДК 636.5:611(075.8)

Рецензенты: профессор Г. М. Удовин, профессор
И. В. Хрусталева.

Вракин В. Ф., Сидорова М. В.

В 81 Анатомия и гистология домашней птицы. —
М.: Колос, 1984. — 288 с., ил. — (Учебники и учеб.
пособия для высш. с.-х. учеб. заведений).

Даны сведения по анатомии и гистологии сельскохозяйственной
птицы. Рассмотрены органы произвольного движения, пищеварения,
дыхания, выделения, размножения, сердечно-сосудистая и нервная си-
стемы, а также железы внутренней секреции, кожа и ее производные.

В 3804020600—170 212—84
035(01)—84

ББК 45.2
636.02

**Василий Филаретович Вракин,
Мария Владимировна Сидорова**

**АНАТОМИЯ И ГИСТОЛОГИЯ ДОМАШНЕЙ
ПТИЦЫ**

Заведующий редакцией В. Г. Федотов

Редактор В. Н. Сайтаниди

Художественный редактор Б. К. Дормидонтов

Технический редактор Е. В. Соломович

Корректор М. И. Бымеев

ИБ № 3477

Сдано в набор 10.01.84. Подписано к печати 03.05.84. Т-00175. Формат 84×108 $\frac{1}{2}$.
Бумага тип. № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 15,12.
Усл. кр.-отт. 15,33. Уч.-изд. л. 16,89. Изд. № 220. Тираж 10 000 экз. Заказ 1353.
Цена 75 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Колос», 107807, ГСП,
Москва, Б-53, ул. Садовая-Спасская, 18.

Областная типография управления издательств, полиграфии и книжной
торговли Ивановского облисполкома, 153628, г. Иваново, ул. Типографская, 6.

© Издательство «Колос», 1984

Птицеводство — высокопроизводительная отрасль сельского хозяйства, почти полностью перешедшая на индустриальный путь. Оно развивается стремительными темпами. Продовольственной программой [REDACTED] поставлена задача к 1990 г. достичь ежегодно производства 78—79 млрд. штук яиц и мяса птицы (в убойном весе) 3,4—3,6 млн. т.

Промышленное птицеводство предъявляет жесткие и своеобразные требования к своему объекту — птице. Интенсивное использование организма птицы — основа технологии отрасли. Чтобы интенсивное использование птицы не принесло вред организму и убыток производству, оно должно базироваться на знании морфологии и физиологии птицы. Без учета этих данных самый заманчивый технологический прием может быть обречен на неудачу, в связи с тем что противоречат структурно-функциональным нормам птицы, нарушает ее гомеостаз. Зная принципы структурной организации тела, птицевод может в зависимости от поставленной задачи (увеличение мясной, яичной продуктивности, скороспелости, увеличение массы яйца и др.) целенаправленно влиять на морфофункциональные показатели.

Происхождение птиц. Птицы — класс позвоночных животных, тело которых покрыто перьями, а передние конечности превращены в крылья. Птицы имеют много общего с рептилиями, в связи с чем их объединяют в один надкласс *Saurōpsida* (ящерицеобразные). В коже птиц, как и у рептилий, нет желез (кроме специализированных, например копчиковой); чрезвычайно развиты роговые образования — перья, которые являются видоизмененными чешуями; на черепе один затылочный мыщелок; клиновидная кость состоит из нескольких самостоятельных частей; имеется типичная нижняя скуловая дуга; кроме височных ям, развиты также предглазничные; квадратная кость подвижна, и имеется механизм передачи ее движений на надклювье; в позвоночнике — длинный подвижный шейный отдел и

сложный крестец; на ребрах — крючковидные отростки; в задних конечностях функционирует мезотарзальное сочленение; сходно строение тазовой почки, печени и других органов.

Общие черты строения пресмыкающихся и птиц объясняются их происхождением от общих предков, которыми были, по-видимому, триасовые рептилии текодонты (псевдозухии), являющиеся одновременно предками птиц и динозавров. Древнейшей группой птиц считаются первоптицы (*Archaeoptis*), которые были обнаружены в юрских отложениях и сочетали в своем строении черты птиц и пресмыкающихся. Из отложений мелового периода известны хорошо сохранившиеся остатки типичных птиц. В третичных отложениях встречаются многочисленные остатки птиц, существенно не отличающиеся от современных.

Современные птицы по сравнению с рептилиями имеют гораздо лучше развитые головной мозг (особенно полушария), органы зрения и слуха, отличаются теплокровностью и значительно большей активностью. У них полное разделение артериальной и венозной крови не только в сердце, но и в сосудах. Своеобразное устройство дыхательной системы (наличие воздухоносных мешков) обеспечивает наилучшую вентиляцию легких среди позвоночных. Кладка крупных яиц и забота о потомстве приводят к относительно большому выживанию особей. Перьевой покров, защищая тело от потери тепла, способствует поддержанию постоянной высокой температуры, а также обеспечивает обтекаемость при полете.

Черты приспособленности к полету. Особый способ передвижения, присущий птицам, — полет — наложил отпечаток на всю их организацию. Это проявилось в приспособительных (адаптивных) изменениях, создающих условия, необходимые для поднятия и удержания тела в воздухе: облегчение массы тела, создание обтекаемого контура и высокоманевренного летательного аппарата. Черты приспособленности к полету обнаруживаются в строении всех систем органов. Кости птиц прочные и легкие, часто пневматизированные, голова облегчена благодаря отсутствию зубов. Шейный отдел позвоночника удлиннен и чрезвычайно подвижен, выполняя вместе с головой роль переднего руля, хватательной конечности и обеспечивая круговой обзор

грухим, но малоподвижным глазам. Грудопоясничный отдел укорочен и малоподвижен, хвостовой отдел укорочен и видоизменен, превращен в основу для рулевых перьев. Грудная конечность преобразовалась в крыло, что привело к значительным изменениям в скелете, особенно в дистальных звеньях.

Мускулатура птиц расположена на теле крайне неравномерно и обеспечивает две основные функции — полет и хождение.

Внутренние органы расположены таким образом, что наиболее массивные из них лежат вблизи центра тяжести тела (печень, мышечный желудок). Облегчение системы органов пищеварения достигается редукцией некоторых ее участков (зубов, ободочной кишки), укорочением кишечника и усилением процессов всасывания (наличие ворсинок в толстом кишечнике). Система воздухоносных мешков, дополняющих легкие, не только облегчает массу, пневматизируя кости и полость тела птицы, но и создает условия для дополнительной аэрации, а это, в свою очередь, является основой интенсивного обмена и жизнедеятельности птицы. В мочеиспускательной системе отсутствует мочевой пузырь. Концентрированная моча выводится вместе с фекалиями. Откладывание яиц и внешнее развитие зародыша приводят к тому, что тело самки не утяжеляется плодом. Особенности строения системы органов движения и перьевой покров создают обтекаемый контур тела, отвечающий аэродинамическим требованиям. Крыло превратилось в специализированный летательный аппарат. Аэродинамика полета птиц сложна и изучена лишь в самых общих чертах.

Систематика современных домашних птиц. Современные птицы делятся на два подкласса (отдела): плоскогрудых и килегрудых. Все домашние птицы относятся к килегрудым, у которых вдоль середины грудной кости проходит гребень, или киль. К нему прикрепляются мощные грудные мышцы. У птиц, утративших в процессе одомашнивания способность летать или летающих плохо и редко, киль тем не менее развит, хотя он более низкий, чем у хороших летунов. Сохраняются у них в строении органов и систем и остальные особенности, вызванные приспособленностью к полету.

Сельскохозяйственные птицы относятся к двум отрядам: курообразных (Galliformes) и гусеобразных (Anseriformes).

К отряду курообразных относятся все сухопутные сельскохозяйственные птицы. Для них характерны плотное телосложение, средней длины шея, сильный выпуклый клюв, к концу слегка загнутый вниз, маленькая голова, закругленные и короткие крылья, сильные средней высоты ноги, свободные пальцы. Рулевых перьев большое количество, больших маховых — 10. Оперение жесткое, может быть ярко окрашено. Все курообразные — наземные или древесные птицы, летают тяжело, гнездятся на земле, выводковые. Половой диморфизм выражен, самец имеет несколько самок.

Среди курообразных различают семейство куриных (Gallidae), к подсемейству фазаных которого относятся роды кур (Gallus), индеек (Meleagris), цесарок (Numidae), перепелок (Coturnix).

Для рода кур характерны коренастое тело, сильный средней длины, выпуклый, несколько изогнутый книзу клюв, довольно длинные ноги со шпорами, короткие и сильно закругленные крылья, крышеобразный, средней длины хвост, 14—16 рулевых перьев, перья надхвостья удлинены и образуют косицы. Представители этого рода ярко окрашены. На голове — гребень и сережки, щеки без оперения. Родина — Индия и Малайский архипелаг.

Для рода индеек характерны крупные размеры, стройное тело, высокие ноги и короткие крылья, крепкий, короткий, выпуклый клюв, длинные пальцы на ногах. Хвост закругленный, рулевых перьев 18, они широкие, расходящиеся веером. Голова и верхняя часть шеи голые, покрыты бородавками и наростами, образующими кораллы. Родина — США, Мексика, Центральная Америка.

Для рода цесарок характерны сильное тело, короткие крылья, средней длины хвост, длинные верхние кроющие перья хвоста, средней высоты ноги без шпор и с короткими пальцами, короткий сильный клюв, слабо оперенная или обнаженная голова и верхняя часть шеи с висячими кожистыми придатками. На голове костяной нарост — шлем. Половой диморфизм слабо выражен.

Для рода перепелок характерны небольшой слабый клюв, расширяющийся к основанию, короткие длиннопалые ноги без шпор, длинные слабовыпуклые крылья, очень короткий хвост из 10—12 рулевых перьев.

Из гусеобразных в сельском хозяйстве используются гуси, относящиеся к подсемейству настоящие гуси (Anserinae), и утки подсемейства настоящие утки (Anatini).

ние). Оба подсемейства входят в семейство гусиных (Anseridae).

Для подсемейства настоящие гуси характерны плотное тело, средней длины клюв и шея. Клюв сверху выпуклый, снизу плоский, у основания высокий, а к вершине плоский. На вершине его имеется широкий выпуклый ноготок с острым краем, остальные части клюва покрыты мягкой кожей-восковицей. Ноги сравнительно длинные, почти до заплюсны покрыты перьями, кожа плюсны на дорсальной поверхности образует сетчатый рисунок, а не щитки. Крылья длинные, широкие и заостренные. Хвост короткий, закругленный или прямой, имеет 14—20 рулевых перьев. В оперении много пуха. Половой диморфизм выражен слабо.

Для подсемейства настоящие утки характерны широкое тело, короткая шея, толстая голова. Клюв такой же длины, как и голова, одинаковой ширины на всем протяжении, выпуклый, при основании утолщается, края его загнуты так, что нижняя створка почти совсем входит в верхнюю; покрыт восковицей. Ноги отодвинуты далеко назад, низкие, покрыты перьями до заплюсневой сустава, плюсна узкая, сжата с боков, плавательные перепонки хорошо развиты. Задний палец перепонки не имеет. Крылья средней величины, узкие и заостренные на конце. Хвост короткий и широкий, имеет 14—20 рулевых перьев. Оперение мелкое, гладкое и густое, много пуха. Половой диморфизм хорошо выражен.

Деление тела птицы. Тело птиц, как и всех позвоночных, можно разделить на осевую часть и конечности. В осевой части тела различают голову, шею, туловище и хвост. Каждая из указанных частей тела делится на ряд областей, основу которых образуют те или иные кости скелета.

Голова (caput) делится на мозговой и лицевой отделы (рис. 1). В мозговом отделе различают области: лобную, теменную, затылочную, надглазничную, или височную, уха, или околоушную, с ушной мочкой, глаза. В лицевом отделе головы различают области: щечную (щеки), или лица, уздечку — пространство между глазом и основанием клюва, подбородочную с сережками у кур и индеек, клюва, состоящего из верхней и нижней створок. Место соединения створок между собой называется разрезом клюва, а углы основания клюва — углом рта. На верхней створке клюва выделяют области ноздрей. Вдоль верхней створки проходит хребет, или конек, клюва, хорошо выраженный у куриных.

Костную основу области головы составляют кости черепа.

Шея (cervix) делится на верхнюю шейную область, или горло, нижнюю шейную область, или зоб, боковую

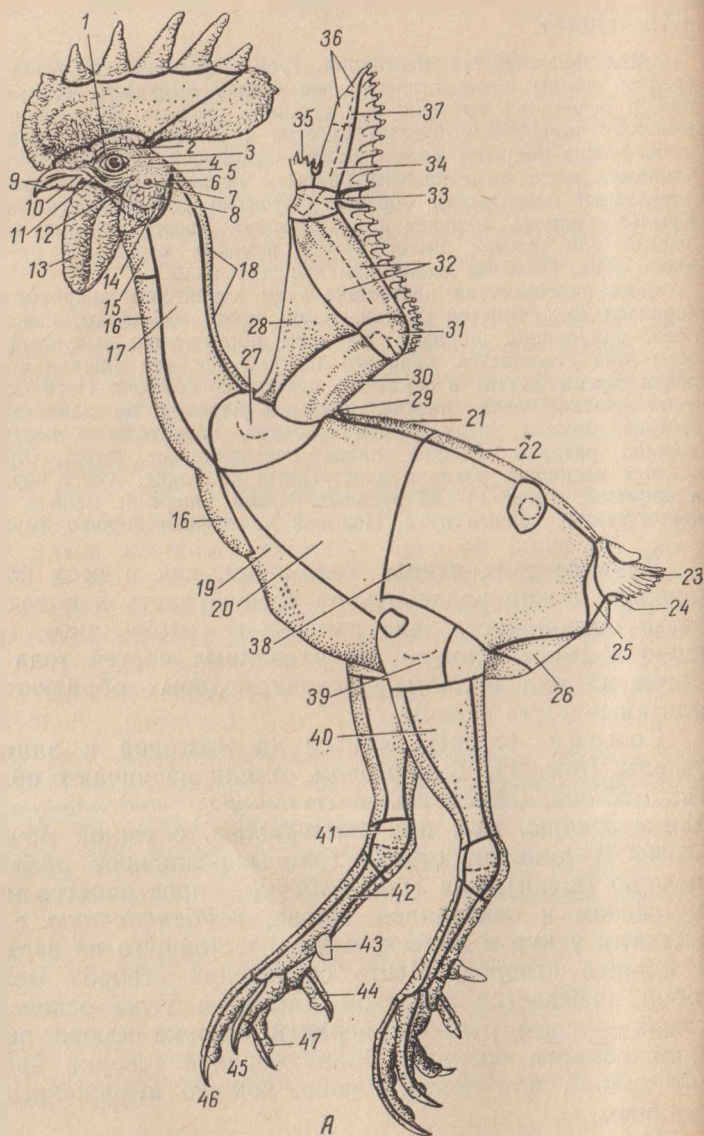
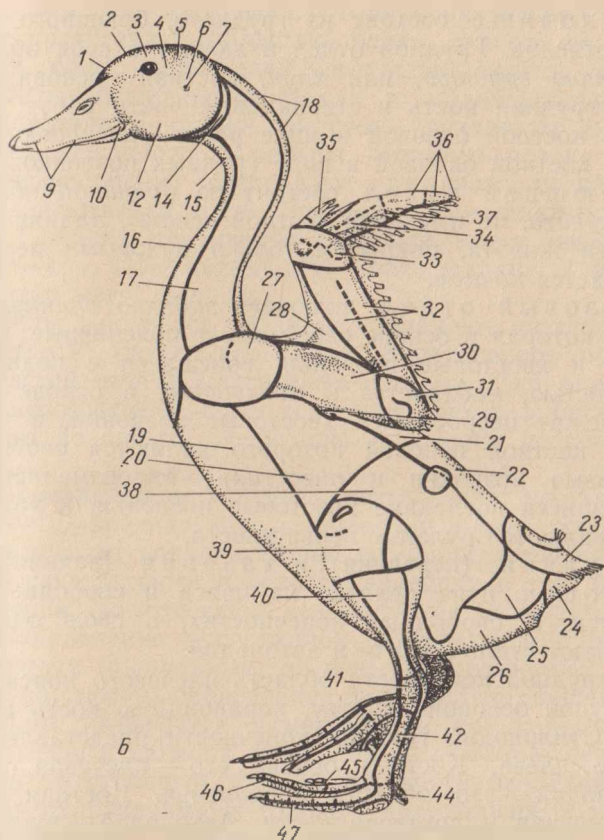


Рис. 1. Деление тела птицы (А — петуха, Б — утки):
 области мозгового отдела головы — 1 — лобная; 2 — теменная; 3 —
 глаз; 4 — височная; 5 — затылочная; 6 — ухо; 7 — наружный слухо-
 вой проход; 8 — ушная мочка;



области лицевого отдела головы — 9 — клюв; 10 — угол рта; 11 — ушечка; 12 — щечная; 13 — сережки; 14 — подъязычной кости; области шеи — 15 — верхняя шейная (горло); 16 — нижняя шейная (лоб); 17 — боковая шейная; 18 — задняя шейная (зашесть); области грудного отдела туловища — 19 — грудная; 20 — боковая; 21 — передняя спинная; 22 — задняя спинная; 23 — надхвостье; 24 — подхвостье; 25 — заднебоковая; 26 — брюшная область (живот); области грудной конечности — 27 — плечевого пояса; 28 — передней летательной перепонки; 29 — задней летательной перепонки; 30 — плеча; 31 — локтевого сустава (локоть); 32 — предплечья; 33 — запястья; 34 — кисти; 35 — II палец; 36 — III палец; 37 — IV палец; области тазовой конечности — 38 — бедра; 39 — коленного сустава (колена); 40 — голени; 41 — пяточная (пятка); 42 — плюсна (цеска); 43 — шпора; 44 — I палец; 45 — II палец; 46 — III палец; 47 — IV палец.

шейную и заднюю шейную области, или *зашеек*. Костную основу всех областей шеи составляют шейные позвонки.

Туловище состоит из грудного, брюшного, тазового отделов. Грудной отдел включает в себя области: *переднюю грудную*, или *хлуп*, костная основа которой — грудная кость и стернальные части ребер; *боковую* с костной основой в виде ребер; *переднюю спинную* с костной основой в виде грудных позвонков.

Брюшной отдел состоит из *брюшной области*, или *живота*, не имеющей костной основы. Задняя часть области живота, покрытая только пуховыми перьями, называется *кочнем*.

Тазовый отдел включает *заднюю спинную* область, которая в основе своей имеет поясничные, крестцовые и хвостовые позвонки, сросшиеся с подвздошной костью, *надхвостье* и *подхвостье*, в основе которых лежат несросшиеся хвостовые позвонки, а также *хвост*, костной основой которого являются свободные хвостовые позвонки и *пигостиль* — видоизменившиеся и сросшиеся последние хвостовые позвонки, к которым прикрепляются рулевые перья хвоста.

Грудная (передняя) и тазовая (задняя) конечности птиц делятся на пояса и свободные конечности. В свободных конечностях, в свою очередь, различают стило-, зейго- и автоподий.

В грудной конечности область плечевого пояса имеет костной основой лопатку, коракоидную кость и ключицу. Стилоподий грудной конечности представлен областью плеча. Костная основа его — плечевая кость. Зейгоподий — это область предплечья. Костная основа — лучевая и локтевая кости. Автоподий — кисть. Составляет из области запястья, костную основу которого составляют две кости запястья; области лясти, костная основа — пястнозапястная кость, и пальцев. Пальцы у птиц на грудной конечности сильно редуцированы. Сохранились второй (одна или две фаланги, может иметь коготь), третий (две или три фаланги, может иметь коготь) и четвертый (одна фаланга без когтя) пальцы.

В тазовой конечности область тазового пояса имеет своей основой подвздошную, лопную и седалищную кости, сросшиеся в одну безымянную кость. Эта область, являясь поясом тазовой конечности, входит как составная часть в тазовый отдел осевого скелета в связи

прочным прикреплением подвздошной кости к поясным позвонкам. Свободная тазовая конечность состоит из трех отделов, что и грудная. Стилоподий тазовой конечности представлен областью бедра, основа ее — бедренная кость; зейгоподий — областью голени, основа ее — большеберцово-плюсневая и малоберцовая кости, автоподий — стопой. В стопе различают область плюсны, или цевку, и пальцы. Костную основу цевки (плюснозаплюсны) составляют плюснозаплюсневая и первая плюсневая кости. Пальцев у домашних птиц четыре: I задний, противопоставленный, имеет две фаланги, II — три, III — четыре, IV — пять фаланг. У трехпалых птиц нет I пальца.

Птицы, как и все хордовые, обладают двусторонней симметрией, что обуславливает определенное положение частей тела и внутренних органов. Для определения расположения части тела или органа в организме принято различать следующие плоскости и направления:

1) срединная (медианная) сагиттальная плоскость — плоскость, проведенная вертикально вдоль середины тела птицы от кончика клюва до конца пигостиля. Боковые сагиттальные плоскости проводят в том же направлении, но отсекают ими несимметричные половины. Направление к срединной сагиттальной плоскости называется медиальным, от нее — латеральным;

2) плоскость, проведенная вертикально поперек тела птицы, называется сегментальной, так как отсекает определенный сегмент тела. Рядом лежащие сегменты близки по строению. В этой плоскости различают также два направления: к голове — краниальное и к хвосту — каудальное. На голове в этой плоскости различают оральное и аборальное направления;

3) плоскость, проведенная горизонтально вдоль тела птицы, называется фронтальной. В ней различают направления: дорсальное — к спине и вентральное — к животу.

Положение какой-либо части тела ближе к осевому скелету относительно другой части называется проксимальным, положение дальше от осевого скелета — дистальным. Передняя поверхность конечности называется спинковой — дорсальной, задняя (тыльная) сторона на грудной конечности (крыле) — пальмарной (волярной), на тазовой — плантарной.

Система органов кожного покрова

КОЖА

Кожа покрывает все тело птицы, являясь барьером между организмом птицы и внешней средой. Как всякий биологический барьер, она, с одной стороны, защищает организм от внешних воздействий, а с другой — осуществляет связь с внешней средой. В качестве защитных приспособлений у птиц развиваются такие кожные производные, как перья и чешуйки. Через неповрежденную кожу благодаря входящему в состав многослойному эпителию в организм не проникают микробы и большинство вредных веществ. Связь с внешней средой осуществляется с помощью разнообразных чувствительных нервных окончаний, расположенных в коже, в результате чего кожа является обширным рецепторным полем. Кроме того, кожа депонирует до 30 % крови и участвует в терморегуляции. При этом через кожу теряется 70—80 % тепла, образуемого организмом птицы.

Кожа птиц тонкая, сухая (в результате отсутствия потовых и салыных желез), имеет хорошо развитую подкожную клетчатку и образует складки.

Производные кожи — перья, роговые чехлы клюва, шпор и когтей, чешуйки на ногах, такие выросты кожи, как гребень, бородка, сережки, кораллы. Кожные железы представлены копчиковой железой, а у куриных, кроме того, железами паружного слухового прохода.

Строение кожи (рис. 2). Кожа состоит из эпидермиса, собственно кожи, или дермы, и подкожного слоя. В разных участках тела строение кожи и толщина различны. Наиболее тонкая кожа — на оперенных участках (птерилиях), но и там она неодинакова. У кур толщина ее колеблется от 310 до 2380 мкм, у гусей — от 1570 до 2800 мкм. На спине у сухопутных птиц кожа толще, чем на животе, а у водоплавающих — наоборот. Толстая кожа на подошве и в области межпальцевой перепонки.

Эпидермис образован многослойным плоским ороговевающим эпителием. Он толще в оперенных участках кожи — 20—25 мкм. В нем различают ростковый и роговой слои.

Ростковый слой состоит из базального и шиповатого слоев. Базальный слой образован призматическими клетками высотой 8—12 мкм с овальным крупным ядром. В этом слое высокий митотический индекс, так как основная его функция — пополнение клеток, слущивающихся в верхних слоях. Шиповатый слой имеет толщину 10—14 мкм и состоит из

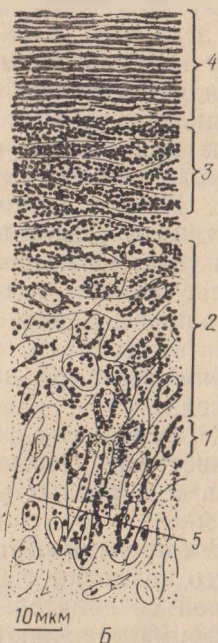
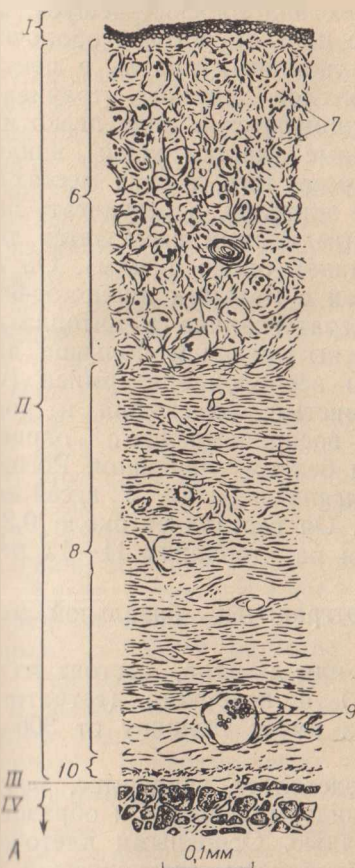


Рис. 2. Строение кожи аптерия (А — малое увеличение, Б — большое увеличение):

1 — базальный слой; 2 — шиповатый слой; 3 — зернистый слой; 4 — роговой слой; 5 — сосочек дермы; 6 — поверхностный слой дермы (сетчатый); 7 — сосуды поверхностного сосудистого сплетения; 8 — глубокий слой (сетчатый); 9 — сосуды глубокого сосудистого сплетения; 10 — эластическая пластинка; III — подкожная клетчатка; IV — мышца.

двух-трех рядов клеток. Это более плоские клетки с округлым ядром и множеством гранулярных телец, которые могут быть предшественниками кератогиалина. По направлению к роговому слою клетки теряют органеллы, в них накапливаются липиды и тельца, содержащие предшественники кератина.

Роговой слой, толщина которого на птерилиях у молодых цыплят 2—4 мкм, а у взрослых кур 8—10 мкм, состоит из клеток, имеющих вид плоских чешуек, лишенных ядра и органелл, с плотной роговой оболочкой и небольшим количеством липидных капель в центре. В верхних рядах рогового слоя клетки утрачивают связь друг с другом и слущиваются в виде перхоти.

На аптериях (неоперенные участки кожи) эпидермис толще — до 90 мкм. Кроме того, в этих местах более заметна кератинизация эпителия, в результате чего между ростковым и роговым слоями выявляется тонкий *зернистый слой* (толщиной около 4 мкм). Он состоит из уплощенных клеток с мелкими пикноморфными ядрами и глыбками кератогиалина в цитоплазме. В эпидермисе подошвы, испытывающем большое давление при ходьбе, развиты все слои эпидермиса (базальный, шиповатый, зернистый, блестящий и роговой). Клетки тонкого, не воспринимающего окраску блестящего слоя заполнены белком эленином. Роговой слой толстый, содержит мягкий кератин. У гусей эпидермис топыше, чем у кур. Он составляет около 0,2 % от толщины дермы и равен на птерилиях 11—12 мкм, на аптериях 27—30 мкм.

Эпидермис от дермы отграничен базальной мембраной.

Собственно кожа, или дерма, состоит из поверхностного (сосочкового) и глубокого (сетчатого) слоев и в разных участках имеет толщину от 300 до 600 мкм.

Поверхностный слой подстилает эпидермис, поэтому его называют еще подэпидермальным. Он образован рыхлой соединительной тканью. Основными клеточными формами являются фибробласты, гистиоциты и ретикулярные клетки. Кроме того, могут присутствовать в небольших количествах тучные, плазматические клетки и лейкоциты крови. Здесь же располагаются пигментные клетки — хроматофоры, содержащие пигменты меланин и липохромы и своими отростками достигаю-

эпидермиса. Межклеточное вещество представлено коллагеновыми, ретикулярными и эластическими волокнами и аморфным межклеточным веществом. Волокна лежат рыхло, беспорядочно. Поверхностный слой в коже птерилий не образует сосочков, кроме перьевых. В коже аптерий у кур сосочки также почти не выражены, у уток хорошо развиты. В поверхностном слое имеется большое количество сосудов, в основном капилляров, образующих поверхностное сосудистое сплетение кожи.

Глубокий слой образован плотной волокнистой соединительной тканью, в которой коллагеновые волокна образуют пучки, лежащие большей частью параллельными рядами, а также переплетающиеся между собой в виде сети, за что этот слой называют сетчатым. Он выполняет в основном опорную функцию. В нем залегают перьевые фолликулы, перьевые мышцы, сосуды, образующие глубокое сосудистое сплетение кожи, сюда входят подкожные мышцы птерилий.

На границе между глубоким слоем дермы и подкожным слоем располагается слой эластических волокон, образующих эластическую пластинку дермы.

Подкожный слой состоит из рыхлой соединительной ткани, в клетках которой откладывается большое количество жира, особенно у гусей и уток, из-за чего этот слой называют подкожной жировой клетчаткой. Жир в том случае, когда он является запасным питательным веществом, откладывается в клетках в виде одной большой капли, заполняющей всю цитоплазму. Жировая ткань в определенных местах (при входе в грудную полость, в области подмышек, брюха и на бедрах) образует большие скопления запасного жира — так называемые запасные жировые подушки.

В подкожный слой заходят перьевые фолликулы со своими мышцами, здесь залегают подкожные мышцы птерилий, иннервируемые спинномозговыми нервами. Подкожный слой обеспечивает подвижность кожи.

В дерме подошвы под эпидермисом имеется небольшое количество пигментных клеток. Встречаются лимфатические фолликулы. В подкожной клетчатке развиты *жировые подушки*. Наиболее крупная из них лежит под дистальным концом цевки (tarsometatarsus), меньшие — под пальцевыми суставами. Особенностью их является то, что жир в клетках содержится в виде многочисленных мелких вакуолей. Это придает всей совокупности жировых клеток пружинистость и тургор. В результате этого жировая по-

душки обладает эластичностью, которая проявляется в том, что при опоре на стопу давление распределяется в жировых клетках подушки, она уплощается, а по окончании давления (при подъеме ноги) принимает первоначальную форму. Такие жировые подушки в отличие от грудных и брюшных называются функционирующими.

Рецепторы кожи. Кожа является обширным рецепторным полем, в разных участках которого на различной глубине залегают многочисленные и разнообразные нервные окончания. Иннервируется кожа чувствительными и двигательными нервными элементами, которые формируют три нервных крупнопетлистых сплетения, связанных между собой в единый нервный аппарат кожи: глубокое, основное и подэпителиальное (подэпидермальное). Во всех сплетениях имеются миелиновые и безмиелиновые нервные волокна. Двигательные нервные волокна оканчиваются на мышцах плоскими моторными бляшками. Чувствительные нервные волокна начинаются свободными и несвободными нервными окончаниями, залегающими в коже на разной глубине.

В эпидермисе рецепторы представлены *свободными нервными окончаниями* в виде пучковатых, колбовидных утолщений и дихотомических разветвлений волокон самого поверхностного — подэпителиального — сплетения, расположенного под эпидермисом. Они воспринимают тактильную и болевую чувствительность и распространены в высокочувствительных участках кожи, например на надклявье, и в бесперьевых участках с толстым эпидермисом (проксимальная часть плюсны, мякиш).

В дерме находятся рецепторы всех видов. Свободные нервные окончания бывают древовидные, клубочковые, усовидные, кустиковые; располагаются по всей глубине дермы на всем теле. *Несвободные чувствительные нервные окончания* в виде дисков Меркеля со специальными осязательными клетками есть в дерме клюва, плюсны и мякиша. *Инкапсулированные нервные окончания* представлены многочисленными тельцами Гербста, редкими клубочковыми тельцами (проксимальная часть плюсны) и колбами Краузе (крыло, плюсна). Все они механорецепторы, реагирующие на давление и растяжение, и являются терминалями чувствительных волокон основного нервного сплетения, рас-

измененного в дерме на уровне перьевых фолликулов. Тельце Гербста имеет овальную или яйцевидную форму и состоит из наружной соединительнотканной капсулы, внутренней колбы, образованной клетками нейтрофилами, и терминалей чувствительного волокна, заключенных во внутреннюю колбу. В разных участках кожи строение их несколько различается, возможно, в связи с особенностями функционирования и чувствительного восприятия на том или ином месте тела. Наиболее чувствительные из них расположены в коже надклювья. С возрастом увеличиваются размеры (от 60 до 600 мкм в диаметре) и уменьшается количество телец Гербста на единицу площади кожи. У взрослой птицы общее количество их составляет 4000—4400 во всей коже. Наиболее густо они расположены в коже головы (32 шт. на 1 см^2), особенно надклювья (место наибольшей чувствительности), зоба (место сильного растяжения), в месте перехода шеи в бородку (растягивается во время глотания). Меньше всего телец Гербста в коже спины (10 шт. на 1 см^2). Перья иннервируются как тельцами Гербста, так и свободными нервными окончаниями окончного нервного сплетения.

У гусиных в области клюва очень распространены (65—85 тыс.) чувствительные тельца Грандри. Они мелкие, округлые, состоят из нервного окончания, окруженного специализированными секреторными клетками, внутренней глияльной и наружной соединительнотканной капсулами.

Изменения в строении кожи с возрастом и под влиянием различных факторов. С возрастом слои эпидермиса утолщаются, коллагеновые волокна грубеют, в них появляется больше нерастворимого, малоактивного коллагена, уменьшается количество аморфного межклеточного вещества, увеличивается содержание жировой ткани в подкожной клетчатке. Подобные и другие изменения могут происходить и под влиянием кормления, содержания, а также сезона года и в зависимости от физиологического состояния птицы.

В период линьки в дерме увеличивается количество аморфного вещества, в клетках дермы повышается активность окислительных и гидролитических ферментов, коллагеновые волокна разбухают, улучшается кровоснабжение основы кожи.

ПРОИЗВОДНЫЕ КОЖИ

Роговые образования эпидермиса. Чешуйки. У большинства птиц на тазовых конечностях от заплюсочного сустава до вершин пальцев перьевой покров не развит. У куриных эта область покрыта роговыми чешуйками, образующимися из сильно утолщенного ро-

рогового слоя эпидермиса, содержащего твердый кератин. Роговой слой эпидермиса вдаётся гребнями в глубь кожи, отделяя чешуйки друг от друга. В гребнях кератин мягкий. На передней поверхности ноги чешуйки наиболее крупные и прикрывают друг друга, как черепицы. Самые мелкие чешуйки на медиальной и нижней частях плантарной поверхности ноги. У кур в чешуйках хорошо развит блестящий слой; у всех птиц в дерме, особенно в сетчатом слое, волокна образуют более тесные переплетения, чем в остальных участках кожи. У водоплавающих в области цевки и пальцев нет чешуек. Кожа в этих участках зернистая, напоминает шагреневую. Клетки рогового слоя содержат мягкий кератин.

Когти. Последняя фаланга каждого пальца снабжена роговым чехлом — когтем. Когти хорошо развиты у куриных и слабо — у гусиных. У кур коготь имеет форму конуса с тупым концом, сильно загнутой дорсальной стенкой и уплощенной подошвенной поверхностью. Роговой чехол образован толстым роговым слоем эпидермиса, особенно мощным в области вершины когтя, где он постоянно стирается. Роговой слой стенки содержит твердый, слой подошвенной поверхности — мягкий кератин. Под роговым слоем лежит ростковый слой, состоящий из одного ряда базальных клеток и нескольких рядов шиповатых клеток. Дерма в области когтя не имеет сосочков.

Аналогичную структуру имеет и другое роговое образование — шпора, вырастающая у самцов семейства куриных на плантарном костном отростке плюсно-заплюсневой кости (цевки).

Клюв — роговой чехол надклювья и подклювья. Форма клюва видоспецифична. Из домашних птиц наиболее мощный роговой чехол имеют куриные. Он образован роговым слоем эпидермиса, который достигает наибольшей толщины на дорсальной поверхности клюва. По сторонам роговой чехол тоньше. При переходе клюва в слизистую оболочку ротовой полости образуется довольно острый край. У зародышей и птенцов в период вылупления около вершины клюва имеется роговой обызвествленный конусовидный вырост с острой вершиной — *яйцевой зуб*. Он служит для разрушения скорлупы при вылуплении и вскоре после выхода птенца из яйца отваливается. У куриных в роговом

дно клюва содержится твердый кератин. Роговой чехол клюва, особенно у вершины, постоянно изнашивается и вновь нарастает за счет росткового слоя эпидермиса. Основа кожи имеет незначительную толщину. Она содержит пигментные клетки — меланофоры, поэтому клюв часто пигментирован. Обычно он окрашен и тот же цвет, что и ноги.

Клюв — это наиболее чувствительное место поверхности тела птицы, в нем имеется большое количество рецепторных окончаний, особенно телец Грандри, Мейснера и Гербста. Корень клюва при переходе в кожу головы покрыт мягкой восковидной кожей — *восковицей*, или *церомой* (сегмента), особенно богатой осязательными нервными окончаниями.

У гусиных восковица одевает весь клюв и придает ему оранжевый цвет, который в брачный период изменяется на красный. По краю надклювья имеются поперечные листочки длиной около 1 мм, заходящие между такими же листочками подклювья. Это *римфотека* — фильтр, который задерживает при процеживании планктон, выловленный из воды.

Кожные складки на голове и шее: гребень, сережки, мочки, кораллы (рис. 3).

Гребень — развит у кур. Размеры и форма его сильно варьируют как у разных пород, так и внутри породы. Обычно самцы имеют более развитый гребень, чем самки. Кастрация приводит к его недоразвитию и инволюции. Различают основание, тело и лопасти (зубцы) гребня. По форме они бывают листовидные (простые), розовидные, стручковидные, валиковидные, подушкообразные и др. Цвет обычно красный. Бледный, повислый гребень может свидетельствовать о заболевании птицы. Гребень — активный орган теплоотдачи. В связи с этим температура его может резко меняться, чем предупреждается перегрев и переохлаждение птицы.

Сережки — у кур парные кожные складки под клювом, у индеек одна складка.

Мочки — кожные складки под наружным слуховым проходом белого или красного цвета, наиболее развиты у петуха, у остальных птиц могут отсутствовать.

Кораллы — многочисленные ячеистые наросты на голове и верхней трети шеи индюка. Наибольший из них — фронтальный вырост — расположен около корня

клюва. В спокойном состоянии птицы кораллы имеют небольшие размеры и бледный цвет. При возбуждении они приобретают ярко-красную окраску и значительно набухают. Фронтальный вырост удлиняется и далеко свисает впереди клюва на шею. Остальные наросты нависают по бокам головы и над глазами, придавая индюку свирепое выражение.

Для всех этих производных характерно сильное

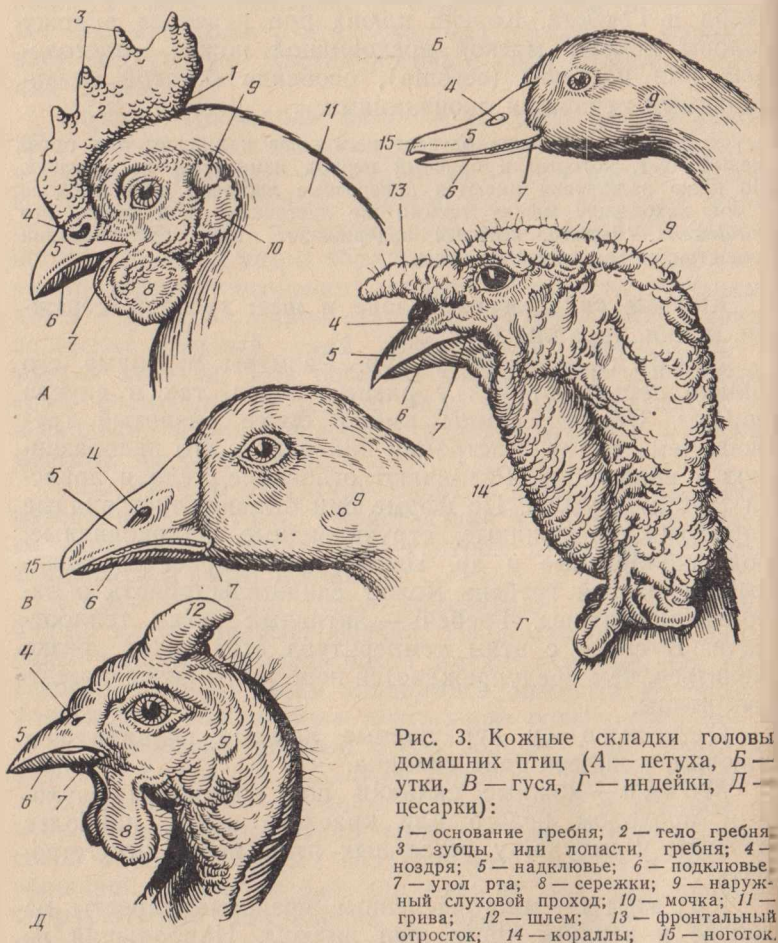


Рис. 3. Кожные складки головы домашних птиц (А — петуха, Б — утки, В — гуся, Г — индейки, Д — цесарки):

1 — основание гребня; 2 — тело гребня; 3 — зубцы, или лопасти, гребня; 4 — ноздря; 5 — надклювье; 6 — подклювье; 7 — угол рта; 8 — сережки; 9 — наружный слуховой проход; 10 — мочка; 11 — грива; 12 — шлем; 13 — фронтальный отросток; 14 — кораллы; 15 — ноготок.

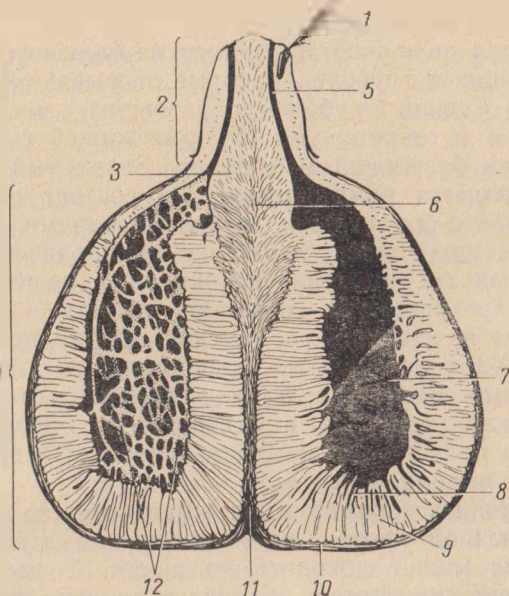


Рис. 4. Строение копчиковой железы:

1 — кисточковое перо; 2 — сосочек железы; 3 — перешеек; 4 — доля; 5 — главный выводной проток; 6 — мышцы и соединительнотканые прослойки перешейка; 7 — центральная полость; 8 — вторичная полость; 9 — секреторные гранулы; 10 — капсула железы; 11 — междолевая перегородка; 12 — трабекулы.

развитие дермы и обильное кровоснабжение с помощью двойных кровеносных сетей.

Такие же двойные сети кровеносных сосудов имеются в межпальцевой перепонке водоплавающих птиц. Наполнение кровью поверхностной капиллярной сети в данном случае предохраняет стопу от переохлаждения.

Кожные железы птиц представлены единственной сальной железой — копчиковой. Потовые железы у птиц отсутствуют.

Копчиковая железа (рис. 4) — парная сложная трубчатая сальная железа. Лежит под кожей на свободных хвостовых позвонках в виде двух долей овальной формы, обращенных вершинами назад. Более крупная (длиной 10—15 мм) она у водоплавающих и сравнительно небольшая (5—7 мм) у сухопутных

птиц. У некоторых птиц (страусов, голубей) копчиковая железа отсутствует.

Каждая доля железы состоит из большого количества ветвящихся трубочек, которые открываются в общую полость. Стенки трубочек образованы многослойным эпителием и отграничены от прилежащей соединительной ткани базальной мембраной. Базальный слой эпителия является камбиальным. Он состоит из кубических клеток с округлыми, крупными ядрами. В клетках вышележащих слоев увеличивается количество цитоплазмы за счет накопления жировых веществ. Затем клетки превращаются в капли секрета — железа секреторирует по голокриновому типу, клетки при этом теряют ядра и органеллы, уплощаются и сливаются. Секрет вытесняется нарастающими молодыми клетками из просвета трубочек в центральную полость. Центральная полость каждой доли переходит в сравнительно узкий выводной проток.

У куриных каждая доля имеет обычно один главный выводной проток, но в отдельных случаях количество их может достигать до шести. У уток каждая доля имеет два протока. Стенка выводного протока образована многослойным плоским эпителием. Открывается он на поверхность кожи на вершуске сосочка, которым оканчивается вершина копчиковой железы. Вокруг сосочка растут кисточковые перья, особенно многочисленные у гусиных. Кисточковые перья пропитываются секретом копчиковой железы. Птица отжимает этот секрет, надавливая клювом на сосочек и перьевую кисточку и растирает по перьям, что предохраняет их от намокания и растрепывания.

Соединительная ткань покрывает железу снаружи, отделяет друг от друга железистые трубочки и доли железы, образуя строуму органа и междолевую перегородку. Около вершины железы в области перешейка в междолевой перегородке залегают пучки гладкомышечных клеток, которые также способствуют продвижению секрета из центральной полости и по выводному протоку.

Секрет копчиковой железы сложного состава. В него входят жиры, белки, нуклеиновые кислоты, много ферментов и другие биологически активные вещества. Существует мнение, что секрет копчиковой железы отличается от секрета типичных сальных желез тем, что содержит высокоактивные ферменты стероидного метаболизма (Ishida и др., 1973). Кроме того, считается, что секрет

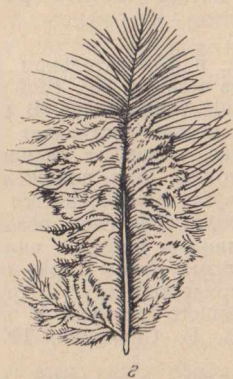
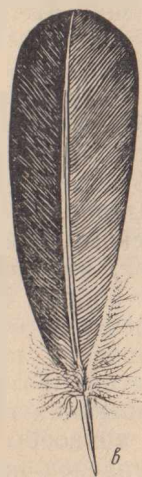
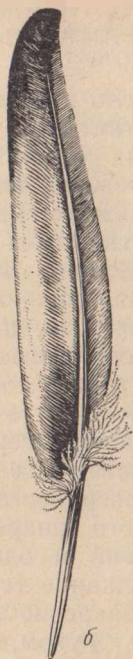
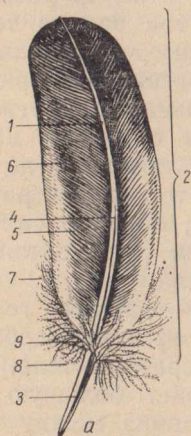
который содержит провитамин D — эргостерин, который под действием ультрафиолетовых лучей превращается в витамин D. Когда птица обрабатывает перья, он поступает в ее организм.

Перьевой покров. Тело птицы покрыто перьями. Однако у большинства птиц перья растут не по всей коже, а на определенных участках, называемых *птерилиями*. Они обычно проходят вдоль тела (в направлении полета птицы) у разных видов птиц по-разному и имеют названия в соответствии с той частью тела, на которой находятся: головная, шейные, крыловая, плечевая, боковая, грудная, спинно-поясничная, брюшная, бедренная, голени, хвостовая, анальная и другие птерилии. Участки тела, свободные от оперения, называются *аптериями*. Они также носят названия по топографическому признаку. Вместе с тем перья расположены так, что покрывают аптерии, образуя сплошной перьевой покров. У нелетающих птиц (страус, пингвин) перья растут по всей поверхности тела.

Назначение перьевого покрова — защита тела от механических воздействий и одно из приспособлений, обеспечивающих поддержание температуры тела. В регуляции теплообмена оперение играет большую роль. Пока цыпленок покрыт пухом, разница между температурой кожи и воздуха равна $13-15^{\circ}\text{C}$, с появлением перьев она достигает $17-19^{\circ}\text{C}$ (Г. П. Карвацкая, 1973). Оперение увеличивает теплоизоляцию, создает вокруг тела слой неподвижного воздуха, что препятствует теплоотдаче. Изменяя наклон перьев, птица может регулировать теплоотдачу.

При повышенной температуре воздуха и относительно покое птицы перья прижаты, угол их наклона меньше 20° , слой воздуха под ними тонкий — не мешает усиленной теплоотдаче. В наиболее комфортных условиях угол наклона перьев составляет 30° , перья не прижаты, но и не оттопыриваются, образуют сплошной гладкий покров. Слой воздуха несколько толще. При пониженной окружающей температуре угол наклона перьев увеличивается до $60-70^{\circ}$, что приводит к значительному утолщению слоя воздуха между перьями. Но и при этом перьевой покров остается сплошным. И только при резком перегреве организма птицы перья поднимаются так сильно, что их вершины не прилегают друг к другу, что создает условия для обмена окружающего воздуха с подперьевым пространством (Г. П. Иоцус, В. Е. Савицкий, 1971).

Кроме терморегулирующей функции, перьевой покров создает обтекаемую форму тела, облегчающую полет, и создает несущие поверхности, делающие полет возможным.



Перья в зависимости от формы и функции делят на контурные, пуховые, полупуховые, нитевидные, кисточные, щетинки, порошковый пух (пудровые).

Контурные перья — реппае — наиболее распространенный тип перьев. Они обуславливают очертания тела птицы, отчего и носят название контурных. Среди них различают кроющие, маховые и рулевые перья.

Кроющие перья, расположенные на головной и шейных птерилиях, образуют гриву, покрывают шею. От боковой, грудной, стернальной и брюшной птерилий отходят кроющие перья грудного отдела туловища, хлупа и живота. Кроющие перья спинно-поясничной и хвостовой птерилий образуют оперение поясницы и кроющие перья хвоста, у петухов образуют большие и малые косицы. Кроющие перья голени образуют штаны. Кроющие перья расположены на птерилиях в шахматном порядке, сидят в коже не перпендикулярно, а косо так, что их вершины лежат веерообразно и направлены каудально.

Зрелое кроющее перо (рис. 5) состоит из *ствола* и *опахала*. Нижняя часть ствола (до опахала) цилиндрической формы называется очинком — *calamus*. Нижняя часть очина заключена в перьевой мешочек и погружена в кожу. На конце очина есть углубление с отверстием — *нижний пупок*. В этом углублении находится зачаток пера следующего поколения. Стенка очина состоит из довольно прозрачного рогового вещества. У молодого контурного пера большая часть очина заполнена соединительнотканым сосочком с богатой

кровеносной сетью, которая придает ему красный или синий цвет. По мере созревания сосочек укорачивается, очин заполняется воздухом, а ороговевшие клетки эпидермиса, сохраняясь на прежних местах, превращаются в воронковидные пленки, как бы от-

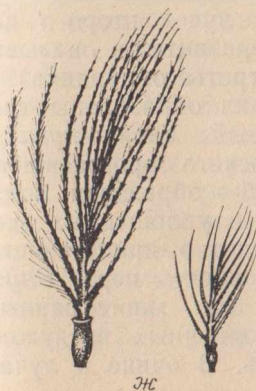


Рис. 5. Виды перьев:

а — кроющее; б — маховое; в — рулевое; г — пуховое; д — полупуховое; е — нитевидное ж — щетинка. 1 — стержень; 2 — опахало; 3 — очин; 4 — бороздка; 5 — лучи первого порядка; 6 — контурная часть опахала; 7 — шелковистая часть опахала; 8 — пуховая часть опахала; 9 — добавочное перо.

мечая этапы редукции сосочка. На уровне опахала, постепенно сужаясь, очин переходит в четырехгранный *стержень*. В месте перехода имеется углубление — *верхний пупок*. От него начинается добавочное перо.

От стержня в обе стороны под некоторым углом отходят *лучи (бородки) первого порядка (rāmi)*, образующие в совокупности опахало — упругую перьевую пластинку. Самая нижняя небольшая часть опахала называется *шелковистой*, средняя — *пуховой*, верхняя — *контурной*. Внешняя половина опахала кроющего пера более узкая и тугая, внутренняя — более широкая и мягкая.

От лучей первого порядка в обе стороны симметрично под углом отходят многочисленные *лучи (бородки) второго порядка (rādii)*, причем с одной стороны они располагаются несколько выше, чем с другой. На нижележащих лучах второго порядка имеется *гребень*, загнутый в виде карниза, идущего по верхнему краю луча. Вышелсжающие лучи второго порядка несут на себе *лучи (бородки) третьего порядка (radioli)*, представляющие собой выросты ороговевших клеток эпителия в виде *ресничек (cīlii)* и *крючков (hāmuli)*. Крючки заходят за гребни лучей второго порядка соседнего пера, по которым они могут скользить, сохраняя упругую связь между собой. Строение крючков и их количество на луче второго порядка видоспецифичны. Реснички создают шероховатость, препятствующую скольжению перьев друг по другу, увеличивают трение, чем способствуют удержанию перьев в виде сплошного покрова.

Для шелковистой части опахала кроющего пера характерно рудиментарное состояние лучей второго порядка. В пуховой части опахала неразвитыми оказываются реснички и крючки (лучи третьего порядка).

Стержень и лучи первого порядка образованы тремя слоями клеток. Самый паружный слой — *кутикула* — состоит из одного ряда плоского ороговевшего эпителия. Средний слой — *корковый* — образован большим количеством рядов вытянутых и уплощенных ороговевших эпителиальных клеток, плотно прилегающих друг к другу, что обеспечивает прочность пера. *Внутренний слой — мозговой* — состоит из многогранных крупных ороговевших клеток, заполненных воздухом, что придает перу большую легкость. В очине и лучах

второго и третьего порядков мозговое вещество не выражено. Форма кисток всех слоев видоспецифична.

Кроющие перья подвижны. Это обеспечивается хорошо развитыми гладкими мышцами, оплетающими рулевую фолликул и оканчивающимися в дерме. При этом каждое кроющее перо оказывается закономерно связаным с четырьмя соседними перьями. Такая связь позволяет синхронно поднимать и опускать кроющие перья тела. Мышцы фолликулов и прилежащие к ним участки кожи обильно иннервированы как свободными нервными окончаниями, так и тельцами Гербста.

Маховые и рулевые перья устроены аналогично кроющим. В отличие от последних у них длиннее очин, менее развиты шелковистая и пуховая части опахала и длиннее кроющая часть опахала.

Маховые перья — *remiges* — самые крупные перья крыла (рис. 5, б). Они расположены в один ряд, прикрепляются к заднему краю скелета грудной конечности и образуют несущую поверхность крыла, составляя около 90 % площади. В зависимости от места прикрепления различают *первостепенные*, или *большие маховые* (первого порядка), *второстепенные*, или *малые маховые* (второго порядка), и *третьестепенные маховые* (третьего порядка). Большие маховые перья прикрепляются в области кисти на пясти и втором пальце. Счет ведется от запястья к пальцу. Количество их постоянно и равно 10 (лишь у немногих видов диких птиц бывает 9—16). Большие маховые прикрепляются таким образом, что при раскрытом крыле отходят от скелета веерообразно, а десятое перо, прикрепленное ко второму пальцу, является как бы его продолжением. Малые маховые перья прикрепляются в области предплечья к локтевой кости почти перпендикулярно. Количество их варьирует у разных видов от 6 до 32, счет ведется от дистального конца предплечья к плечу. У домашних птиц их обычно бывает 18—20. Третьестепенные маховые перья из домашних птиц есть только у гуся. Они прикрепляются к дистальному концу плечевой кости. По происхождению относятся не к маховым, а к малым верхним кроющим перьям крыла.

Опахало маховых перьев асимметрично, особенно у первостепенных маховых, у которых наружная часть опахала в 2—3 раза уже внутренней. К вершине опа-

хало сужается. Стержень и опахало изогнуты по длине, образуя выпуклость, обращенную к верху крыла, и слегка загнуты в сторону туловища, особенно у куриных. Маховые перья изогнуты S-образно и в поперечном направлении, поэтому наружная часть опахала выпуклая, внутренняя вогнутая. Это позволяет им, налегая друг на друга при раскрытом крыле, создавать сплошную непроницаемую для воздуха поверхность. Все перечисленные особенности в строении маховых перьев создают оптимальные условия для удержания и маневрирования птицы в воздухе. Вся остальная часть крыла сверху и снизу покрыта кроющими перьями. На летательной перепонке они очень мелкие. Укрупняясь постепенно к заднему краю крыла, они располагаются более или менее правильными рядами, черепицеобразно налегая друг на друга.

От второго пальца отходит несколько перьев, формирующих крылышко. Отодвигая крылышко вверх и вбок, птица может круто взлетать; при выдвигании крылышка вперед и вниз увеличивается изогнутость крыла и его подъемная сила.

Рулевые перья — *rectrices* — образуют хвост, прикрепляясь к пигостилю (рис. 5, в). У большинства птиц их шесть пар, но возможны как видовые, так и индивидуальные отклонения (до 16 у фазана). Обычно количество их соответствует числу сросшихся в пигостиль позвонков. Рулевые перья расположены симметрично и черепицеобразно налегают друг на друга. Опахало рулевого пера в отличие от махового прямое, на конце изогнуто в сторону, а у индюков расширено. У куриных рулевые перья образуют не прямую площадь, а сгруппированы так, что сверху образуют дорсальный гребень, а снизу раскрываются в форме шалаша. У пуховых рулевые перья прикрыты сверху сильно развитыми дорсальными кроющими перьями хвоста, известными под названием больших и малых косиц, которые обычно бывают серповидно изогнуты и ярко окрашены. Снизу рулевые перья поддерживаются мелкими вентральными кроющими перьями хвоста.

Пуховые перья, или *пух* — *plumae*, — мелкие, имеют короткий очин, слабо развитый стержень и опахало с несвязанными лучами из-за отсутствия крючочков и ресничек (рис. 5, г). Стержень может быть не развит, в таком случае лучи отходят непосредственно

очина. Расположен пух на птерилиях между контурными перьями, но может расти и на аптериях, особенно в области хвоста и живота. Основная функция — теплоизоляция, утепление тела птицы. Наиболее развит пух у водоплавающих птиц.

Полупуховые перья — *semiplumae* — имеют такое же строение, как и пух, но стержень у них всегда развит (рис. 5, д). Распространены перья этого типа в области хвоста и живота (особенно на кочке).

Нитевидные перья — *filoplumae* — имеют длинный, очень тонкий стержень, на вершине которого находится маленькое опахало, состоящее всего из нескольких несоединенных лучей (рис. 5, е). Расположены они в количестве 1—8, всегда у контурного пера, прикрыты им и развиваются, по-видимому, из одного с ним сосочка. У индюка на груди растут в виде пучка. В сумках нитевидных перьев обнаружены многочисленные чувствительные нервные окончания. Считается, что они обладают рецепторной функцией. С их помощью птица ощущает беспорядок в контурном пере и устраняет его. Возможно, от них исходит сигнализация, необходимая для управления движением оперения. При этом, очевидно, рефлекторная дуга замыкается на мышцах контурного пера, которые (как все мышцы) имеют моторные нервные окончания.

Кисточковые перья имеют тонкий ствол и слабо сцепленные лучи, расходящиеся наподобие волосков кисти. Располагаются вокруг протока копчиковой железы (см. рис. 4).

Щетинки (рис. 5, ж) — короткие перышки, состоящие из небольшого ствола без опахала. Они бывают у основания клюва — вибриссы (особенно у пластинчатоклювых), около поздней и глаз.

Порошковый пух (крошащийся, пудровый) хорошо развит у птиц, у которых копчиковая железа отсутствует или развита слабо (голуби, цапли и др.).

Окраска пера. Окраска пера очень разнообразна. Цвет обуславливается несколькими факторами. Прежде всего наличием в перьевом сосочке в период развития пера пигментных клеток — меланоцитов, которые откладывают пигмент в развивающейся части пера. Этот пигмент сохраняется в них и после ороговения. В птичьем пере известны пигменты двух типов: меланины и липохромы. Меланины откладываются в виде зерен и обуславливают в зависимости от количества пигмента и степени его окисления черную, красно-бурую, коричневую и буро-желтую окраску. Липохромы откладываются диффузно и обуславливают наиболее

яркие окраски — желтую, красную, синюю, зеленую. При белой окраске пигмент отсутствует.

Кроме пигментов, окраску оперению придают и особенности строения и сцепления лучей первого, второго и третьего порядков. При этом перья приобретают шелковистый блеск, бархатистость, металлический оттенок, перелив различных оттенков и цветов.

Развитие пера. Перьевой покров — производное эпидермиса кожи. Первое оперение у птенцов выводковых птиц (к которым относятся все домашние птицы) — так называемый *зародышевый*, или *ювональный*, *пух*, или *первичное перо*, образуется еще в эмбриональный период. У кур перо закладывается с седьмого дня эмбрионального развития. В месте формирования пера эпидермис утолщается и приподнимается благодаря разрастанию мезенхимы, формирующей сосочек. Вокруг сосочка эпидермис врастает в глубь дермы. Образуется *сумка пера*.

Зачаток пера растет благодаря двум противоположно направленным процессам: врастанию эпидермиса в глубь дермы и увеличению соединительнотканного сосочка в высоту и ширину. Одновременно с ростом происходит дифференцировка тканей, входящих в состав зачатка пера, которая приводит к оформлению *перьевого фолликула*. В состав перьевого фолликула входит эпителиальная и соединительнотканная часть зачатка, а также сумка с ее эпителием и прилежащей соединительной тканью. Во всех частях фолликула происходит усиленное деление, рост и дифференцировка клеток. Верхние клетки эпителиальной закладки пера (соответствующие роговому слою кожи) ороговевают, покрывая перьевой зачаток сверху чехлом. В нижележащих слоях (соответствующих ростковому слою кожи) клетки усиленно делятся и погружаются в глубь сосочка в виде радиальных тяжей. При этом более крупные клетки образуются в центральных участках тяжей и дают начало лучам первого порядка, более мелкие располагаются по периферии тяжей, давая начало лучам второго порядка. Соединительная ткань сосочка с пронизывающими ее в большом количестве капиллярами растет навстречу, глубоко проникая между эпителиальными тяжами. Этот взаимный рост приводит к удлинению перьевого фолликула до такой степени, что он выступает над поверхностью кожи — образуется *пенек*. Поступательный рост пенька сопровождается ороговением вышележащих слоев эпителия и отмиранием верхушечных отделов сосочка, его подсыханием.

Процесс ороговения распространяется от вышележащих и периферических частей к нижележащим и центральным частям эпителиального зачатка пера. Перьевой чехлик разрывается, и зародышевой пух появляется на коже. После того как процесс ороговения захватил все лучи, начинается формирование очина, в верхней части которого прикрепляются лучи первого порядка у зародышевого пуха. Однако часто лучи зародышевого пуха продолжают непосредственно в лучи или стержень пера следующей генерации (ювональное перо) и выталкиваются вверх его нарастающим пеньком. У куриных зародышевой пух начинает замещаться ювональным пером сразу после вылупления, а на некоторых птерилиях — еще в инкубационный период, у водоплавающих — через несколько недель.

Рост *ювонального пера* происходит из перьевых зачатков, являющихся продолжением очина эмбрионального пуха. Начало

Рост ювенольного пера характеризуется усиленным разрастанием клеток эпителиального колпачка — базальной части сумки пера, особенно в его нижней генеративной части. Интенсивно растут и соединительнотканый сосочек — *пульпа пера*. В ней быстро разрастается сеть синусоидных капилляров, увеличивается количество перьевых волокон. Все это способствует быстрой дифференровке перьевого зачатка.

Смена оперения (линька). Периодическая смена оперения называется линькой. При линьке перо предыдущей генерации выталкивается вновь нарастающим пером.

Первая линька — *ювенольная*, во время которой ювенольное перо заменяется дефинитивным. У цыплят она начинается с месячного возраста и продолжается 3—4 месяца. Начинается линька у рулевых и маховых перьев, а кончается кроющими. У утят ювенольная линька начинается в возрасте 70—80 дней, но протекает быстрее — в течение двух месяцев. В это время рулевые и маховые перья у них не меняются. На течение ювенольной линьки оказывает влияние состав корма. При недостатке в рационе таких микроэлементов, как сера, йод, марганец, происходит задержка оперения. Птицы, сидящие в верхних ярусах, линяют медленнее, чем в нижних.

Впоследствии дефинитивное оперение периодически меняется, поэтому все следующие линьки называются *периодическими* или *годовыми*, так как у многих птиц совершаются один раз в год, например у кур. У уток и гусей — 2 раза в год: весной (все оперение) и осенью (кроме маховых). Смена оперения при периодической линьке происходит в определенной последовательности. У кур между сменой больших маховых перьев и всего остального оперения замечена синхронность: смена каждого махового принимается за 10 % линьки. Большие маховые меняются, начиная с самого внутреннего — первого, расположенного около запястного (кистевого) сустава.

Глава II

Аппарат движения

СКЕЛЕТ

Скелет в основном образован костной тканью (рис. 6).

Костная ткань. У птиц, как и у млекопитающих, она развивается из мезенхимы, относится к группе опорно-трофических тканей. Состоит из клеток и промежуточного (межклеточного) вещества. Клетки представлены остеобластами, остеоцитами и остеокластами. *Остеобласты* — молодые, активно функционирующие клетки овальной или полигональной формы с округлым или овальным ядром и большим количеством органелл в

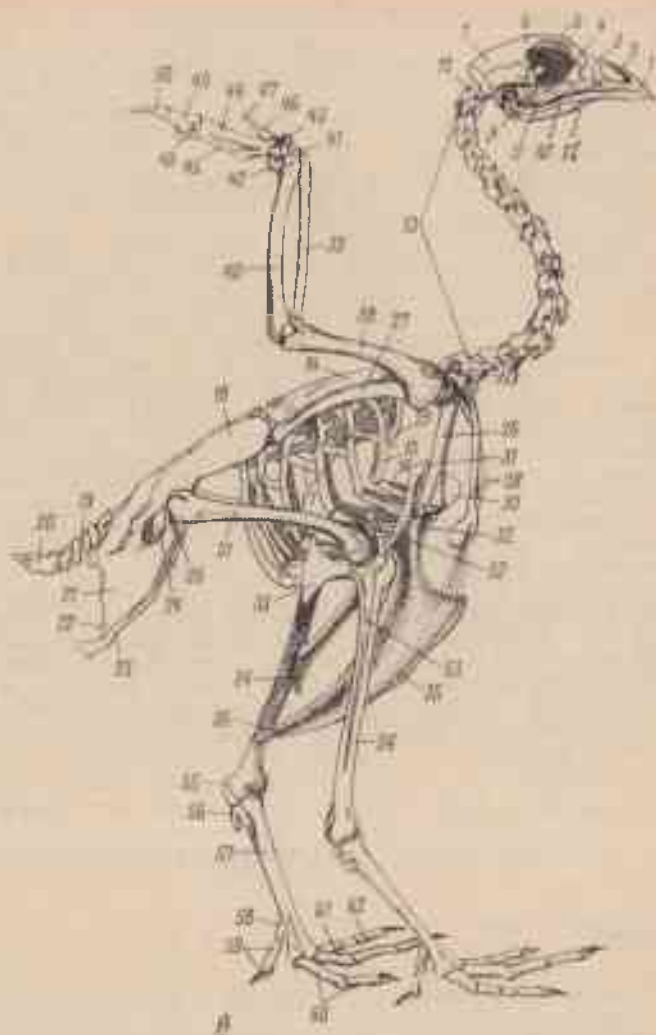
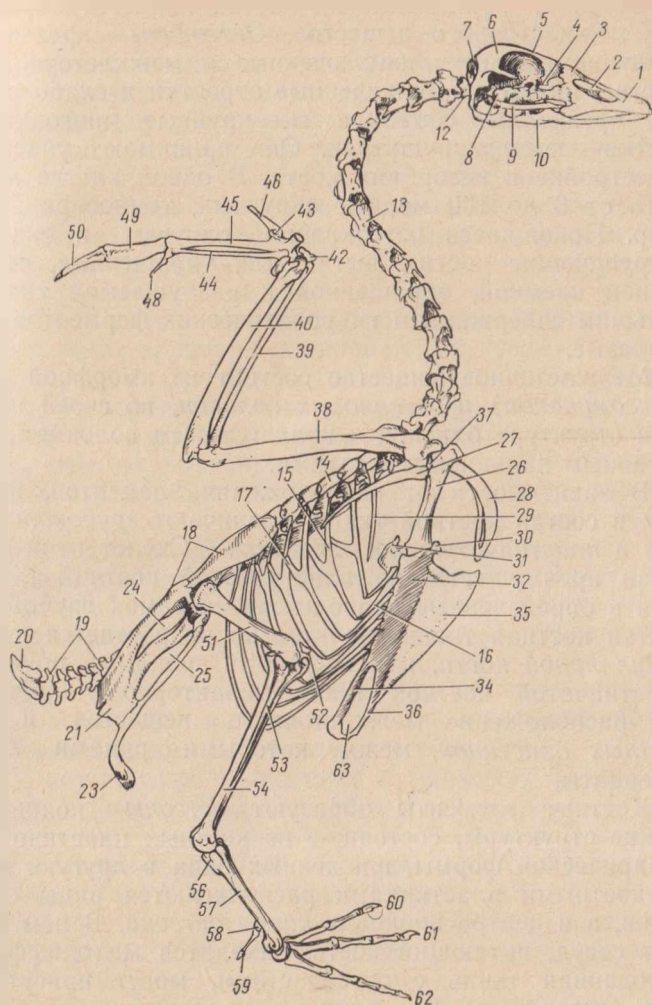


Рис. 6. Скелет (А — курицы, Б — гуся);

1 — резцовая кость; 2 — носовое отверстие; 3 — носовая кость; 4 — слезная кость; 5 — лобная кость; 6 — теменная кость; 7 — затылочная кость; 8 — квадратная кость; 9 — квадратноскуловая кость; 10 — нижнечелюстная кость; 11 — подъязычная кость; 12 — атлант; 13 — шейные позвонки; 14 — грудные позвонки; 15 — вертебральная часть полного ребра; 16 — стерральная часть полного ребра; 17 — крючковидный отросток; 18 — подвздошная кость; 19 — хвостовые позвонки; 20 — пигостиды; 21 — седалищная кость; 22 — седалищный отросток; 23 — лонная кость; 24 — седалищное отверстие; 25 — запястное отверстие; 26 — коракоидная кость; 27 — лопатка; 28 — ключица; 29 — астерральное ребро; 30 — рукоятка грудины; 31 — боковой краниальный (реберный) отросток грудины; 32 — тело грудной кости; 33 — боковой (грудной) отросток грудины; 34 — зад-



ний (брюшной) отросток грудной; 35 — хвост грудной кости; 36 — каудальный отросток грудной кости; 37 — трехкостное отверстие; 38 — плечевая кость; 39 — лучевая кость; 40 — локтевая кость; 41 — запястная лучевая; 42 — запястная локтевая; 43 — вторая пястная кость; 44 — третья пястная кость; 45 — четвертая пястная кость; 46 — первая фаланга II пальца; 47 — вторая фаланга II пальца; 48 — первая фаланга IV пальца; 49 — первая фаланга III пальца; 50 — вторая фаланга III пальца; 51 — бедренная кость; 52 — коленная чашка; 53 — малая берцовая кость; 54 — большая берцовая (большеберцово-заплюсневая) кость; 55 — окостеневший берцовый хрящ; 56 — блоковидный отросток; 57 — плюснезаплюсневая кость; 58 — I плюсневая кость; 59 — кости I пальца; 60 — кости II пальца; 61 — кости III пальца; 62 — кости IV пальца; 63 — грудное окошко.

цитоплазме. Функцией этих клеток является образование межклеточного вещества. *Остеоциты* — зрелые малоактивные клетки, заключенные в межклеточном веществе; имеют многочисленные отростки и слабо развитые органеллы. *Остеокласты* — крупные многоядерные клетки — костеразрушители. Они принимают участие в перестройке и резорбции кости. В одной клетке может быть от 6 до 100 мелких округлых, темноокрашенных ядер. Покоящиеся остеокласты округлы и овальны, разрушающие кости — вытянутые, уплощенные, со щеточной каемкой, обращенной к разрушаемой ткани и большим содержанием гидролитических ферментов в цитоплазме.

Межклеточное вещество состоит из аморфной части (*оссеомукоида*) и *оссеиновых волокон*, по своей природе и структуре близких к коллагеновым волокнам, пропитанным кальциевыми солями.

В зависимости от расположения элементов, входящих в состав костной ткани, различают *грубоволокнистую* и *пластинчатую костную ткань*. Скелет птиц образован преимущественно пластинчатой костной тканью, хотя в определенные периоды жизни самок грубоволокнистая костная ткань значительно разрастается в виде *медуллярной кости*, или *substantia spongiosa nova*. Для пластинчатой костной ткани характерно упорядоченное расположение межклеточного вещества в виде *костных пластинок*, между которыми рядами лежат остеоциты.

Костные элементы образуют *остеоны* — концентрические структуры, состоящие из костных пластинок цилиндрической формы, вложенных одна в другую. Между костными пластинками располагаются ряды остеоцитов, а в центре проходит *канал остеона*. В нем залегает сосуд, питающий кость, находится малодифференцированная ткань с остеобластами, могут присутствовать остеокласты. Все длинные, короткие и большинство плоских костей скелета образованы перечисленными элементами.

Кость как орган состоит из компактного, губчатого вещества и костномозговой полости. В длинных костях различают *диафиз* — среднюю часть и *эпифизы* — концы кости. По периферии (снаружи) кость одета *надкостницей (периостом)*, за исключением поверхностей суставов, где расположен гиалиновый хрящ. Со

стороны костномозговой полости кость покрыта эндостом. Перист и эндост — это разновидности плотной соединительной ткани, клетки которой в процессе дифференцировки преобразуются в остеобласты. Компактное вещество кости состоит из слоев наружных и внутренних генеральных пластинок, параллельно лежащих со стороны периста и костномозговой полости. Середина компактного вещества образована остеонами,ставочными пластинками и циркулярно-параллельными структурами. Последних особенно много в костях уток. У кур смешанная структура кости (циркулярно-параллельные структуры и остеоны), у гусей — остеонная. Остеонов в костях птиц меньше, они лежат более рыхло и беспорядочно, чем у млекопитающих. На латеральной и медиальной сторонах трубчатых костей их больше, чем на дорсальной и плантарной. Остеоны у взрослых кур состоят обычно из 3—4 костных пластинок, у уток из 4—6, у гусей из 4—7 пластинок. Компактное вещество на протяжении трубчатой кости неодинаковой толщины. В проксимальной и средней частях диафиза оно толще на плантарной поверхности, а в дистальной трети — на дорсальной поверхности кости.

Кровью кости снабжаются сосудами, проходящими через генеральные пластинки по прободающим каналам и залегающими в каналах остеонов.

Под компактным веществом в эпифизах находится губчатое вещество. Оно состоит из костных перекладин, расположенных по направлению действующих сил (тяжести, натяжения, упругой деформации). Костные перекладины состоят из костных пластинок такой же структуры, как и в компактном веществе. Между костными перекладинами губчатой кости располагается красный костный мозг.

На рост и формирование костей влияют состав рациона, способ содержания птицы, ее функциональное состояние. При недостатке Са, Мп, Zn, J, Mg, Co, P снижается активность остеобластов, уменьшается скорость роста и окостенения кости. При сбалансированном рационе рост кости у кур прекращается к 20-недельному возрасту.

У кур клеточного содержания в сравнении с напольным обнищивается истончение компактного вещества, появление крупных резорбционных полостей, расширение каналов остеонов, разрежение балок губчатого вещества, неравномерное распределение остецитов. Сеансы принудительного движения в период выращивания нормализуют структуру кости.

В определенные периоды жизни птицы (перед яйцекладкой и линькой) в костномозговой полости возникает сильно минерализованная медуллярная кость (*substantia spongiosa nova*) как дополнительно запасаемый источник кальция, расходуемого в процессе яйцекладки и образования пера. Медуллярная кость начинает нарастать в результате деятельности остеобластов эндоста. Она имеет вид густой сети беспорядочно расположенных трабекул, отрастающих в сторону костномозговой полости. Медуллярная кость может заполнить почти весь костномозговой канал. В период яйцекладки она разрушается остеокластами, расположенными в лакунах по поверхности трабекул. При недостатке кальция в рационе несушек и при стимуляции ранней яйцекладки резорбируется не только медуллярная кость, но и губчатое и компактное вещество кости, кость становится ломкой.

У самцов в течение жизни не происходит таких резких изменений в структуре кости.

СТВОЛОВОЙ СКЕЛЕТ

Стволовой скелет, в который входит скелет шейного, грудного, тазового и хвостового отделов, состоит из костных сегментов. Полный костный сегмент имеется только в грудном отделе и состоит из одного позвонка, пары ребер и участка грудины. В краниальном и каудальном направлениях происходит редукция костных сегментов. Полноразвитыми оказываются только позвонки, да и те во многих участках позвоночника срастаются.

СКЕЛЕТ ШЕЙНОГО ОТДЕЛА

В области шеи у птиц в отличие от млекопитающих число позвонков непостоянно. У кур, индеек и цесарок обычно 14, у уток — 14—15, у гусей — 17—18, у голубей — 12—13 несросшихся (свободных) позвонков. На шею приходится 50—52 % длины всего позвоночника. Удлинением подвижного шейного отдела позвоночника птиц достигается несколько целей: 1) имеется возможность различных манипуляций (при чистке перьев, добывании корма, защите); 2) движением головы и шеи можно перемещать центр тяжести (у кур до 2 см) по отношению к опоре тазовой конечности; 3) межпозвоночные диски и хрящ, покрывающий суставные поверхности многочисленных шейных сегментов, при резком толчке во время приземления играют роль буферов и предотвращают сотрясение мозга.

Шейный позвонок — *vertebra cervicalis*. За исключе-

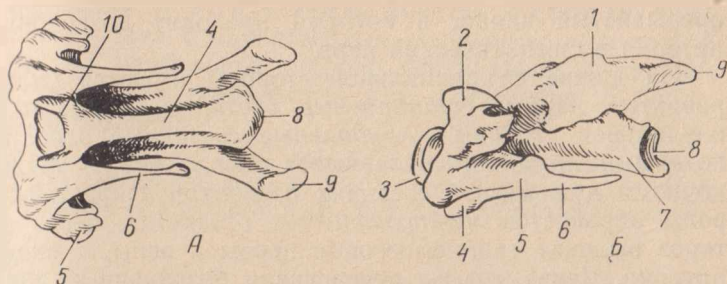


Рис. 7. Средний шейный позвонок курицы (А — сверху и Б — сбоку):

1 — остистый отросток; 2 — краниальные суставные отростки; 3 — головка позвоника; 4 — вентральный гребень; 5 — поперечный отросток; 6 — реберный отросток; 7 — тело позвонка; 8 — ямка позвонка; 9 — каудальные суставные отростки; 10 — гемальный отросток.

нием первых двух, устроен однотипно. Каждый шейный позвонок (рис. 7) имеет удлиненное тело цилиндрической формы, расположенное вдоль позвоночника. У первых и последних трех-четырёх шейных позвонков тело укорочено, что позволяет сильнее сгибать краниальный и каудальный отделы шеи. На теле с краниальной стороны имеется выпукло-вогнутая (седловидная) *головка*, с каудальной — соответствующая ей по форме (вогнуто-выпуклая) *ямка*.

Сложный рельеф головки и ямки обеспечивает не только сгибание и разгибание позвонков, но и отведение в стороны и даже ограниченные вращательные движения. С вентральной стороны тела имеется *вентральный гребень*. На средних шейных позвонках он раздваивается, преобразуясь в два *сосудистых (гемальных) отростка*. Сверху над телом имеется *дужка позвонка*, связанная с телом *корнями дужки*. Между телом и дужкой имеется *отверстие позвонка*. Диаметр его больше в начальных и конечных участках шеи. Все отверстия позвонков образуют в позвоночнике *позвоночный канал*.

Сверху на дужке имеется слабо развитый *остистый отросток*. На границе между телом и дужкой имеются *поперечные отростки*, направленные в боковые стороны. С ними рано срастаются рудименты ребер — *шилообразные реберные отростки*, направленные каудально. Между телом позвонка и поперечными отростками имеется парное *межпоперечное отверстие*. Все межпоперечные отверстия шейных позвонков образуют парный

прерывистый канал, в котором проходит позвоночная артерия и симпатический нерв.

На дужке с краниальной стороны имеются сильно развитые парные *краниальные суставные отростки*, с каудальной стороны — *каудальные суставные отростки*, которыми позвонки сочленяются между собой. Между корнями дужек двух соседних позвонков с каждой стороны образуется *межпозвоночное отверстие*, через которое выходят спинномозговые нервы и вены, а входят артерии. Через эти же отверстия в позвоночный канал открываются выросты воздухоносных мешков.

У гусиных и утиных реберные отростки спаяны с телом и дужкой позвонка костными пластинками, в результате этого канал, образуемый межпоперечными отверстиями позвонков, становится почти непрерывным.

Первый шейный позвонок — атлант — atlas (рис. 8) — самый маленький, имеет вид кольца, состоит только из двух *дуг*: *дорсальной* и *вентральной*, обрамляющих отверстие позвонка. На каудальной поверхности дорсальной дуги имеются *суставные площадки* для сочленения с краниальными суставными отростками осевого позвонка. Вентральная дуга имеет ровную нижнюю поверхность. На краниальной поверхнос-

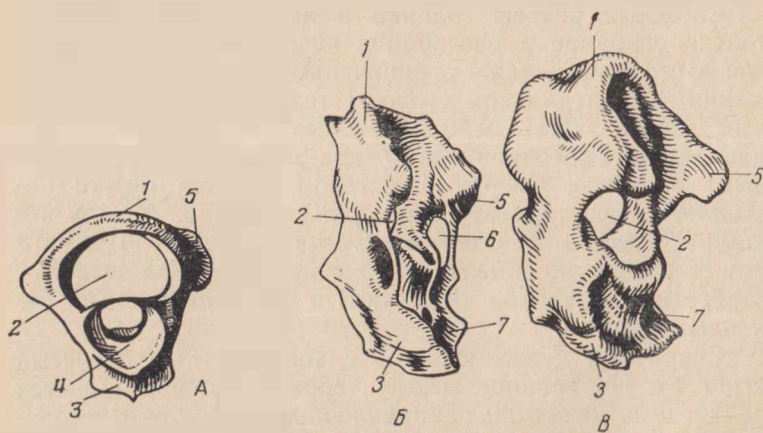


Рис. 8. Первый шейный позвонок (А — курицы, Б — гуся, В — утки).

1 — дорсальная дуга; 2 — отверстие позвонка; 3 — вентральная дуга; 4 — краниальная суставная ямка; 5 — каудальные суставные отростки; 6 — межпоперечное отверстие; 7 — каудальная суставная поверхность.

ти вентральной дуги атланта имеется суставная ямка для сочленения с единственным мышцелком затылочной кости. На каудальной стороне вентральной дуги имеется суставная поверхность для сочленения с зубом второго позвонка.

У индеек, гусей и уток нижняя поверхность вентральной дуги имеет вид широкого конуса. У гусей и уток, кроме того, на боковых сторонах вентральной дуги имеются межпоперечные отверстия.

Второй шейный позвонок — эпистрофей (осевой) — *axis* (рис. 9) — имеет тело, на котором вместо головки развит выступающий краниально зуб эпистрофея. Это рудиментированное и сросшееся с осью тело первого шейного позвонка. На каудальном конце тела — седловидная ямка, а с вентральной стороны — хорошо развитый вентральный гребень. На дужке оси имеется развитый остистый отросток — гребень оси, краниальные суставные отростки для сочленения с атлантом и каудальные суставные отростки для сочленения с третьим позвонком, позвоночные вырезки. У кур поперечнореберного отростка нет.

У индеек он имеет вид полукольца, у гусей и уток — широкой пластинки, опущенной вниз и сросшейся передним концом с вентральным гребнем. Между телом и поперечнореберным отростком есть межпоперечное отверстие, а у индеек — желоб.

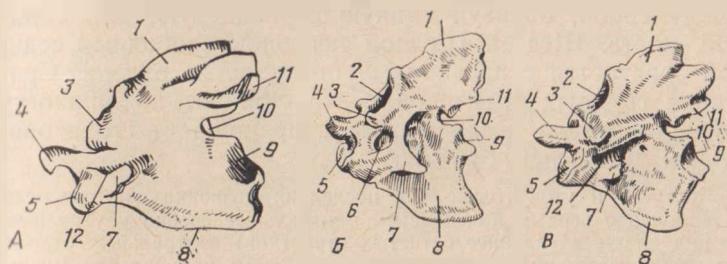


Рис. 9. Второй шейный позвонок (А — курицы, Б — гуся, В — индейки):

1 — гребень оси; 2 — отверстие позвонка; 3 — краниальные суставные отростки; 4 — зуб; 5 — краниальная суставная поверхность; 6 — межпоперечное отверстие; 7 — поперечнореберный отросток; 8 — вентральный гребень; 9 — ямка позвонка; 10 — каудальная позвоночная вырезка; 11 — каудальные суставные отростки; 12 — межпоперечный желоб.

СКЕЛЕТ ГРУДНОГО ОТДЕЛА

Скелет грудного отдела состоит из грудных позвонков, ребер и грудины, вместе образующих грудную клетку. У куриных грудная клетка короткая, но высокая и широкая. У гусиных — сжата в дорсовентральном направлении, но длинная и широкая. У куриных и голубя 7 грудных позвонков, у гуся и утки — 9. По длине грудной отдел составляет 20 % всего позвоночника.

Грудной позвонок — *vertebra thoracalis* (рис. 10) — имеет короткое тело с седловидной головкой и ямкой и вентральным гребнем на вентральной стороне, по бокам тела — *реберные ямки* для сочленения с головкой ребра. Дужка несет хорошо развитый *остистый отросток*, *краниальные* и *каудальные суставные отростки* и направленные назад длинные *поперечные отростки* с суставными поверхностями для сочленения с бугорком ребра. Поперечные отростки грудных позвонков птиц длиннее поперечнореберных отростков поясничных позвонков. *Краниальные* и *каудальные вырезки* двух соседних позвонков, расположенные у корней дужек, образуют овальное *межпозвоночное отверстие*, диаметр которого у последнего грудного сегмента в 2 раза больше, чем у первого. Последнее межпозвоночное отверстие делится костной перемычкой на дорсальное и вентральное.

У куриных и голубя 2—5-й позвонки срастаются между собой, образуя единую позвоночную, или спинную, кость. Шестой грудной позвонок свободный, седьмой срастается с позвонками поясничного отдела. Срастание грудных позвонков резко снижает подвижность грудного отдела позвоночника и превращает его в опору для летательных мышц.

У гусей и уток только три последних позвонка срослись между собой и с первым поясничным. Вентральные гребни у уток имеют вид длинных (длиннее остистых отростков) вентральных отростков. Межпозвоночные отверстия в каудальном направлении уменьшаются.

Ребра — *costae* (см. рис. 13). К каждому грудному позвонку присоединяется пара ребер. Куриные имеют 7 пар ребер, утки и гуси — 9—10 пар; 2—3 передних и одно последнее ребро у куриных и 1—2 передних и одно заднее у гусиных и утиных — *астерналиные* (неполные), остальные — *стерналиные* (полные). Полно-

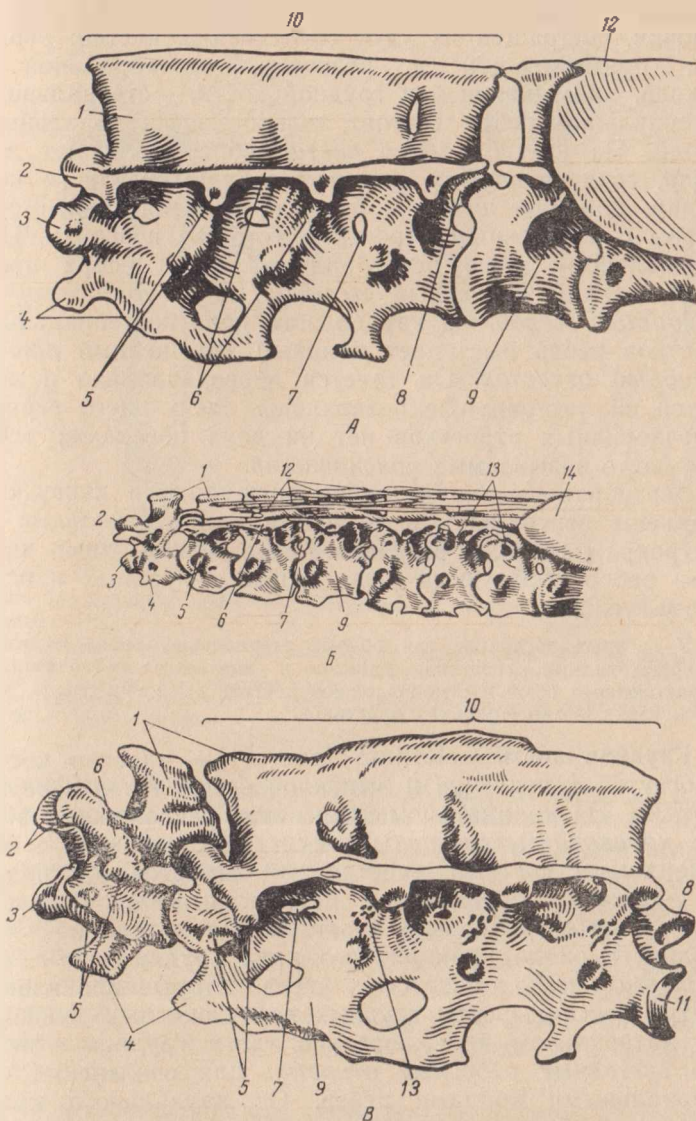


Рис. 10. Грудные позвонки (А — курицы, Б — гуся, В — пидейки):
 1 — остистый отросток; 2 — краниальные суставные отростки; 3 — головка по-
 лпозонка; 4 — вентральный гребень; 5 — реберные ямки; 6 — поперечные отрост-
 ки; 7 — межпозвоночное отверстие; 8 — каудальные суставные отростки; 9 —
 тело позвонка; 10 — позвоночная (спинная) кость; 11 — ямка позвонка; 12 —
 окостеневшие сухожилия дорсальных мышц позвоночного столба; 13 — пневма-
 тические отверстия; 14 — крыло подвздошной кости.

развитое стернальное ребро имеет вид плоской костной палочки, состоящей из двух сочлененных частей: верхней, примыкающей к позвонку, — вертебральной и нижней, примыкающей к грудной кости, — стернальной. Астернальные ребра состоят только из вертебральных частей. На *вертебральной части* ребра различают *головку*, сочленяющуюся суставом с телом грудного позвонка, длинную *шейку* и *бугорок*, сочленяющийся суставом с поперечным отростком того же позвонка. По краниальному краю вертебральной части ребра проходит мелкий *мышечный желобок*, по каудальному — *сосудистый желоб*. От каудального края вертебральных участков ребер выступает длинный уплощенный *крючковидный отросток*. Он тянется дорсокаудально и ложится на латеральную поверхность следующего ребра. Крючковидных отростков нет на двух последних ребрах, часто называемых *поясничными*.

Вертебральные части ребер расширяются книзу, направлены вентрально, в то время как *стернальные* — вентрокраниально, в результате чего между этими частями ребер образуются углы, тупые у куриных и острые у гусиных.

У гусиных последние три полных стернальных ребра не имеют крючковидных отростков, прилежат к синсакральным позвонкам и срастаются с ними и с подвздошной костью, имея вид очень тонких и узких, легко гнущихся пластинок.

Грудная кость — *sternum* (рис. 11) — плоская кость с вогнутой *дорсальной* и выпуклой *вентральной поверхностями*. На краниальном крае кости расположены парные *коракоидные суставные ямки* для сочленения с коракоидными костями, заостренный отросток в середине — *рукоятка грудины* — и парные длинные *боковые краниальные (реберные) отростки*. На дорсальной поверхности около краниального края грудины есть 2—3 *пневматических отверстия*, через которые проникают внутрь кости выросты грудных воздухоносных мешков. На латеральном крае передней трети грудины — мелкие *суставные реберные отростки* для сочленения со стернальными концами ребер. От каудального края грудины в боковые стороны (латеродорсально) отходят парные *боковые (грудные) отростки*. Они прилегают к наружным поверхностям стернальных частей последних ребер и около конца сильно расширяются. В каудальном направлении отходят *задние (брюшные)*

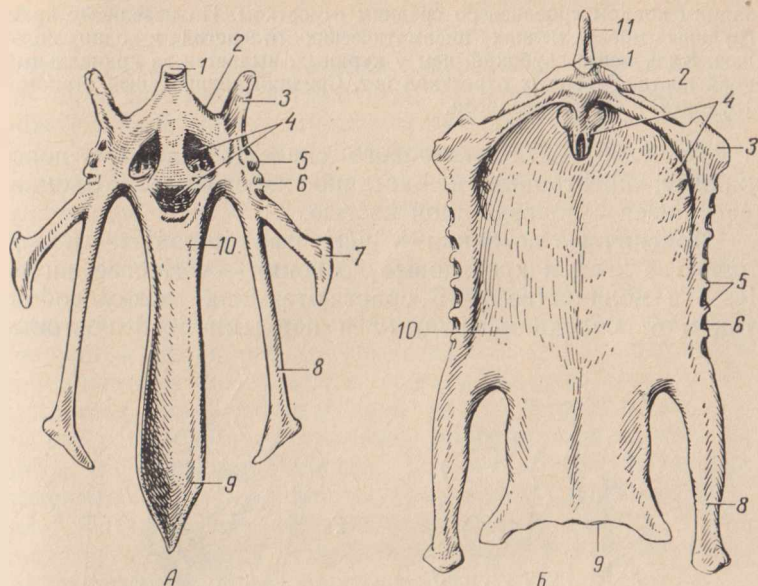


Рис. 11. Грудная кость (А — курицы, Б — гуся с дорсальной стороны):

1 — рукоятка грудины; 2 — коракоидные суставные ямки; 3 — боковой краниальный (реберный) отросток; 4 — пневматические отверстия; 5 — суставной реберный отросток; 6 — реберные ямки; 7 — боковой (грудной) отросток; 8 — задний (брюшной) отросток; 9 — тело грудины; 10 — средний каудальный отросток; 11 — киль грудины.

отростки в виде узких пластин. Между отростками и телом имеется глубокая *вырезка*. На вентральной стороне тела грудины у всех куриных расположен мощно развитый *киль*, или *гребень кости*, — *crista sterni* (*carina sterni*). Он, постепенно понижаясь, переходит и на средний каудальный отросток кости и к концу отростка исчезает. Нижняя линия киля у кур или ровная, или слегка изогнутая и при клеточном содержании слегка наклонена влево. К грудной кости прикрепляются самые мощные мышцы тела, обеспечивающие движение крыльев.

У индейки имеется одно пневматическое отверстие. У утки грудная кость широкая с телом четырехугольной формы. Боковые краниальные и каудальные отростки короткие, вырезка между средним и боковыми каудальными отростками неглубокая. Одно большое пневматическое отверстие. У гусей вместо вырезки часто образуется *грудинное окошко*, так как каудальные боковые отростки

задним концом срослись со средним отростком. По переднему краю грудины много мелких пневматических отверстий и одно большое. Киль менее глубокий, чем у куриных, выдается за краниальный край кости. Реберных отростков нет. Средний краниальный отросток (рукоятка) слегка раздвоен.

Тазовый отдел стволового скелета включает поясничные, крестцовые и частично хвостовые позвонки, сросшиеся с подвздошной костью.

Поясничные позвонки — *vertebrae lumbales* — в количестве 2—4 и крестцовые позвонки — *vertebrae sacrales* — в количестве 2—5 срастаются как между собой, так и с последним грудным и первыми 6—8 хвостовы-

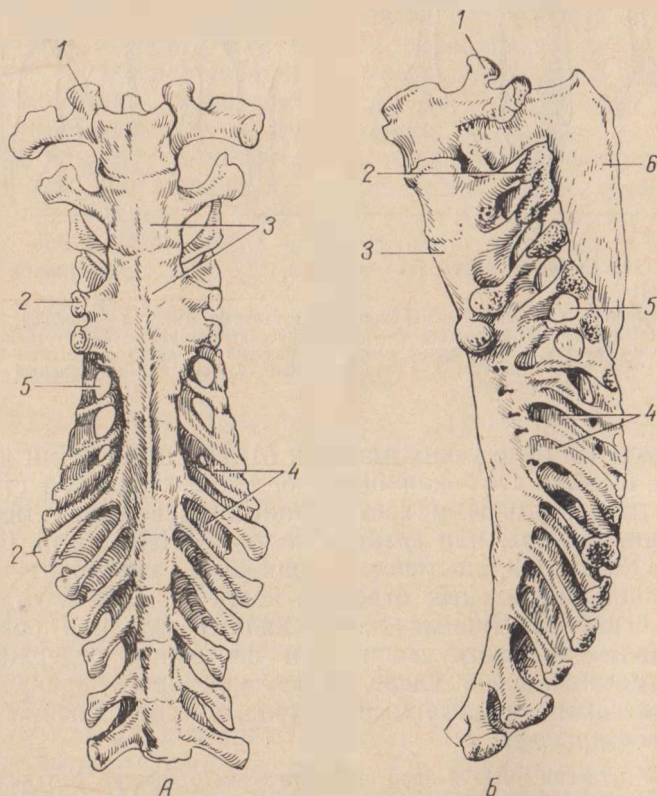


Рис. 12. Поясничнокрестцовый отдел позвоночника индейки.

(А — снизу, Б — сбоку);

1 — краниальный суставной отросток; 2 — поперечный отросток; 3 — тело; 4 — вентральный гребень; 5 — межпозвоночное отверстие; 6 — гребень (сросшиеся остистые отростки).

ми позвонками, образуя единую крестцовую, или **поясничнокрестцовую**, кость — *os synsacrum* (рис. 12). На ней различают *тело*, которое образовано 11—14-ю или 16—17-ю костными сегментами, так прочно сросшимися между собой, что границы между ними можно определить лишь по парным *поперечным отросткам* в поясничном отделе, непарным поперечным отросткам в крестцовом отделе и *межпозвоночными отверстиями*, открытым на вентральной стороне кости. Тело кости расширено в средней части и сужается спереди и сзади, сверху имеет вид ромба. Остистые отростки позвонков срослись в гребень поясничнокрестцовой кости, высокий спереди и сходящий на нет сзади. Латеральный край поясничнокрестцовой кости очень рано срастается с медиальным краем подвздошной кости. В результате образуется приспущенная крыша полости тела и мощная опора тазовым конечностям. С двух сторон к гребню поясничнокрестцовой кости прирастают дорсомедиальные концы обеих подвздошных костей. Между этими частями образуется *поясничноподвздошное пространство*, широко открытое спереди и сзади.

Поясничнокрестцовая кость у индеек сверху имеет вид широкого и относительно короткого, у уток — широкого и длинного прямоугольника. Гребень понижается в каудальном направлении, но не исчезает. У гусей кость сверху клинообразная, гребень в каудальном направлении понижается, а на уровне суставной впадины вновь повышается. Поясничноподвздошное пространство имеет широкий вход и щелевидный, часто зарастающий выход.

СКЕЛЕТ ХВОСТОВОГО ОТДЕЛА

Костная основа хвостового отдела образована пятью средними свободными **хвостовыми позвонками** — *vertebrae caudales* — и **пигостилем** — *pygostil* (рис. 13). Передние хвостовые позвонки вошли в состав поясничнокрестцовой кости. Хвостовые позвонки короткие с наклоненными вперед остистыми и направленными назад развитыми поперечными отростками. *Пигостиль* имеет вид узкой лемехообразной косточки, изогнутой дорсально. Образован он 4—6 сросшимися задними хвостовыми позвонками. Развита тем лучше, чем более развиты рулевые перья.

У гусей и уток свободными бывают 6—7 хвостовых позвонков с вогнутыми телами, на которых имеются рудименты гемальных дуг;

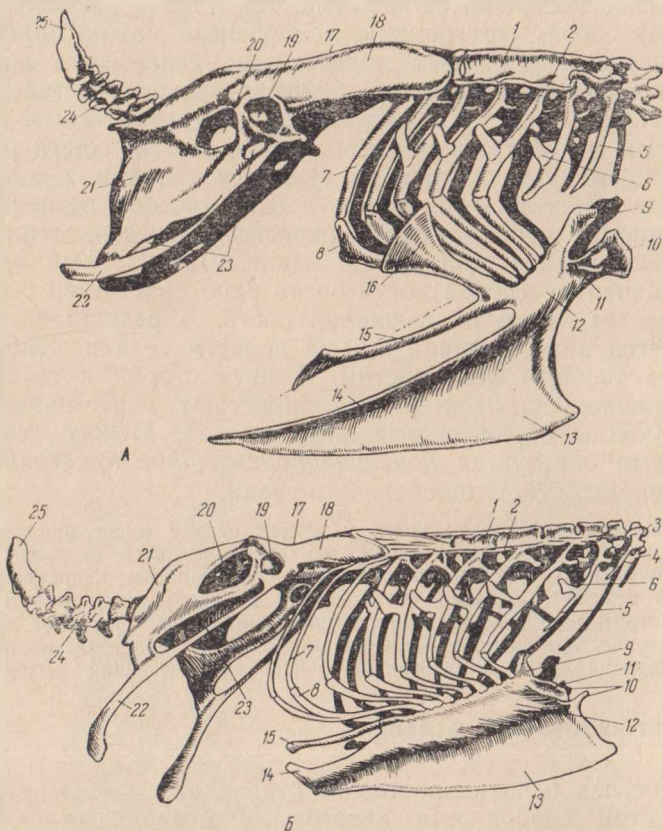


Рис. 13. Грудобрюшной отдел скелета (А — курицы, Б — утки):

1 — остистые отростки грудных позвонков; 2 — поперечные отростки грудных позвонков; 3 — краниальный суставной отросток позвонка; 4 — вентральный гребень позвонка; 5 — астернальное ребро; 6 — крючковидный отросток ребра; 7 — вертебральная часть ребра; 8 — стернальная часть ребра; 9 — краниальные боковые (реберные) отростки грудины; 10 — краниальный отросток (рукоятка грудины); 11 — суставная ямка; 12 — тело грудины; 13 — киль грудины; 14 — каудальный средний отросток грудины; 15 — задний брюшной отросток грудины; 16 — боковой отросток грудины; 17 — подвздошная кость; 18 — ягодичная ямка подвздошной кости; 19 — суставная впадина; 20 — седалищное отверстие; 21 — седалищная кость; 22 — лонная кость; 23 — запертое отверстие; 24 — хвостовые позвонки; 25 — пигостиль.

остистые отростки низкие. Верхушка лигостилия у индеек оттянута вверх и назад, у уток выпуклая, направлена вверх. У гусей лигостиль почти не сужается у верхушки.

СОЕДИНЕНИЕ КОСТЕЙ СТЕЛОВОЙ ЧАСТИ ТЕЛА

Кости стеловой части тела соединяются как подвижно, так и неподвижно. На краниальном конце позвоночника имеется три сустава: затылочнo-атлантный, атланто-осевой и затылочнo-осевой.

Затылочнoатлантный сустав образован одиночным округлым суставным мышцелком затылочной кости и округлой суставной ямкой краниального края вентральной дуги атланта. Связочный аппарат его состоит из суставной капсулы и тугой связки, протянувшейся между дорсальной дугой атланта и верхним краем большого затылочного отверстия. Это простой многоосный сустав, так как между трущимися поверхностями округлой формы нет прокладок.

Атлантоосевой сустав образован суставными поверхностями на нижней дуге атланта и краниальным концом второго шейного позвонка. В этом суставе зубовидный отросток осевого позвонка скользит по верхней поверхности вентральной дуги атланта, а задний край вентральной дуги атланта сочленяется с краниальной суставной поверхностью осевого позвонка. Это простой одноосный сустав, в котором возможно вращение в сегментальной плоскости. Сустав имеет капсулу и связки, в том числе *внутреннюю зубовидную связку* между зубовидным отростком и затылочным мышцелком, которая идет от верхней поверхности зубовидного отростка на нижний свод большого затылочного отверстия.

Затылочнoосевой сустав образован гребнем осевого позвонка и вершиной суставного мышцелка затылочной кости. Между составляющими его частями расположен хрящевой диск. Это сложный одноосный сустав. В нем возможно вращение в сегментальной плоскости. Сустав имеет капсулу и связки.

Свободные позвонки позвоночника связаны между собой в нескольких местах. Тела позвонков соединяются в области головки и ямки *синхрондрозом* с помощью хрящевых дисков, состоящих из *фиброзного кольца* (образованного волокнистым хрящом) и *пульпозного ядра* — остатка хорды. Краниальные и каудальные суставные отростки двух соседних позвонков сое-

динены в парные суставы, имеющие капсулу. Суставы эти простые, одноосные. Несмотря на это, между позвонками возможны небольшие сгибательные, разгибательные движения, отведение и вращение в каждом суставе благодаря выпукло-вогнутой форме головки и ямки.

В области шеи, кроме того, позвонки связаны короткими и длинными связками. К коротким связкам относятся *межостистые* и *междугловые связки*, расположенные между остистыми отростками и дужками двух соседних позвонков. Из **длинных связок** в области шеи у кур имеется *выйная связка*, протянувшаяся от 2-го до 14-го шейного позвонка. В нее вплетаются сухожильные тяжи, идущие от остистых отростков каждого позвонка, кроме 7-го и 8-го. В начальной части выйной связки сухожильные волокна направлены каудально, а в конечной части — крациально. У гусиных выйная связка не выражена.

Продольная дорсальная связка позвоночника птиц прерывистая. Переходит с одного позвонка на другой, связывая с ними межпозвоночные диски, с которыми и срастается.

Большая часть грудных, все поясничные и крестцовые и часть хвостовых позвонков срослись. В этих участках позвоночник является надежной опорой грудным (летательным) мышцам, тазовым конечностям и рулевым перьям.

Соединение частей грудной клетки. Позвонки соединены с вертебральными частями ребер двумя суставами (см. рис. 10): сустав головки образован головкой ребра и телом позвонка, сустав бугорка — бугорком ребра и поперечным отростком позвонка. Оба сустава простые, одноосные. У гусиных три последних ребра срастаются с позвонками и с подвздошной костью. Крючковидные отростки привязаны к соответствующим ребрам треугольной связкой (рис. 14). Вертебральные и стернальные части ребер соединены между собой реберной связкой. Стернальные части ребер соединены с суставными реберными отростками грудины истинными простыми одноосными суставами. Капсула такого сустава имеет сильно выраженный фиброзный слой.

Вырезки между отростками грудной кости и грудное окошко у гусиных закрыты тонкими фиброзными (соединительнотканными) мембранами.

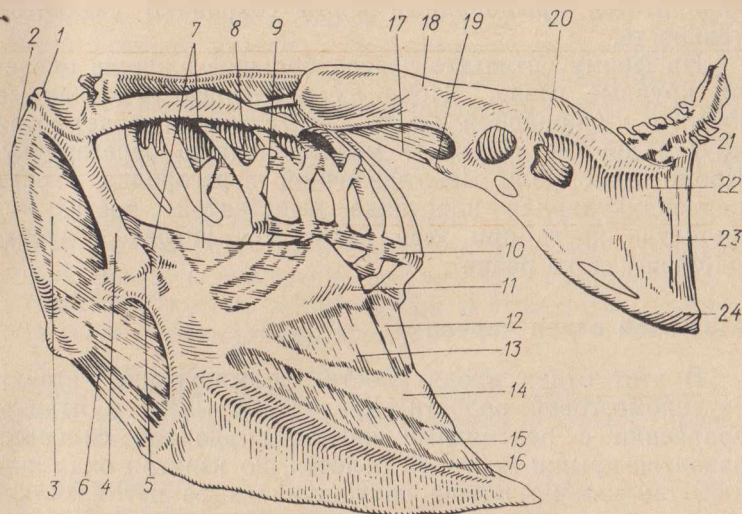


Рис. 14. Соединение костей грудобрюшного отдела:

1 — ключичнокораконидный сустав; 2 — ключица; 3 — ключичнокораконидная мембрана; 4 — кораконидная кость; 5 — грудиннокораконидный сустав; 6 — ключичногрудинная мембрана; 7 — грудиннокораконидная мембрана; 8 — треугольная связка; 9 — реберная связка; 10 — межреберная связка; 11 — боковой (грудной) отросток грудины; 12 — грудинореберная мембрана; 13 — грудинная латеральная мембрана; 14 — боковой каудальный (брюшной) отросток грудины; 15 — грудинная медиальная мембрана; 16 — средний каудальный отросток грудины; 17 — подвздошнобедренная связка; 18 — подвздошная кость; 19 — лонный гребень; 20 — подвздошноседалищная мембрана; 21 — хвостовые позвонки; 22 — седалищная кость; 23 — каудальная тазовая мембрана; 24 — лонная кость.

СКЕЛЕТ ГОЛОВЫ — ЧЕРЕП

Способность к полету и большая подвижность головы на длинной шее должны сопровождаться ее легкостью. Облегчение черепа достигается пневматизацией костей головы и редукцией зубов. Синусы в костях птиц содержат перепончатые мешки и размещены не так, как в костях млекопитающих. Самый большой синус — подглазничный. Он располагается впереди и ниже глаза и распространяется вокруг глазной орбиты. Прочность костей при этом сохраняется за счет большой минерализации компакты, пористости губчатого вещества и раннего сращения. Швы между костями черепа можно видеть в конце плодного периода и в первые дни после вылупления. Только скуловые, слезные,

квадратные, крыловидные кости сохраняют самостоятельность.

На форму птичьего черепа большое влияние оказали крупные глаза. Под их давлением глазничные крылья клиновидной кости сдвигаются и срастаются друг с другом в тонкую межглазничную перегородку. Кроме того, роль межглазничной перегородки играет перпендикулярная пластинка решетчатой кости. Решетчатая кость при этом сдвигается вперед и вверх, лабиринт ее не развит.

Мозговой отдел черепа

В этот отдел входят кости, формирующие стенки черепномозговой полости. Увеличение мозга у птиц в сравнении с рептилиями явилось причиной сильного развития крыши мозговой полости, но изнутри она гладкая, так как на плаще полушарий мозга нет извилин. В отличие от млекопитающих черепномозговая полость не заходит орально дальше глазниц. В черепной полости птиц различают две ямки: впереди и выше находится ямка большого мозга, а сзади и ниже — ямка мозжечка. Обонятельная ямка отсутствует. В состав мозгового отдела черепа входят непарные затылочная, клиновидная, решетчатая и парные теменные, лобные, височные кости.

Затылочная кость — *os occipitale* (рис. 15) — образует заднюю стенку черепномозговой полости. Срастается снизу с клиновидной костью, по сторонам — с чешуей височных костей, сверху — с теменными костями. Состоит из четырех частей, располагающихся вокруг большого затылочного отверстия с дорсальной, вентральной и двух боковых сторон. С вентральной стороны отверстия расположено тело затылочной кости с единственным *суставным мышцелком* в виде бугорка, разделенного *желобом*. Расположен суставной мышцелок около края большого затылочного отверстия. Под ним находится *подмышцелковая ямка*. На боковых частях, расположенных справа и слева от большого затылочного отверстия, имеется несколько отверстий для сосудов и нервов. Ниже затылочного отверстия — два небольших *отверстия подъязычного нерва* для прохождения двенадцатой пары черепномозговых нервов, латеральнее его — *отверстие блуждающего нерва* — для

девятой и десятой пары черепномозговых нервов, еще паружнее — *большое сонное отверстие* (иногда парное), через которое входит в черепную полость сонная артерия. Латерально на боковых частях расположен маленький *яремный отросток*, образующий заднюю стенку барабанной полости. Между яремным отростком и боковой частью есть отверстие, ведущее в слуховой проход.

Чешуя затылочной кости (рис. 15, 1) лежит выше большого затылочного отверстия и частично закрывает собой полость внутреннего уха. На границе между затылочной костью и височными и теменными костями расположен *затылочный гребень*.

У молодых уток и гусей между чешуей затылочной кости и теменными костями имеется два удлинено-овальных отверстия — *фонтанеллы*, прикрытых соединительнотканной перепонкой. Яремный отросток хорошо выражен.

Клиновидная кость — *os sphenoidale* (рис. 16 и 17) — состоит из тела, сросшегося из двух частей, сильно расширенного в задней части и суженного в передней. Образует дно черепномозговой полости. На латеральных сторонах расширенной части тела имеются выступы, срастающиеся с яремными отростками. От узкой части

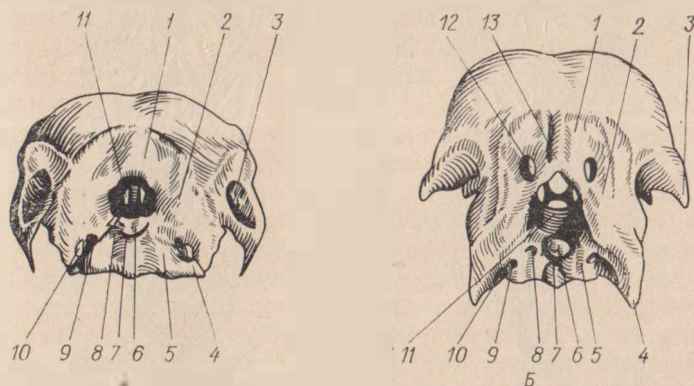


Рис. 15. Затылочная область черепа (А — индейки, Б — гуся):

1 — чешуя затылочной кости; 2 — боковая часть затылочной кости; 3 — задний глазничный отросток; 4 — яремный отросток; 5 — тело затылочной кости; 6 — суставной мыщелок; 7 — подмышцелковая ямка; 8 — отверстие подъязычного нерва; 9 — отверстие блуждающего нерва; 10 — сонное отверстие; 11 — большое затылочное отверстие; 12 — фонтанелла; 13 — дорсальный гребень.

тела дорсолатерально отходят парные височные крылья. Они входят в состав задней стенки глазницы, передней стенки слухового прохода и вместе с чешуей височной кости формируют задний глазничный отросток. На височных крыльях расположены отверстия для тройничного нерва. Впереди височных крыльев на теле есть две суставные поверхности для сочленения с крыловидными костями. Впереди и выше суставных поверхностей находятся сросшиеся в одну узкую пластинку глазничные крылья, входящие в состав межглазничной перегородки. Между височными и глазничными крыльями имеется большое непарное зрительное отверстие. В месте перехода расширенной части тела в узкую расположен сосцевидный отросток, по бокам которого видны отверстия слуховой трубы. Отсюда слуховая труба

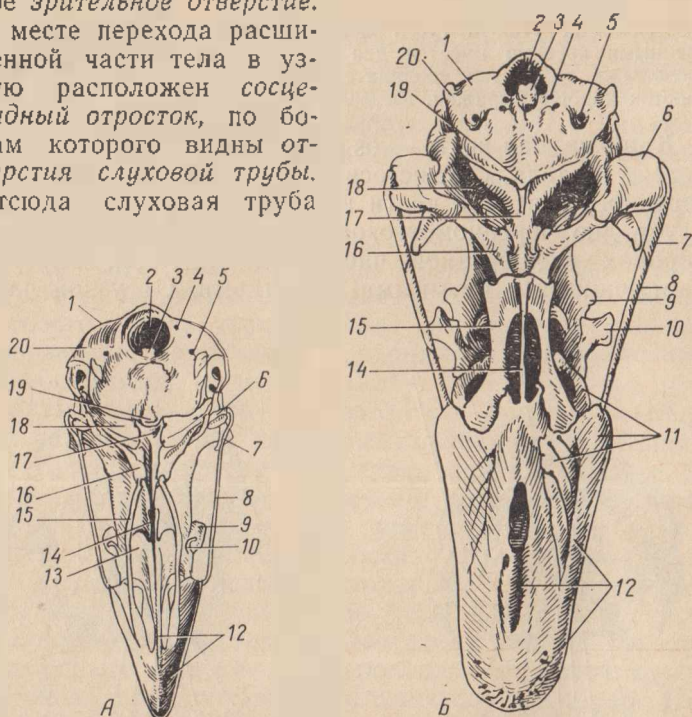


Рис. 16. Череп с базальной поверхностью (А — курицы, Б — гуся):

1 — тело затылочной кости; 2 — большое затылочное отверстие; 3 — затылочный мыщелок; 4 — сонное отверстие; 5 — яремное отверстие; 6 — квадратная кость; 7 — квадратноскуловая кость; 8 — скуловая кость; 9 — слезная кость; 10 — передний глазничный отросток слезной кости; 11 — верхнечелюстная кость; 12 — межчелюстная кость; 13 — носовая кость; 14 — сошник; 15 — небная кость; 16 — крыловидная кость; 17 — тело клиновидной кости; 18 — височные крылья клиновидной кости; 19 — сосцевидный отросток клиновидной кости; 20 — яремный отросток затылочной кости.

направляется к отверстию в крыше глотки, а оттуда — круто вверх и вбок до барабанной полости своей стороны. На границе между затылочной и клиновидной костями находятся шероховатые *мышечные отростки*.

Решетчатая кость — *os ethmoidale* (см. рис. 17) — располагается впереди глазницы и состоит из двух пластинок: перпендикулярной и продырявленной. *Продырявленная пластинка* образует переднюю стенку глазницы. В ней имеется два крупных отверстия, или желоба, для прохождения обонятельного нерва. *Перпендикулярная пластинка* отходит от середины продырявленной и образует часть межглазничной перегородки, неокостеневшей у молодых птиц. При окостенении в перегородке часто остается большое отверстие, прикрытое соединительной тканью. Орально перпендикулярная пластинка переходит в *хрящевую носовую перегородку*.

У гусиных в верхнем участке продырявленной пластинки имеется парная ямка для железы. У уток ямки железы имеют вид пазух.

Височная кость — *os temporale* (см. рис. 17) — состоит из чешуи и каменистой кости. *Чешуя* входит в состав боковой стенки черепной полости. Спереди она срастается с височными крыльями клиновидной кости, сзади — с затылочной костью, сверху — с теменной костью. От переднего края чешуи отходит *глазничный отросток*, а сзади него — *скуловой отросток*, которые срастаются концами, образуя *задний глазничный отросток*. От нижнего края чешуи отходит невысокий *слуховой отросток*, к которому прирастает низкая *хрящевая слуховая раковина*. Между этими отростками видна большая и довольно плоская *височная ямка*. Между скуловым и слуховым отростками находится глубокая *суставная ямка* для сочленения с квадратной костью. Ниже наружного слухового отростка виден *наружный слуховой проход*, который отделен от среднего уха барабанной перепонкой. В образовании полости среднего уха, или барабанной полости, у птиц участвует несколько костей: каменистая, чешуя височной, височные крылья клиновидной и яремный отросток затылочной. В среднем ухе имеется только одна косточка — *столбик*.

Каменистая кость вдается в черепную коробку. В ней находится внутреннее ухо — орган слуха и рав-

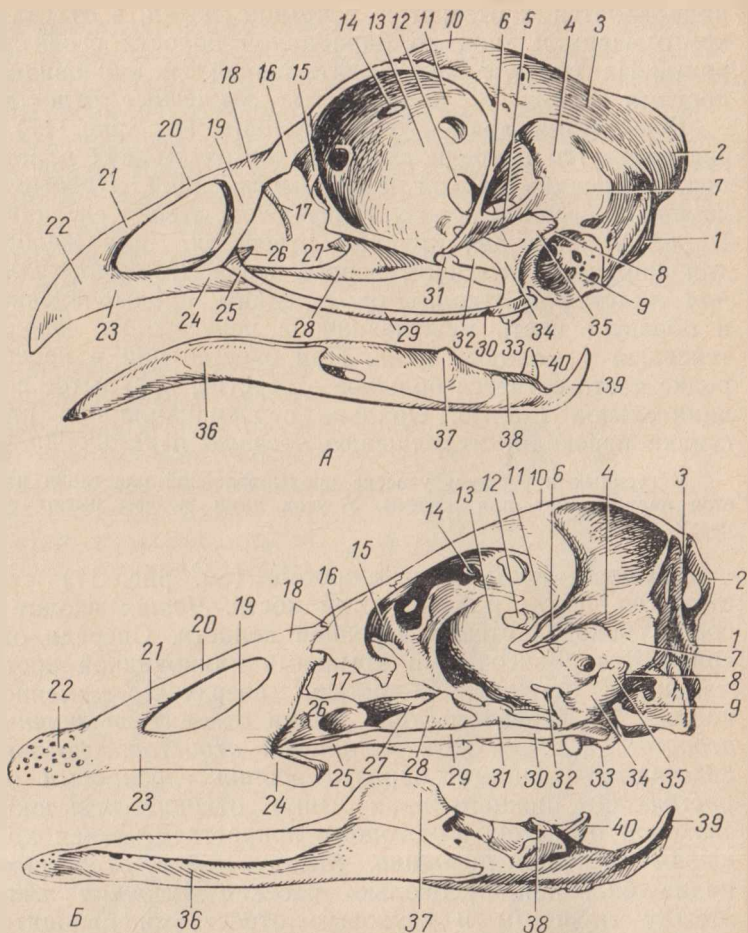


Рис. 17. Череп (А — курицы, Б — гуся с латеральной стороны):

1 — боковая часть затылочной кости; 2 — чешуя затылочной кости; 3 — теменная кость; 4 — чешуя височной кости; 5 — скуловой отросток височной кости; 6 — задний глазничный отросток клиновидной и височной костей; 7 — височная ямка; 8 — слуховой отросток височной кости; 9 — наружный слуховой проход; 10 — лобная кость; 11 — орбитальная часть лобной кости; 12 — отверстие зрительного нерва; 13 — межглазничная перегородка; 14 — отверстие глазодвигательного нерва; 15 — решетчатая кость; 16 — слезная кость; 17 — передний глазничный отросток слезной кости; 18 — носовая кость; 19 — верхнечелюстной отросток носовой кости; 20 — межчелюстной отросток носовой кости; 21 — лобный отросток межчелюстной кости; 22 — тело межчелюстной кости; 23 — челюстной отросток межчелюстной кости; 24 — верхнечелюстная кость; 25 — скуловой отросток верхнечелюстной кости; 26 — носовой отросток верхнечелюстной кости; 27 — сошник; 28 — небная кость; 29 — скуловая кость; 30 — квадратно-скуловая кость; 31 — крыловидная кость; 32 — глазничный отросток квадратной кости; 33 — суставной отросток квадратной кости; 34 — тело квадратной кости; 35 — слуховой отросток квадратной кости; 36 — зубная кость нижней челюсти; 37 — венечный отросток нижнечелюстной кости; 38 — суставная поверхность нижнечелюстной кости; 39 — задний челюстной отросток нижней челюсти; 40 — внутренний челюстной отросток нижней челюсти.

новесия. На переднем конце каменистой кости есть отверстие для выхода из черепномозговой полости ветвей тройничного нерва.

У гуся задний глазничный отросток большой и длинный, скулового отростка нет. У утки задний глазничный отросток приближается к переднему глазничному отростку слезной кости, почти замыкая орбиту; скулового отростка нет.

Теменная кость — *os parietale* (см. рис. 17) — парная прямоугольная пластинка, входящая в состав крыши черепномозговой полости. Срастаются между собой по средней линии, а также спереди — с лобными костями, с боков — с чешуей височной кости, сзади — с чешуей затылочной кости.

Лобная кость — *os frontale* (см. рис. 17) — парная, образует большую часть крыши черепномозговой полости и крышу глазницы. Спереди срастается с носовыми костями либо с помощью соединительной ткани, либо с помощью очень тонкой костной пластинки, а также с решетчатой костью и носовым отростком резцовой кости, сзади — с теменной костью, сбоку — с чешуей височной кости. По внутренней поверхности лобной кости проходит *желоб обонятельного нерва*.

У цесарки от верхней поверхности носовой кости поднимается конусовидный, уплощенный с боков выступ — *«шлем»*, который постепенно поднимается от корня клюва, а потом резко снижается на крышу мозговой полости. Шлем образован грубоволокнистой костной тканью.

Лицевой отдел черепа

Лицевой отдел черепа по объему меньше мозгового, но устроен сложнее. Он образует стенки носовой и ротовой полостей. В состав лицевого отдела входят парные резцовые (межчелюстные), верхнечелюстные, носовые, слезные, нёбные, скуловые, крыловидные, квадратные, нижнечелюстные кости, непарные — сошник, подъязычная кость.

Нижняя челюсть присоединяется к мозговому отделу через квадратную кость. Последняя подвижно сочленена не только с нижнечелюстной, но и с височной костью.

Верхняя челюсть при соединении с лобными и носовыми костями сохраняет подвижность, благодаря чему у птиц сохраняется не верхняя, а нижняя скуловая

дуга, подвижно соединенная своим задним концом с квадратной костью. Нёбные и крыловидные кости подвижно соединены с клиновидной костью.

Межчелюстная (резцовая) кость — *os intermaxillare* (см. рис. 16 и 17) — срастается еще до вылупления птенца в единую, крупную кость — основную кость надклювья. Она состоит из тела, которое определяет форму клюва, и трех пар аборально направленных отростков. Самые верхние *лобные отростки* образуют крышу носовой полости и достигают лобных костей, с которыми сочленяются своими тонкими пружинящими костными пластинками. Нижние *нёбные отростки* образуют переднюю часть твердого нёба и срастаются с нёбными костями. Боковые *челюстные отростки* образуют боковые части надклювья и срастаются с верхнечелюстной костью. Лобный и челюстной отростки образуют передне-верхнюю границу ноздри.

У гусей лобные отростки соединяются с лобными костями с помощью сустава.

Верхнечелюстная кость — *os maxillare* (см. рис. 16 и 17) — небольшая пластинчатая, без зубных альвеол, треугольной формы. Входит в состав боковой стенки носовой полости и задней границы ноздрей. Орально срастается с челюстным отростком резцовой кости, аборально — со скуловой, дорсально — с носовой костью. Имеет небольшие *нёбные отростки*, не срастающиеся друг с другом, в результате чего в средней части твердого нёба образуется щель. Со скуловой костью сочленяется с помощью скулового отростка. У гусиных нёбные отростки верхнечелюстных костей срастаются друг с другом по средней сагиттальной линии и щели в твердом нёбе нет.

Носовая кость — *os nasale* (см. рис. 17) — пластинчатая, входит в состав крыши носовой полости. Лежит латерально от лобного отростка резцовой кости, с которым срастается. Имеет *челюстной отросток*, достигающий верхнечелюстной кости. Образует задневерхнюю границу ноздри. К лобной и слезной костям присоединяется в виде тонкой пружинистой костной пластинки.

У гусиных носовая кость с лобной и слезной костями соединена суставом.

Парные резцовые, верхнечелюстные и носовые кости образуют костный остов верхнего клюва — *над-*

клювье, которое подвижно сочленено с мозговым отделом черепа. Эти же кости образуют крышу и боковые стенки, а отчасти и дно носовой полости.

Слезная кость — *os lacrimale* (см. рис. 17) — образует передний край глазной орбиты, соединена швом с лобной и носовой костями. Вниз от нее отходит *передний глазничный отросток* в виде запятой.

У гусей и уток срастается с лобной костью, а с носовой образует сустав; передний глазничный отросток широкий и длинный, особенно у уток, у которых он образует нижнюю границу орбиты.

Орбита у птиц незамкнутая. Кроме слезной кости, ее образуют височная (задний глазничный отросток чешуи височной кости) и лобная кости.

Нёбная кость — *os palatinum* (см. рис. 16 и 17) — пластинчатая, имеет вид крючка с длинной рукояткой. Расположена между нёбными отростками резцовой кости и крыловидной костью, с последней образует сустав. Входит в состав дна носовой полости и отграничивает с боков хоаны — выход из носовой полости. У гусиных рукоятка нёбной кости перекручена по оси и раздвоена.

Сошник — *vomere* (см. рис. 16 и 17) — имеет вид костной палочки, прикрепленной задним концом к клиновидной кости. Лежит между нёбными костями. У гусей достигает нёбных отростков верхнечелюстной кости, у куриных — резцовой кости. Делит выход из носовой полости на две хоаны, не полностью отделенные друг от друга у куриных. Сошник дорсально соединен с носовой перегородкой, соединительнотканной в аборальной своей части и хрящевой или костной — в оральной. У гусиных передняя часть носовой полости остается неразделенной. В каждой половине носовой полости имеется по три *костных носовых раковины*.

Крыловидная кость — *pterygoideum* (см. рис. 16 и 17) — имеет вид изогнутой и перекрученной вдоль оси пластинки. Орально образует суставы с нёбной и клиновидной костями, аборально — с квадратной костью и имеет на дорсальном крае *мышечный отросток*.

У гусиных кость более мощная и с большим отростком.

Скуловая кость — *os zygomaticum* (см. рис. 16 и 17) — рано срастается аборально с квадратноскуловой костью и орально со скуловым отростком верхне-

челюстной кости, образуя *скуловую дугу*. Имеет вид толкой палочки, сочленяющейся суставом с квадратной костью.

Квадратная кость — *os quadratum* (см. рис. 16 и 17) — неправильной четырехугольной формы, имеет три *суставных отростка* с четырьмя *суставными поверхностями* и один *мышечный отросток*. Задний верхний отросток образует сустав с височной костью, нижние отростки сочленяются суставами с крыловидной костью (с медиальной стороны), со скуловой костью (с латеральной стороны) и с нижней челюстью. Передний верхний отросток — мышечный. Верхние отростки у куриных длинные, а тело узкое, в результате кость приобретает форму вилки.

У гусиных дорсальные отростки короткие, а тело широкое, что и придает кости форму квадрата. Филогенетически эта кость гомологична наковальне — одной из слуховых косточек млекопитающих.

Нижнечелюстная кость — *os mandibulare* (см. рис. 17) — образовалась в результате слияния пяти костей. Наиболее развитая из них — зубная. Она имеет вид длинной пластинки и орально срослась с одноименной костью другой стороны в виде буквы «у», образовав передний (оральный) конец, или *тело*, нижней челюсти, который служит основанием *подклювья*. Вершина подклювья конусовидная и наклонена вниз, верхняя сторона желобообразная. Тело переходит в *ветви*, которые заметно расходятся и прогибаются вверх. Задняя часть ветви нижнечелюстной кости имеет *блоковидную суставную поверхность* для сочленения с квадратной костью. В суставной области нижнечелюстная кость сплющена сверху вниз и несет на себе ряд отростков. Впереди сустава на дорсолатеральном крае имеется *венечный отросток* (у гусиных — гребень), позади сустава — длинный *внутренний челюстной отросток*, направленный медиально, и *задний челюстной отросток*, направленный каудолатерально, для прикрепления мышц, поднимающих и опускающих нижнюю челюсть. У гусиных между челюстными отростками есть полость. Особенности сочленения ее с квадратной костью при раскрывании клюва приводят не только к опусканию подклювья, но и к подниманию надклювья. У гусиных вершина надклювья широкая, уплощенная, ветви расходятся слабее и лежат почти горизонтально.

Подъязычная кость — *os hyoideum* (рис. 18) — лежит на дне ротовой полости и состоит из тела и двух ветвей. На теле различают переднюю, среднюю и заднюю части. Передняя часть тела известна под названием *язычная кость*. Она соединена со средней частью суставом, образует основу языка, орально переходит в хрящ, а аборально имеет два небольших шиповидных *рога*. Задняя часть также соединена суставом со средней частью, короткая, но имеет продолжение в виде *хрящевого киля*, который доходит до вентральной поверхности трахен. От средней, наиболее широкой части тела отходят *ветви*, соединенные с ней суставом. Каждая из ветвей состоит из двух частей, соединенных между собой суставами. Ветви очень длинные, дугообразно изогнутые вокруг боковой поверхности черепа так, что вершины ветвей оказываются обращенными вперед и вверх. С нижнечелюстной, скуловой и крыло-видной костями черепа подъязычная кость соединена с помощью мышц.

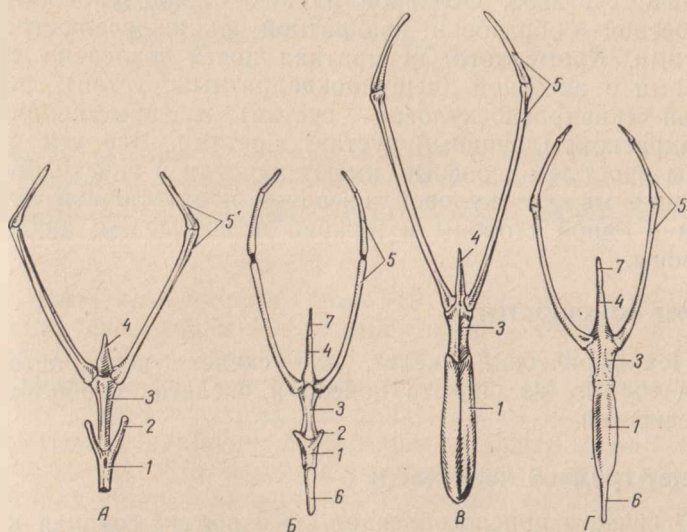


Рис. 18. Подъязычная кость (А — курицы, Б — индейки, В — гуся, Г — утки):

1 — передняя часть тела (язычная кость); 2 — рога; 3 — средняя часть тела; 4 — задняя часть тела; 5 — ветви; 6 — оральный хрящ; 7 — хрящевой киль.

У гусей передняя часть подъязычной кости длинная, плоская, не имеет рогов; средняя часть срастается с задней частью.

СОЕДИНЕНИЕ КОСТЕЙ ЧЕРЕПА

Большинство костей черепа птиц срастается очень рано и прочно так, что не видно швов, особенно в мозговом отделе. В лицевом отделе часть костей снаяна очень прочно, например кости надклювья и подклювья. Но такие кости, как нёбная и крыловидная, связаны подвижно, чего нет у млекопитающих. Крыловидная образует одноосные суставы с клиновидной и нёбной костями; нёбная — с межчелюстной. Кроме того, квадратная кость, входящая в челюстной сустав, позволяет сложные движения костей лицевого отдела черепа относительно друг друга и образует хороший хватательный механизм птичьего клюва (см. раздел «Мускулатура птиц»).

Челюстной сустав головы объединяет в себе несколько суставов. Основной из них — квадратнижнечелюстной — образован квадратной и нижнечелюстной костями. Кроме того, квадратная кость сочленена суставами с височной (чешуйноквадратный сустав), скуловой (квадратноскуловой сустав) и крыловидной (квадратнокрыловидный сустав) костями. Все эти суставы простые одноосные, имеют капсулу и связки, проходящие между скуловой, височной и затылочной костями с одной стороны и нижней челюстью — с другой стороны.

СКЕЛЕТ КОНЕЧНОСТЕЙ

Периферический скелет, или скелет конечностей, птиц состоит из скелета поясов и скелета свободных конечностей.

Скелет грудной конечности

В связи с приспособленностью к полету грудная конечность преобразовалась в крыло, тем не менее скелет ее состоит из плечевого пояса и свободной конечности.

Скелет плечевого пояса птиц, как и рептилий, состоит из трех костей: лопатки, ключицы и коракоидной кости.

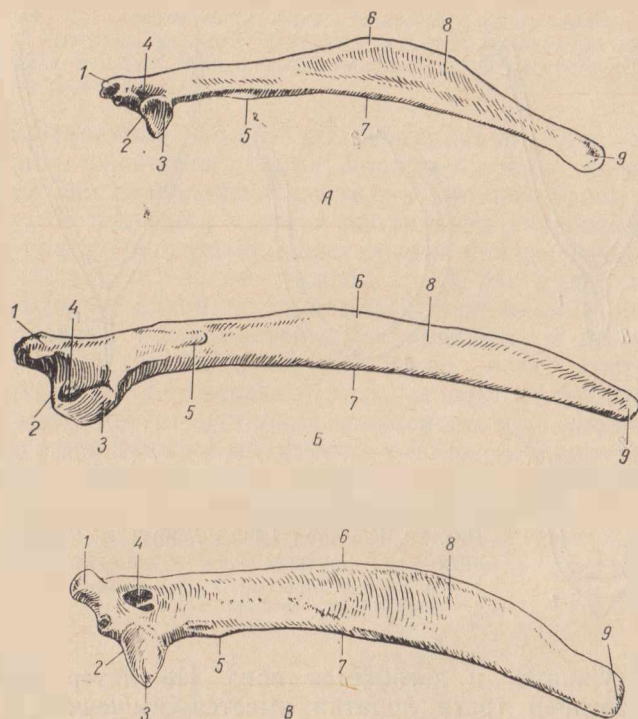


Рис. 19. Лопатка (А — курицы, Б — гуся, В — индейки):

1 — акромион; 2 — коракоидный отросток; 3 — суставная поверхность для плечевой кости; 4 — пневматическое отверстие; 5 — мышечный бугорок; 6 — дорсальный край; 7 — вентральный край; 8 — латеральная поверхность; 9 — каудальный конец.

Лопатка — scapula (рис. 19) — плоская, длинная, узкая, саблевидно искривленная кость. Лежит на вертебральных концах ребер параллельно позвоночнику, иногда достигает подвздошной кости. На латеральном крае краниального конца лопатки есть небольшой *коракоидный отросток*, соединенный хрящем с коракоидной костью. На вершине краниального конца лопатки выражен короткий вырост — *акромион*, которым лопатка сочленяется с ключицей. На коракоидном отростке находится вогнутая *суставная поверхность*, которая вместе с подобной ей суставной поверхностью коракоидной кости формирует *суставную плечевую ямку* для сочленения с плечевой костью. Каудальный конец ло-

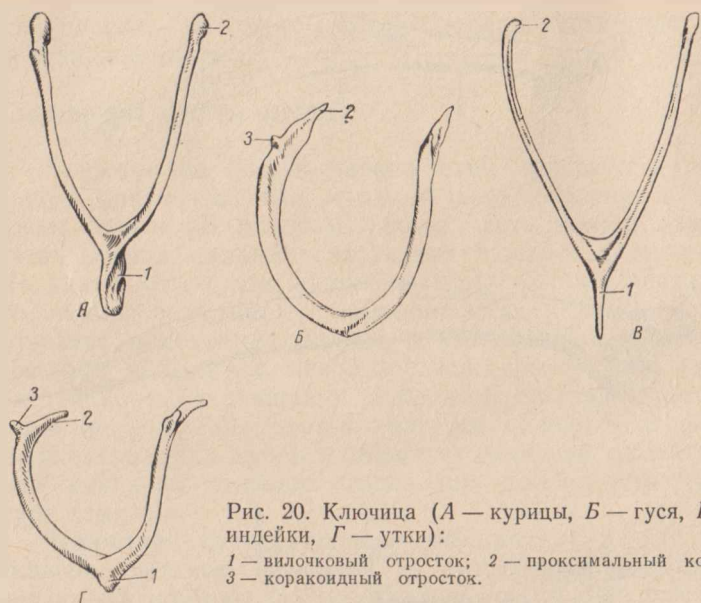


Рис. 20. Ключица (А — курицы, Б — гуся, В — индейки, Г — утки):
1 — вилочковый отросток; 2 — проксимальный конец;
3 — коракоидный отросток.

патки сужается и загибается вниз. На латеральном крае передней трети лопатки имеется *мышечный бугорок*.

У индейки лопатка широкая, ровная, в каудальной трети загнута вниз. У гуся и особенно у утки лопатка равномерно дугообразно искривлена по всей длине, каудальный конец сужается. Суставная поверхность ее расположена косо к длинной оси.

Ключица — *clavicula* (рис. 20) — парная кость в виде тонкой округлой палочки, выгнутой в краниолатеральном направлении. Дистальные концы обеих ключиц срастаются, в результате чего образуется *вилочка* — *furcula*. В месте сращения имеется уплощенный с боков *вилочковый отросток*. Вилочка является пружинистым устройством, предохраняющим плечевые суставы от слишком близкого прилегания к телу во время полета.

Проксимальный конец ключицы слегка утолщен, сочленяется с лопаткой и коракоидной костью.

У индейки ключицы соединяются друг с другом под острым углом, проксимальные концы уплощенные с боков, вилочковый отросток копьевидной формы. У гуся и утки ключицы сильно изогнуты

в краниолатеральном направлении, так что вилочка напоминает подкову. На проксимальном конце, особенно у уток, имеется заостренный отросток, который загибается назад и доходит до внутреннего края лопатки. Вилочковый отросток у гуся отсутствует, у утки едва намечен.

Коракоидная кость — *os coracoideum* (рис. 21) — длинная, трубчатая; самая мощная кость плечевого пояса. Она расположена почти под прямым углом к лопатке, от плечевого сустава направлена каудовентрально и слегка медиально и дистальным концом сочленяется с передним концом грудной кости. На краниальном конце коракоидной кости имеется несколько отростков и суставных поверхностей для сочленения с лопаткой, ключицей и плечевой костью. Выше всех выступает крючковатый *вилочковый бугор*, на внутренней стороне которого имеется *суставная поверхность* для сочленения с ключицей. Ниже и медиальнее расположен *лопаточный бугорок*, который связан хрящом с коракоидным отростком лопатки. Краниолатерально от лопаточного бугорка находится *плечевой бугорок с суставной поверхностью* для сочленения с плечевой костью. Между лопаточным

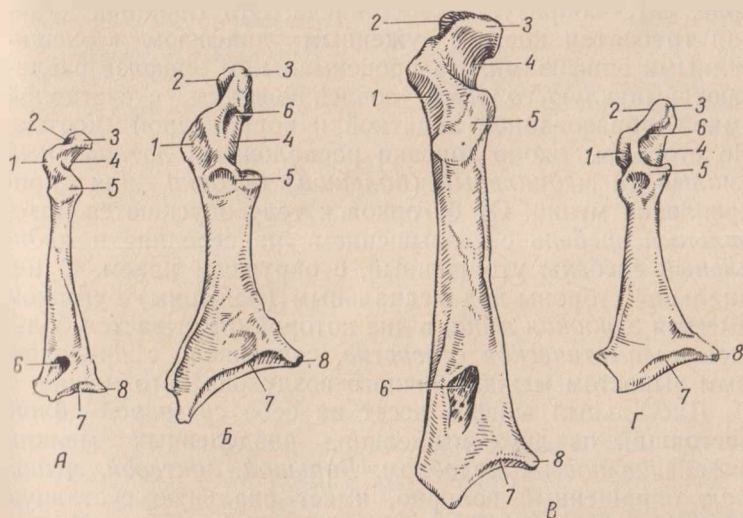


Рис. 21. Коракоидная кость (А — курицы, Б — гуся, В — индейки, Г — утки):

1 — плечевой бугорок; 2 — акромион; 3 — вилочковый бугор; 4 — желоб; 5 — лопаточный бугорок; 6 — пневматическое отверстие; 7 — грудной суставной отросток; 8 — боковой отросток.

бугорком и вилочковым бугром имеется *желоб*. Вместе с лопаткой и ключицей желоб образует кольцо — *трехкостное отверстие*, через которое проходит сухожилие *m. supracoracoidei* (мышцы, опускающей крыло). Вентро-каудальный конец коракоидной кости расширен и несет на себе *грудной суставной гребень* для сочленения с суставной ямкой грудной кости. С латеральной стороны над суставным гребнем имеется *боковой отросток*. Кость пневматизирована.

У индеек суставная поверхность плечевого бугорка сильно углублена и образует большую часть плечевой ямки. На дистальном конце над грудным суставным гребнем с медиальной стороны имеется большое пневматическое отверстие.

У гуся коракоидная кость относительно короткая и широкая, вилочковый бугор имеет вид утолщенного, сагиттально поставленного вала. Под ним с медиальной стороны — глубокая ямка с многочисленными пневматическими отверстиями. У утки под вилочковым бугром имеется мелкая ямка с пневматическими отверстиями, боковой отросток прямоугольной формы.

Свободная грудная конечность состоит из плеча, предплечья и кисти.

Плечевая кость — *os brachii*, или *os humeri* (рис. 22), — образует скелет плеча. Это типичная длинная трубчатая кость с суженным диафизом и расширенными эпифизами. На проксимальном эпифизе различают выпуклую *головку*, сочленяющуюся с суставной ямкой, образованной лопаткой и коракоидной костью. По сторонам около головки расположены *латеральный (малый)* и *медиальный (большой)* бугорки для прикрепления мышц. От бугорков к телу опускаются *латеральный гребень* с возвышением на середине и *медиальный гребень*, утолщенный, с округлым краем. С медиальной стороны под медиальным (большим) бугорком имеется *глубокая ямка*, в дне которой открывается большое *пневматическое отверстие*, связанное с предплечным выростом межключичного воздухоносного мешка.

Дистальный эпифиз несет на себе *суставной блок*, состоящий из двух мыщелков, разделенных мелким *межмышцелковым желобком*. *Большой, локтевой, мыщелок*, обращенный волярно, имеет овальную суставную поверхность для сочленения с локтевой костью. *Малый, лучевой, мыщелок*, направленный дорсально, имеет яйцевидную поверхность для сочленения с лучевой костью. По бокам от мыщелков расположены надмышцелки: выраженный — *локтевой* и чуть намеченный — *лучевой*. С

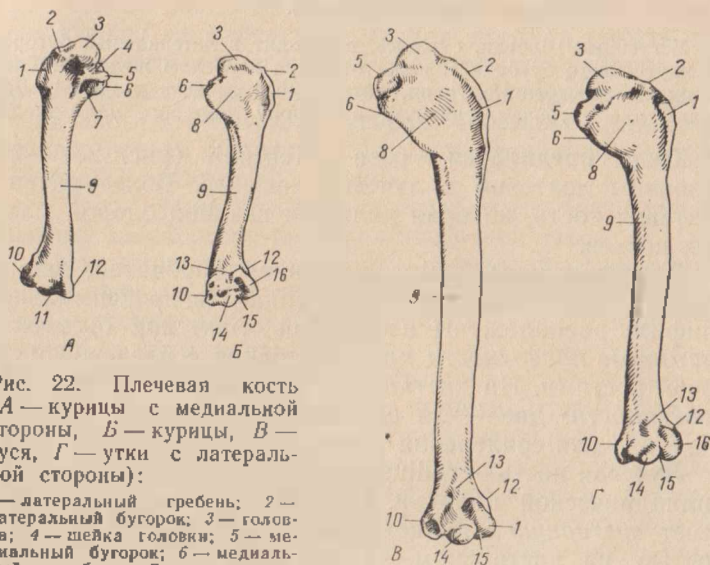


Рис. 22. Плечевая кость (А — курицы с медиальной стороны, Б — курицы, В — гуся, Г — утки с латеральной стороны):

1 — латеральный гребень; 2 — латеральный бугорок; 3 — головка; 4 — шейка головки; 5 — медиальный бугорок; 6 — медиальный гребень; 7 — пневматическое отверстие; 8 — поверхность двуглавой мышцы; 9 — диафиз; 10 — лучевой надмыщелок; 11 — локтевая ямка; 12 — локтевой надмыщелок; 13 — лучевая (венечная) ямка; 14 — волярный (локтевой) мыщелок; 15 — межмыщелковый желоб; 16 — дорсальный (лучевой) мыщелок.

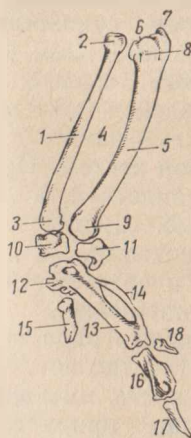


Рис. 23. Кости предплечья и кисти курицы:

1 — лучевая кость; 2 — головка лучевой кости; 3 — суставной блок лучевой кости; 4 — межкостное пространство; 5 — локтевая кость; 6 — суставная ямка локтевой кости; 7 — локтевой бугор; 8 — латеральный отросток; 9 — суставной блок локтевой кости; 10 — лучевая кость запястья; 11 — локтевая кость запястья; 12 — вторая пиястная кость; 13 — третья пиястная кость; 14 — четвертая пиястная кость; 15 — II палец; 16 — первая фаланга III пальца; 17 — вторая фаланга III пальца; 18 — IV палец.

медиальной стороны дистального эпифиза над блоком находится мелкая *локтевая ямка*.

У гусиных головка, сужаясь, переходит в латеральный бугорок. От внутреннего бугорка головка отделена глубоким желобом. Гребни имеют заостренные грани, латеральный гребень длинный. Локтевая ямка глубокая, сдвинута в сторону локтевого надмыщелка.

Кости предплечья — *ossa antebrachii* (рис. 23) — образованы локтевой и лучевой костями. Более развита локтевая кость, которая является главной опорой маховых перьев.

Локтевая кость — *ulna* — длинная, трубчатая, тело ее изогнуто в каудальном направлении. На проксимальном эпифизе расположены небольшой *локтевой бугорок* и *суставные поверхности* для сочленения с плечевой и лучевой костями. На дистальном эпифизе — *три суставные поверхности*: две — для сочленения с костями запястья и одна — для сочленения с лучевой костью.

Лучевая кость — *radius* — меньше локтевой, имеет вид цилиндрической палочки. На проксимальном эпифизе несет *суставную площадку* для сочленения с плечевой костью, на дистальном — с локтевой костью. Между костями предплечья, так как они обращены друг к другу вогнутой стороной, образуется широкое *межкостное пространство*. Около эпифизов часто бывает по одной *сезамовидной кости*. У гуся локтевой бугор отделен от кости желобом.

Кости запястья — *ossa carpi* — сильно редуцированы, так как запястье в крыле не несет амортизационной функции, а является местом поддержания сухожилий мышц-разгибателей. В результате в проксимальном ряду сохраняются короткие *лучевая кость запястья* — *os carpi radialis*, сочленяющаяся с лучевой и локтевой костями предплечья, и *локтевая кость запястья* — *os carpi ulnaris*, сочленяющаяся с локтевой костью. Промежуточная кость срослась с лучевой запястной, а добавочная — с локтевой запястной костью. Дистальный ряд костей запястья сросся с пястными костями.

Кости пясти частично редуцируются и срастаются в одну *пястнозапястную кость* — *os carpometacarpi*, или *пряжку*, в состав которой, кроме дистального ряда костей запястья, входят вторая, третья и четвертая пястные кости. Наиболее развита *третья пястная кость*, имеющая вид прямого цилиндра. К двум ее концам прирастает своими концами тонкая, дугообразно выгнутая *четвер-*

тая пястная кость. Между ними сохраняется большое *межкостное пространство*. Вторая пястная кость полностью срастается с третьей и имеет вид бугорка для прикрепления мышц. На дистальном конце пястнозапястной кости имеется два бугорка: большой — для сочленения с первой фалангой III пальца, меньший — с единственной фалангой IV пальца.

У гуся и утки четвертая пястная кость почти прямая, поэтому межкостное пространство очень узкое.

Кости пальцев — *ossa digiti* — закладываются в количестве пяти, но развиваются только II, III и IV *пальцы* и то редуцированные. Более полно развит III палец. Он состоит из двух фаланг. Первая из них имеет вид широкой, сплюснутой с боков пластинки с утолщенным наружным и острым внутренним краями. Вторая фаланга имеет вид трехгранной пирамиды, вершина ее может быть продолжена хрящевой насадкой. IV палец содержит одну фалангу в виде маленького конуса, лежащего рядом с III пальцем. Единственная конусообразная фаланга II пальца расположена у проксимального конца пястнозапястной кости, сочленяется с рудиментом второй пястной кости и является костной основой крылышка. У гуся фаланга IV пальца искривлена.

Соединение костей крыла

Кости плечевого пояса соединяются как хрящом (между коракоидным отростком лопатки и лопаточным бугорком коракоида), так и связками, которыми ключица связана с акромионом лопатки и вилочковым бугром коракоидной кости. Между вилочковым отростком ключицы и передним концом грудины проходит тугая связка; между боковой стороной ключицы и передним краем грудной кости растянута фиброзная грудная мембрана; между боковой стороной коракоидной кости и боковым отростком грудины — фиброзная перепонка.

Грудной суставной гребень коракоидной кости и коракоидная суставная ямка грудной кости образуют простой сустав, одетый тугой капсулой и снабженный связками.

Плечевой пояс со свободной конечностью соединяется **плечевым суставом** (рис. 24, А). Это простой многоосный сустав, образованный суставной ямкой (одну часть

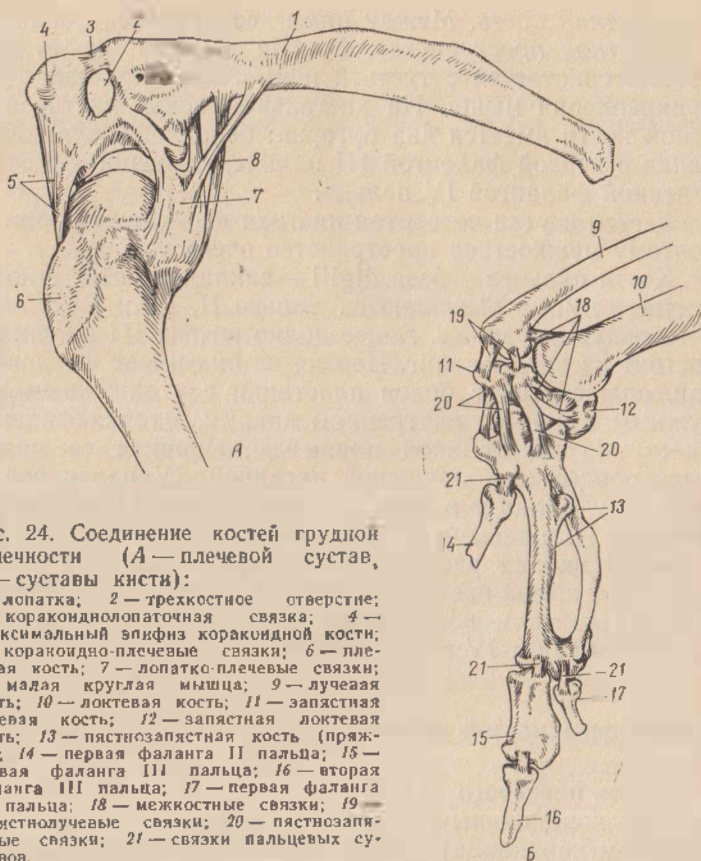


Рис. 24. Соединение костей грудной конечности (А — плечевой сустав, Б — суставы кисти):

ее составляет суставная поверхность на крапильном конце лопатки, другую часть — суставная поверхность на плечевом бугорке коракоидной кости) костей плечевого пояса и головкой плечевой кости. Связочный аппарат представлен суставной капсулой и боковыми связками, которые, однако, позволяют движение в трех плоскостях.

Локтевой сустав образован блоком плечевой кости и суставной поверхностью, образованной проксимальными концами локтевой и лучевой костей. Это простой одноосный сустав. Он имеет капсулу и тугие боковые связки

между плечевой костью и костями предплечья, между лучевой и локтевой костями. В нем возможно разгибание и сгибание. От переразгибания сустав предохраняет локтевой бугор, входящий при разгибании в локтевую ямку плечевой кости. Кости предплечья связаны друг с другом на обоих концах тугими суставами, а межкостное пространство затянуто фиброзной мембраной.

Запястный сустав образован дистальным концом костей предплечья и проксимальным концом пястнозапястной кости. Это сложный одноосный сустав. Прокладками в нем являются лучевая и локтевая запястные кости. Связочный аппарат представлен капсулой и тугими боковыми, межкостными и межрядовыми связками (см. рис. 15), позволяющими только разгибательные и сгибательные движения.

Пальцевые суставы (рис. 24, Б). Единственная (первая) фаланга II пальца соединена тугим простым одноосным суставом с рудиментом второй пястной кости. В этом случае возможны движения крылышка лишь небольшой амплитуды в одной плоскости.

Дистальный конец пястнозапястной кости соединен с первыми фалангами III и IV пальцев (фаланга III пальца — с третьей пястной костью; фаланга IV пальца — с четвертой пястной костью) тугими одноосными суставами. Так же соединены первая и вторая фаланги III пальца.

Особенность грудной конечности птиц — наличие двух летательных фиброзно-эластичных перепонок, растянутых между костями крыла.

Передняя летательная перепонка — *propatagium* — растянута между проксимальным эпифизом плечевой кости и дистальным концом костей предплечья. Вместе с покрывающей ее кожей представляет собой дополнительную поверхность опоры при полете. По переднему краю перепонки проходит мощный эластический тяж, натягиваемый соответствующими мышцами. Его сокращение при расслаблении этих мышц способствует тому, что предплечье при сложенном крыле располагается параллельно телу.

Задняя летательная перепонка — *metapatagium* — растянута между грудной стенкой и медиальным краем плечевой кости. Она также увеличивает поверхность опоры птицы о воздух при полете, при расслаблении мышц-разгибателей способствует удержанию плечевой кости вдоль тела при сложенном крыле.

Скелет тазовой конечности

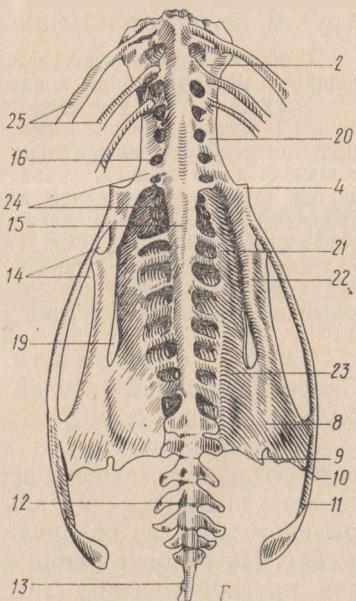
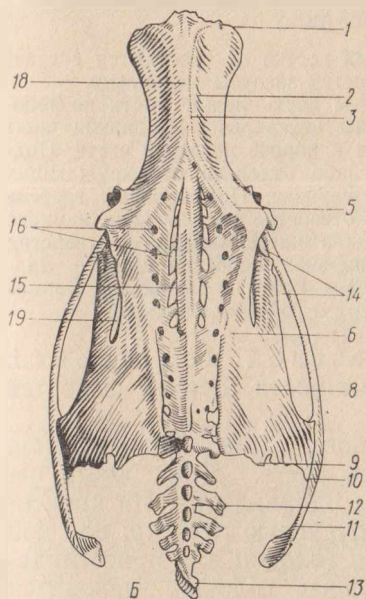
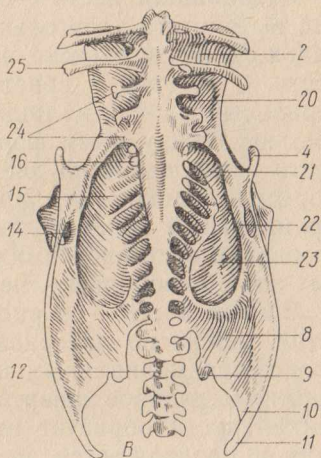
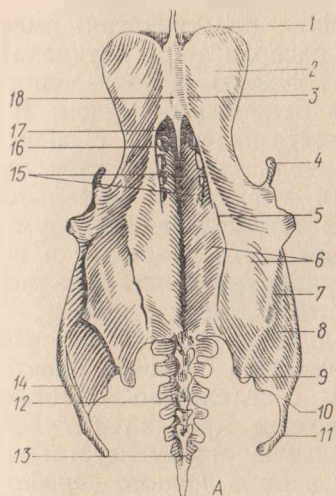
Скелет тазовой конечности состоит из скелета тазового пояса и свободной конечности.

Скелет тазового пояса. Скелет тазового пояса (рис. 25) образован тремя костями: подвздошной, седалищной и лонной, рано срастающимися в одну **тазовую кость** — *os coxae*. В месте сращения образуется овальная **суставная ямка**, куда входит головка бедренной кости. В глубине суставной ямки имеется **круглое отверстие**.

Подвздошная кость — *os ilium* — наиболее сильно развитая, вытянутая пластинчатая кость. Лежит вдоль позвоночника, с которым срастается; сильно наклонена вниз. В краниальном направлении достигает вертебральных участков последних ребер, в каудальном — хвостового отдела. Над суставной ямкой по наружной поверхности поперек подвздошной кости проходит **поперечный гребень**, который делит дорсальную поверхность кости на две почти равные части: передняя — **ягодичная часть** (**крыло подвздошной кости**) — вогнутая, на ней располагаются ягодичные мышцы, задняя **почечная часть** — выпуклая. С вентральной стороны почечной части заметна глубокая и широкая **подвздошная ямка**, разделенная на переднюю и заднюю части, в которых лежат почки. Подвздошная ямка ограничена от остальных участков подвздошной и седалищной кости **острым краем**. Передний край подвздошной кости — **подвздошный гребень** — выпуклый с ровным краем. Медиальные края крыльев подвздошных костей срастаются с гребнем поясничнокрестцовой кости. Латеральные края подвздошных костей в ягодичной части свободны, в почечной после суставной ямки срастаются с седалищными костями.

Рис. 25. Кости тазового пояса (Вид сверху. А — курицы, Б — гуся. Вид снизу. В — курицы, Г — гуся):

1 — подвздошный гребень; 2 — ягодичная часть подвздошной кости; 3 — медиальный край подвздошной кости; 4 — лонный гребень; 5 — поперечный гребень подвздошной кости; 6 — почечная часть подвздошной кости; 7 — латеральный край подвздошной кости; 8 — седалищная кость; 9 — седалищный отросток; 10 — седалищный угол; 11 — лонная кость; 12 — хвостовые позвонки; 13 — пигостиль; 14 — запертое отверстие; 15 — поясничнокрестцовая кость; 16 — межпозвоночное отверстие; 17 — поясничноподвздошный канал; 18 — гребень поясничнокрестцовой кости; 19 — седалищное отверстие; 20 — поясничная ямка; 21 — краниальная часть подвздошной ямки; 22 — острый край подвздошной ямки; 23 — каудальная часть подвздошной ямки; 24 — поперечные отростки поясничнокрестцовых позвонков; 25 — ребра.



Между подвздошной и седалищной костями сзади суставной ямки образуется маленькое округлое *седалищное отверстие*, через которое проходят седалищный нерв и артерии, питающие тазовую конечность.

Седалищная кость — *os ischii* — пластинчатая, имеет вид вытянутого треугольника, располагается латерокаудально и почти отвесно по отношению к подвздошной кости, с которой и срастается медиальным краем. Латеральный край седалищной кости срастается с лонной костью. Между ними формируется *запертое отверстие*, часто разделенное на две части — переднюю — овальной формы и заднюю — удлиненной или щелевидной формы. Краниальный конец седалищной кости участвует в образовании суставной ямки. Каудальные концы седалищных костей свободны — не срастаются друг с другом..

Лонная кость — *os pubis* — длинная, тонкая пластинчатая, лежит по латериальному краю тазовой кости. Срастается медиальным краем с седалищной костью, формируя двойное запертое отверстие. Краниальная часть лонной кости образует вентральную стенку суставной ямки и продолжается впереди в виде *лонного гребня*. Каудальные концы лонных костей свободны, выдаются за пределы седалищных костей, не срастаются друг с другом, заггибаются медиодорсально.

У индеек задние участки лонных костей не срастаются с седалищными костями, концы лонных костей загнуты медиально.

У гусей и уток таз уже, тазовые кости лежат почти во фронтальной плоскости, слегка наклонены вентрально. Ягодичная часть подвздошной кости значительно уже и короче почечной части. Подвздошная ямка мелкая, узкая и слабо отделена от окружающих частей. Отверстие суставной ямки широкое. Подвздошный гребень выпуклый, изрезанный. Седалищное отверстие расположено немного каудальнее, чем у куриных. Передняя часть запертого отверстия маленькая, а задняя — длинная и широкая, особенно у гусей. Задний край седалищной кости поставлен почти вертикально. Задний конец лонной кости расширен и загнут вентромедиально.

Скелет свободной тазовой конечности. Скелет свободной тазовой конечности состоит из костей бедра, голени и стопы.

Бедренная кость — *os femoris* (рис. 26) — мощная трубчатая пневматизированная кость. Тело кости несколько выгнуто в дорсальном направлении. На проксимальном эпифизе различают округлую *головку*, под ней *шейку*. На головке видна *ямка головки* для присоединения круглой связки. Латеральнее головки находится

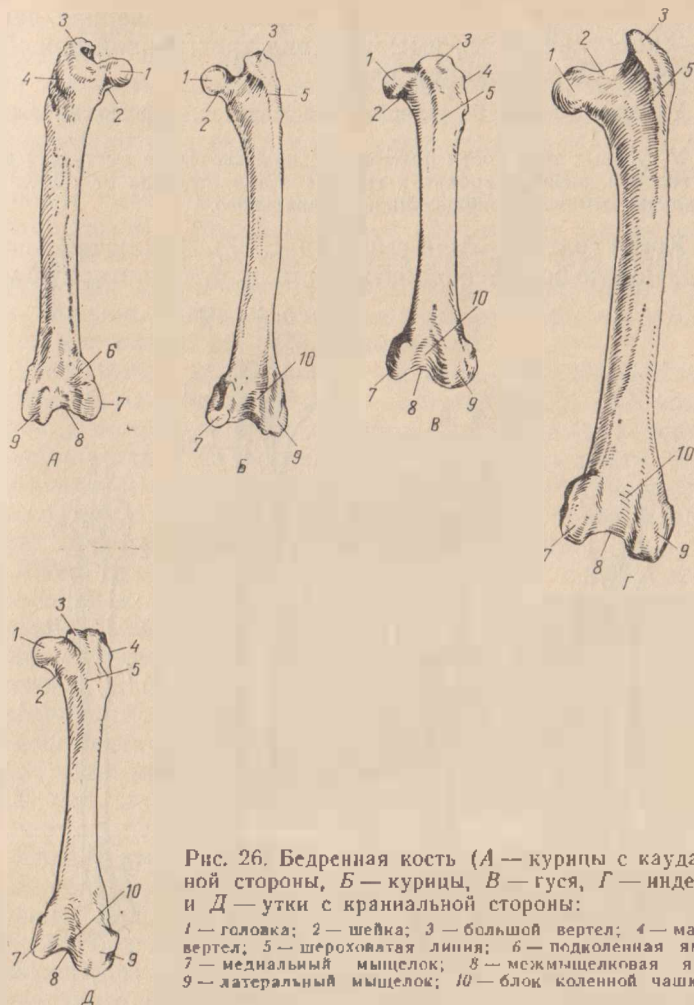


Рис. 26. Бедренная кость (А — курицы с каудальной стороны, Б — курицы, В — гуся, Г — индейки и Д — утки с краниальной стороны):

1 — головка; 2 — шейка; 3 — большой вертел; 4 — малый вертел; 5 — шероховатая линия; 6 — подколенная ямка; 7 — медиальный мыщелок; 8 — межмыщелковая ямки; 9 — латеральный мыщелок; 10 — блок коленной чашки.

высокий загнутый **большой вертел**, от которого спускается на тело **шероховатая линия**. На дистальном эпифизе располагается **суставной блок** из двух мыщелков. **Латеральный мыщелок** сочленяется с малоберцовой костью, **медиальный** — с большеберцовой костью. Над суставным блоком расположена мелкая **подколенная ямка**. С дорсальной стороны дистального эпифиза находится блок

коленной чашки, по которому скользит коленная чашка — короткая кость, имеющая вид трехгранной призмы, обращенной основанием вверх.

У индеек шейка бедренной кости длинная, хорошо выраженная.

У гусиных тело кости прямое, большой вертел не выступает выше головки, шейка широкая и головка слабо отделена от тела. Латеральный мыщелок опущен ниже медиального.

Кости голени — *ossa cruris* (рис. 27) — включают полноразвитую большеберцовую кость и рудиментарную ма-

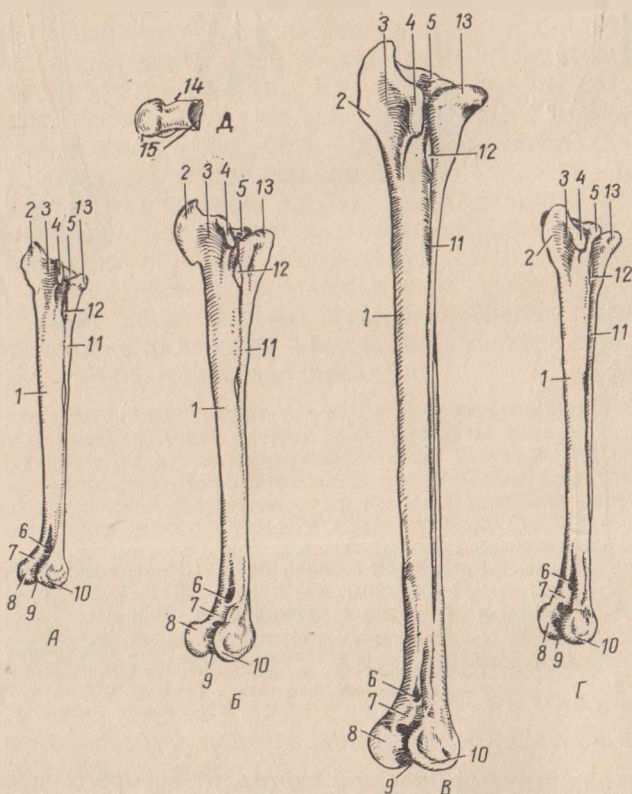


Рис. 27. Кости голени (А — курицы, Б — гуся, В — индейки, Г — утки, Д — коленная чашечка):

1 — большеберцово-заплюсневая кость; 2 — внутренний гребень; 3 — мышечный желоб; 4 — наружный гребень; 5 — суставная поверхность; 6 — сухожильный канал; 7 — костный мостик; 8 — медиальный мыщелок; 9 — межмыщелковый желоб; 10 — латеральный мыщелок; 11 — малая берцовая кость; 12 — межкостное пространство; 13 — головка малой берцовой кости; 14 — проксимальная поверхность коленной чашки; 15 — суставные поверхности коленной чашки.

лоберцовую кость. **Большеберцовая кость** — самая длинная трубчатая кость, к дистальному эпифизу которой прирастают кости проксимального ряда заплюсны, из-за чего эта кость называется **большеберцовозаплюсневой** — *os tibiotarsi*. Проксимальный эпифиз большеберцовозаплюсневой кости несет две плоские *суставные поверхности* для сочленения с блоком бедренной кости, а на латеральном крае — маленькую площадку для сочленения синхондрозом с малой берцовой костью. От дорсальной поверхности отходит два острых *ребра* — *наружный* и *внутренний* для прикрепления мышц. Внутренний гребень больше, направлен вперед и вверх. Между ребрами есть *сглаженный мышечный желоб*.

Дистальный эпифиз несет на себе *суставной блок*, состоящий из двух *мыщелков* — *латерального* и *медиального* с *межмыщелковым желобом* между ними, который продолжается и на дорсальную поверхность кости. Желоб на дорсальной поверхности прикрыт *костным мостиком*, в результате чего образуется канал, в котором проходит сухожилие общего пальцевого разгибателя.

Малоберцовая кость грифелевидная, с несколько утолщенным проксимальным концом, сочленяющимся с большеберцовозаплюсневой костью и латеральным мыщелком бедренной кости. Тело малоберцовой кости сужается и прирастает к дистальной половине большеберцовозаплюсневой кости с латеральной стороны. Между обеими костями голени до половины их длины имеется узкое *межкостное пространство*.

У гуся и утки внутренний гребень сдвинут в медиальном направлении.

Скелет стопы состоит из костей плюсны и пальцев. Самостоятельных костей заплюсны у птиц нет. Проксимальный ряд костей заплюсны, как сказано выше, срастается с большеберцовой костью в одну большеберцовозаплюсневую кость. Остальные кости центрального и дистального рядов заплюсны срослись с плюсневыми костями.

Кости плюсны — *ossa metatarsi* (рис. 28) — птиц довольно длинные и образуют одну крепкую кость в результате срастания второй, третьей и четвертой плюсневых костей, к которым прирастают кости заплюсны. Образуется так называемая *цевка* — *беговая*, или *плюснозаплюсневая*, кость — *os tarsometatarsus*. На проксимальном конце плюснозаплюсневой кости раз-

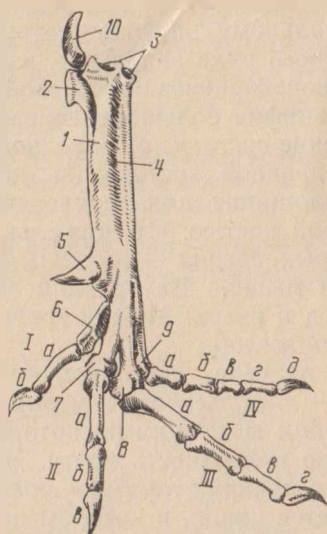


Рис. 28. Кости стопы индейки:

1 — плюснозаплюсневая кость (цедка), 2 — блоковидный отросток; 3 — суставные поверхности; 4 — сухожильный желоб; 5 — шпорный отросток; 6 — первая плюсовая кость; 7 — медиальный блок; 8 — центральный блок; 9 — латеральный блок; 10 — сезамовидная кость; I — первый палец; II — второй палец; III — третий палец; IV — четвертый палец; а — б — соответственно первая — пятая фаланги.

личают две уплощенные *суставные поверхности* для сочленения с блоком большеберцово-заплюсневой кости. От плантарной поверхности отходит двойной выступ — *блоковидный отросток*, разделенный *желобом*. К краям выступа крепится ахиллово сухожилие, а в желобе проходят сухожилия мышц —

сгибателей пальцев. От плантарной поверхности в дистальной трети кости у петухов отходит конический *шпорный отросток*. На дистальном эпифизе плюснозаплюсневой кости имеется *три самостоятельных суставных блока* (остатки слившихся костей) для сочленения с первыми фалангами II, III и IV пальцев. Блоки разделены глубокими *межблоковыми вырезками*. К медноплантарной поверхности дистального конца плюснозаплюсневой кости присоединяется маленькая самостоятельная первая плюсовая кость, сочленяющаяся с первой фалангой I пальца.

Кости пальцев — *ossa digiti* (см. рис. 28). У домашних птиц, как правило, четыре пальца. I самый короткий, обращен назад, состоит из двух фаланг, сочленяется с первой плюсовой костью. II, III, IV пальцы обращены вперед и сочленяются с плюснозаплюсневой костью. II палец имеет три фаланги, III — четыре, IV — пять фаланг. Все фаланги, кроме дистальных, построены однотипно.

Это небольшие трубчатые кости, которые на проксимальном эпифизе имеют *суставные площадки*, а на дистальном — *суставные валики*. Дистальные фаланги всех пальцев конусовидные с суставной площадкой и загнутым концом. Некоторые породы кур (доркинги и

др.) имеют пять пальцев. При этом два обращены назад, а три — вперед. Из задних пальцев один короткий и расположен низко, другой длинный и сдвинут вверх.

Соединение костей тазовой конечности

Кости тазового пояса прочно срастаются как друг с другом, так и с поясничнокрестцовой костью. Кроме того, задний свободный край седалищной кости соединен пластинчатой связкой со свободными хвостовыми позвонками. Латеральный край ягодичной части подвздошной кости соединен связкой с лонным гребнем лонной кости.

Тазобедренный сустав образован суставной ямкой тазовой кости и головкой бедренной кости. Это простой сустав, по форме трущихся поверхностей — многоосный. Однако в силу особенностей его строения и связочного аппарата отведение и вращение в нем ограничены. Достигается это тем, что суставная ямка глубокая, в нее может опускаться не только головка, но и шейка бедренной кости, имеющая цилиндрическую, а не округлую форму. Благодаря такому устройству птица может долго ходить без утомления тазобедренного сустава. Связочный аппарат сустава состоит из суставной капсулы и пяти связок, из которых самая сильная — круглая, расположенная внутри сустава.

Коленный сустав (рис. 29) состоит из двух суставов: бедроберцового и бедроколенного (бедрочашечного).

Бедроберцовый сустав образован блоком бедренной кости и суставными поверхностями костей голени. Сустав сложный, так как между трущимися поверхностями вложено два хрящевых мениска. Связочный аппарат состоит из капсулы, двух крестовидных и боковых связок. Сустав одноосный, в котором возможно разгибание и сгибание, однако в нем при сгибании возникает одновременное побочное движение — вращение большеберцовозаплюсневой кости вокруг длинной оси, при этом дистальный конец голени выдвигается вперед.

Бедрочашечный сустав образован блоком коленной чашки бедренной кости и самой коленной чашкой. Это простой одноосный сустав, в котором возможно разгибание и сгибание. Кроме суставной капсулы, имеет связки, соединяющие коленную чашку с бедренной и боль-

шеберцовозаплюсневой костью, а также три мышцы, при сокращении которых коленная чашка движется вверх по блоку, а коленный сустав разгибается.

Заплюсневый, или голеноплюсневый, сустав (см. рис. 29) образован дистальным блоком большеберцово-заплюсневой кости и проксимальными суставными поверхностями плюснозаплюсневой кости. Это сложный одноосный сустав, связочный аппарат которого, кроме капсулы и боковых связок, усилен дорсальной связкой, удерживающей его от переразгибания. Между образующими его костями есть хрящевые мениски.

Суставы плюсневых костей с первыми фалангами пальцев и все пальцевые суставы простые, одноосные. Основные движения — разгибание и сгибание — осуществляются с большой амплитудой, порой больше 180° (су-

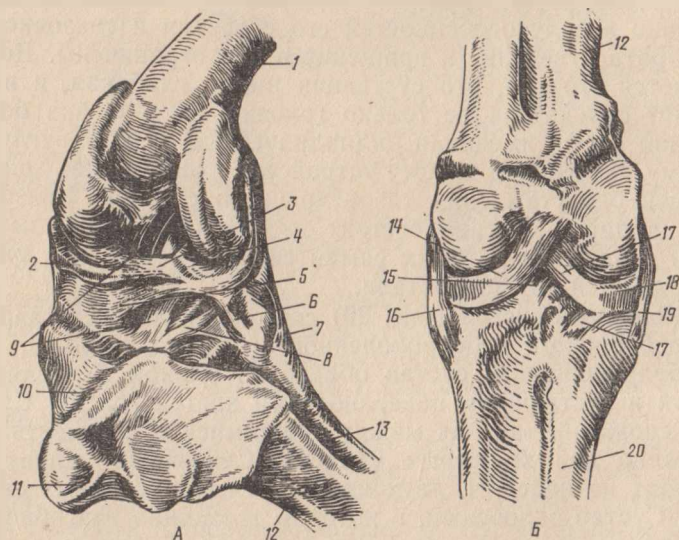


Рис. 29. Соединение костей тазовой конечности (А — коленный сустав, Б — заплюсневый (голеноплюсневый) сустав):

1 — бедренная кость; 2 — медиальный мениск коленного сустава; 3 — межменисковая связка; 4 — латеральный мениск коленного сустава; 5 — большеберцово-менисковая связка; 6 — малоберцово-менисковая связка; 7 — боковая латеральная связка коленного сустава; 8 — косая межкостная связка; 9 — крестовидная связка; 10 — прямая связка коленной чашки; 11 — коленная чашка; 12 — большеберцовозаплюсневая кость; 13 — малая берцовая кость; 14 — медиальный мениск заплюсневой сустава; 15 — большеберцовоплюсневая связка; 16 — боковая медиальная связка заплюсневой сустава; 17 — менисковые связки; 18 — латеральный мениск заплюсневой сустава; 19 — боковая латеральная связка; 20 — заплюсноплюсневая кость.

перэкстензия), что объясняется приспособлением птицы к неровностям почвы.

Кроме основных движений, в этих суставах возможны и одновременное отведение и приведение до 35° к оси конечности.

СКЕЛЕТНЫЕ МЫШЦЫ

Скелетные мышцы (рис. 30) — активный аппарат движения; в основной своей массе являются соматическими (происходят из миотомов сомитов и иннервируются соматической нервной системой), но небольшая их часть относится к висцеральным мышцам (происходят из мезенхимы). Это мышцы челюстного и подъязычного аппаратов, языка, подкожные мышцы и мышцы, двигающие перья.

Поперечнополосатая мышечная ткань. Все скелетные мышцы образованы поперечнополосатой мышечной тканью. Основная структурная единица ее — мышечное волокно. Это крупное симпластическое образование цилиндрической формы, состоящее из саркоплазмы, многочисленных ядер и ограниченное сарколеммой. Сарколемма имеет толщину 15—25 нм и состоит из трех слоев: плазмалеммы, базальной мембраны и наружной сети коллагеновых и ретикулярных волокон.

Ядра в мышечных волокнах удлиненно-овальной формы, лежат как по периферии волокна, под сарколеммой, так и в глубоких участках саркоплазмы. В саркоплазме находятся общие органеллы: митохондрии (саркосомы), саркоплазматическая сеть, пластинчатый комплекс, из специальных органелл распространены миофибриллы.

Миофибриллы поперечнополосатой мышечной ткани птиц имеют типичное строение. Они состоят из светлых изотропных (И) и темных анизотропных (А) дисков. И- и А-диски соседних миофибрилл расположены примерно на одном уровне, благодаря чему все волокно приобретает поперечно-исчерченный вид. И-диск посередине пересекает темная Z-полоска, а поперек А-диска проходит М-линия. Участок миофибриллы, заключенный между соседними Z-полосками, называется саркомером. Это единица сокращения миофибриллы.

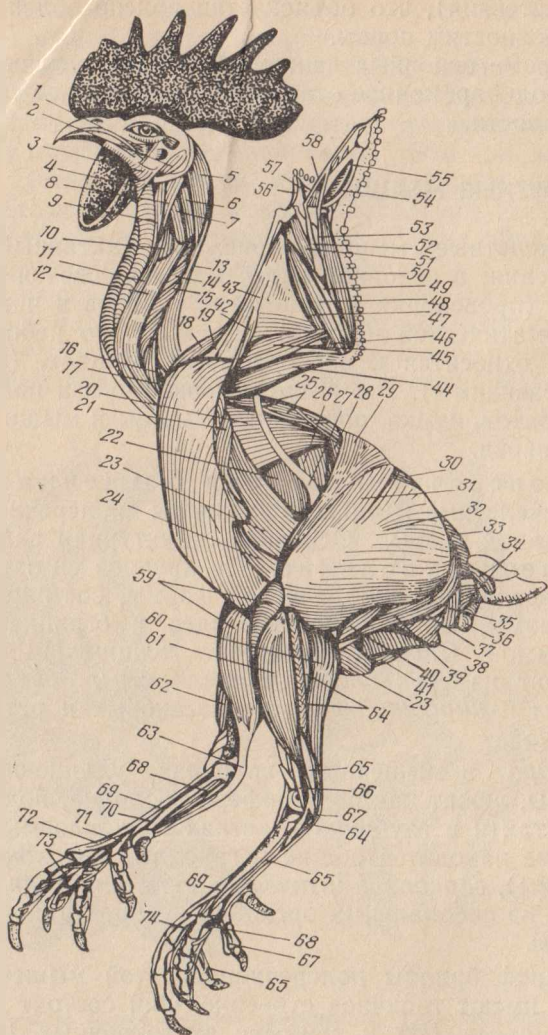


Рис. 30. Скелетные мышцы птиц:

1 — большая жевательная; 2 — опускающий нижнюю челюсть (двубрюшная); 3 — поперечная нижнечелюстная; 4 — подъязычноязычная; 5 — треугольная головы; 6 — большая дорсальная прямая головы; 7 — малая переплетенная; 8 — прямая латеральная головы; 9 — прямой вентральный сгибатель головы; 10 — короткий сгибатель шеи; 11 — длинная шея; 12 — межпоперечная; 13 — двубрюшная шеи; 14 — длинный разгибатель шеи; 15 — полустистая и многораздельная шеи и спины; 16 — остистая шея; 17 — длиннейшая (восходящая) шея; 18 — напрягатель летательной перепонки, длинный и короткий; 19 — пропатагиальная часть большой грудной мышцы; 20 — задняя лопаткоплечевая; 21 — подкожная грудная; 22 — наружная косая брюшная; 23 — поверхностная грудная; 24 —

При сокращении более толстые пилы молекул белка актина, образующего И-диск, входят между более толстыми пилыми белка миозина, образующего А-диск, в результате чего саркомер, а следовательно, и миофибрилла укорачиваются. Сокращение миофибрилл происходит под влиянием импульса, идущего от двигательных нервных окончаний. Морфологически и функционально с саркомером связаны Т-система и саркоплазматическая сеть. Т-система представляет собой впячивания сарколеммы на уровне И-диска. С этим впячиванием часто контактируют нервные окончания. Контакт Т-системы с саркоплазматической сетью называется триадой.

Мышечные волокна по структурным и химическим свойствам неоднородны, что отражается и на их функционировании. Эта неоднородность позволила разделить мышечные волокна на несколько типов, которые отчетливо выявляются в мышцах птиц.

Мышечные волокна I типа содержат большое количество равномерно распределенных или собранных в пучки миофибрилл с диаметром 0,5—1 мкм, имеют саркомеры длиной 1,5—2,7 мкм с хорошо выраженными М- и Z-полосками. Они названы фибриллоструктурными. В них сильно развита саркоплазматическая сеть, в каждом саркомере имеются триады. Иннервация осуществляется сравнительно толстыми нервными волокнами, от которых отходят одиночные уплощенные моторные окончания.

Для мышечных волокон II типа (зонально-структурных) характерно объединение миофибрилл в пучки с

подкожная брюшная часть большой грудной; 25 — широчайшая спины; 26 — задняя часть поверхностной зубчатой; 27 — метанатагальная часть поверхностной зубчатой; 28 — поверхностная ягодичная; 29 — портняжная; 30 — длинная спина; 31 — наирягатель широкой фасции бедра; 32 — двуглавая бедра; 33 — подниматель хвоста; 34 — хвостовые; 35 — подниматель клоака; 36 — сфинктер клоака; 37 — грушевидная (пирамидальная); 38 — опускающий хвоста; 39 — полуперепончатая; 40 — полусухожильная; 41 — прямая брюшная; 42 — пронатагальная часть двуглавой плеча; 43 — передняя летательная перепонка; 44 — медиальная и латеральная головки трехглавой плеча; 45 — двуглавая плеча; 46 — плечевая; 47 — лучевой разгибатель запястья; 48 — поверхностный пронатор; 49 — глубокий пронатор; 50 — локтевой сгибатель запястья; 51 — длинный разгибатель III пальца; 52 — глубокий пальцевый сгибатель; 53 — поверхностный пальцевый сгибатель; 54 — сгибатель IV пальца; 55 — межкостная кисти; 56 — отводящая (разгибатель) II палец; 57 — приводящая (сгибатель) II палец; 58 — отводящая III палец; 59 — наружная головка икроножной; 60 — средняя головка икроножной; 61 — длинная малоберцовая; 62 — передняя большеберцовая; 63 — ахиллово сухожилие; 64 — длинный пальцевый сгибатель; 65 — глубокий пальцевый сгибатель; 66 — короткая малоберцовая; 67 — длинный сгибатель I пальца; 68 — короткий сгибатель I пальца; 69 — длинный общий пальцевый сгибатель; 70 — длинный разгибатель I пальца; 71 — абдуктор II пальца; 72 — специальный разгибатель III пальца; 73 — короткий поверхностный пальцевый сгибатель; 74 — абдуктор IV пальца.

диаметром от 1,5 до 5 мкм. Многифбриллы в отдельных участках пучков так тесно контактируют друг с другом, что образуют единую фибриллярную структуру. По сравнению с фибриллоструктурными эти волокна имеют более длинные саркомеры (3—4 мкм) с зигзагообразной Z-полоской. М-полоска обычно не выражена. Саркоплазматическая сеть менее развита, триады встречаются редко. Иннервация обеспечивается тонкими нервными волокнами, имеющими гроздевидные нервные окончания.

Волокна внутри типа неоднородны. На основании гистологических, гистохимических и биохимических исследований в каждом из описанных типов волокон обнаружены разновидности.

Как среди фибриллоструктурных, так и среди зонально-структурных волокон встречаются волокна с разным содержанием миоглобина. Миоглобин придает волокну красно-бурый цвет, поэтому волокна, содержащие большое количество миоглобина, названы красными. Эти волокна хорошо снабжаются кровью, имеют сравнительно небольшой диаметр (у взрослых кур 50—75 мкм), содержат много крупных овальных митохондрий, гранулярную саркоплазматическую сеть, богаты жирами, липолитическими (липаза) и другими гидролитическими ферментами (ацетилхолинэстераза, щелочная фосфатаза), окислительными ферментами (митохондриальная сукцинат- и лактатдегидрогеназа, НАДН-диафораза и др.), содержат нейтральную аденозинтрифосфатазу (АТФ-азу) высокой активности.

Большое количество резервного жира и наличие ферментов, участвующих в жировом обмене, говорят о том, что жир в красных волокнах используется в качестве основного источника энергии. Эти волокна сокращаются сравнительно медленно, но зато способны к длительной активности во время продолжительного машущего полета. Отсюда понятно, почему в большой грудной мышце голубя — хорошего летуна — красных волокон гораздо больше, чем в той же мышце домашней курицы — практически нелетающей птицы.

Мышечные волокна, содержащие мало миоглобина, имеют бледный буровато-серый цвет и потому названы белыми. Они, как и красные, встречаются в обоих типах мышечных волокон. Белые волокна несколько хуже снабжаются кровью, чем красные, большего диаметра (у взрослых кур в разных мышцах от 70 до 150 мкм), содержат небольшое количество митохондрий, гладкую саркоплазматическую сеть, богаты гликогеном, гликолитическими (гликоген-трансглюкозидаза, фосфорилаза, альдолаза) некоторыми окислительными (цитоплазматическая лактатдегидрогеназа) и гидролитическими (кислая фосфатаза, бутирилхолинэстераза) ферментами, имеют высокую активность кислые АТФ-азы. Энергетическим источником в белых волокнах является гликоген, о чем говорит и наличие ферментных систем, направленных на его расщепление. Эти волокна сокращаются быстро и сильно, но не способны к длительной работе, они быстро утомляются, и требуется некоторое время для восстановления их активности.

Кроме красных и белых волокон, в мышцах имеются промежу-

точные волокна, названные так потому, что занимают по морфологическим показателям промежуточное положение между описанными волокнами.

Гистологическое строение мышцы как органа. Мышечная ткань является основной составной частью любой скелетной мышцы — органа активного аппарата движения. В мышцах обычно содержатся все три разновидности волокон обоих типов, но в разных соотношениях. В зависимости от преобладания той или иной разновидности волокон мышца имеет разный цвет. Грудные мышцы кур, в которых 70—98 % составляющих их волокон являются белыми, имеют светлый цвет, особенно в вареном виде, за что и названы белыми мышцами. Мышцы тазовой конечности содержат много красных волокон (45—70 %), что определяет их яркий цвет и название «красные мышцы».

Кроме мышечных волокон, которые составляют 80—90 % массы мышцы, в ее состав входят соединительная ткань, кровь и нервная ткань. Соединительная ткань формирует каркас мышцы, оплетая тончайшим слоем каждое мышечное волокно и образуя эндомизий мышцы. С помощью эндомизия мышечные волокна объединяются в пучки I порядка. В эндомизии к каждому волокну подходят кровеносные капилляры и нервные окончания. Более толстые прослойки рыхлой соединительной ткани между пучками I порядка — внутренний перимизий, который объединяет пучки I порядка в пучки II и III порядков. В нем проходят внутри мышц сосуды и нервы. Наружный слой более плотной соединительной ткани образует наружный перимизий, или эпимизий. Он одевает всю мышцу, образуя на некоторых мышцах сухожильное зеркало — участок эпимизия, образованный плотной оформленной соединительной тканью. Плотная соединительная ткань часто проникает внутрь мышцы, определяя ее перистое строение. К эпимизию и внутримышечным соединительнотканным тяжам прикрепляются под определенным углом мышечные волокна.

Красные и белые мышцы отличаются не только количественным соотношением красных и белых волокон, но и рядом других показателей, а также характером роста. Для белых мышц, к которым прежде всего относятся грудные мышцы, характерно более глубокое залегание ядер в волокне, очень интенсивный рост в первые недели жизни за счет нарастания количества и размеров волокон, количества ядер и быстрое замедление темпов роста в дальнейшем, более слабое развитие жировой и соединительной тканей.

Для красных мышц, особенно распространенных в проксимальных отделах тазовой конечности, характерны краевое (под сарколеммой) расположение ядер, равномерный, но более длительный у всех видов птиц рост мышцы (при этом диаметр волокон, количество их в первичном мышечном пучке, содержание ядер в волокне остаются меньше, чем в белых мышцах), более сильное (в 3—4 раза) развитие жировой и соединительной тканей, большая нежность мяса (в 2—3 раза нежнее, чем белых мышц).

На свойства мышц накладывают отпечаток пол, порода, вид, содержание птицы. Так у самок мышцы более нежные, часто имеют больший процент красных и тонких волокон по сравнению с самцами, более рыхлое расположение волокон в пучках, лучше развитую соединительную ткань, содержат больше гликогена и жира и меньше белка. У мясных пород по сравнению с яичными более нежные белые мышцы, лучше развита межпучковая жировая и рыхлая соединительная ткани в красных мышцах, большая скорость роста красных ножных мышц, большой диаметр как красных, так и белых волокон. При содержании в клетках происходит увеличение диаметра мышечного волокна как белых, так и красных мышц по сравнению с наполненным содержанием.

Внутренняя структура мышцы обычно оценивается по сумме следующих показателей: отношение физиологического поперечника (площадь мышцы, перпендикулярная ко всем ее пучкам) к анатомическому поперечнику (поперечное сечение самого широкого места мышечного брюшка); длина мышечных пучков; отношение длины мышечного пучка к длине мышечного брюшка; угол наклона мышечных пучков к месту прикрепления; количество сухожильных прослоек в мышечном брюшке; диаметр мышечных волокон. По внутренней структуре различают пять типов мышц: динамические, динамостатические, полустатодинамические, статодинамические, статические.

Тип мышцы тесно связан с характером ее функционирования. Мышцы динамического (портняжная, полуперепончатая и др.) и динамостатического (двуглавая мышца плеча, стройная, большая грудная и др.) типов обеспечивают в основном движение частей тела относительно друг друга и перемещение животного, но требуют частого отдыха. Более статичные мышцы обладают большей выносливостью для удержания тела в пространстве (на земле, в воздухе).

Анатомическое строение мышцы как органа. Анатомически в мышце различают: *брюшко* — более широкий участок мышцы, содержащий большое число мышечных волокон; *головку* — начальный участок мышцы; *хвостик* — конечный участок мышцы, обычно представлен

сухожилием. Мышечные волокна брюшка очень прочно связаны с коллагеновыми волокнами сухожилия. Сухожилие образовано плотной оформленной соединительной тканью и вступает в теснейшую связь с волокнистым хрящом и костью в месте прикрепления мышцы.

Форма мышцы чаще всего бывает пластинчатая и веретеновидная. Пластинчатые мышцы широкие, с плоским брюшком, прикрепляются к костям на большом протяжении и имеют, как правило, широкое пластинчатое сухожилие, часто переходящее в фасцию. Эти мышцы обычно расположены на осевой части тела и в области поясов конечностей. На конечностях преобладают веретеновидные мышцы с узким брюшком и длинным лентовидным конечным сухожилием.

Мышца, сокращаясь, производит одно какое-либо действие. В связи с этим мышцы делят по функции на разгибатели — экстензоры, сгибатели — флексоры, приводящие — аддукторы, отводящие — абдукторы, вращатели — ротаторы (вращатели в наружную сторону — супинаторы, вращатели во внутреннюю сторону — пронаторы), — подниматели — леваторы, сжиматели — сфинктеры и др.

Часто мышца производит несколько разных движений. При этом одно будет основным, остальные — побочными. Это становится возможным в том случае, если мышца проходит через несколько суставов, воздействуя на каждый из них. Так, двуглавая мышца бедра, являясь разгибателем тазобедренного сустава, в то же время сгибает коленный сустав, поскольку оканчивается на большеберцовой кости. Это может быть и в том случае, если мышца соединяется с другими мышцами с помощью своей головки, брюшка или сухожилия. Например, стройная мышца — разгибатель тазобедренного сустава, действуя вместе с пальцевыми мышцами, способствует сгибанию пальцев и удержанию птицы на ветке.

Мышцы, действующие однонаправленно, называются синергистами. Синергисты лежат обычно группами, занимая определенное положение на теле. Так, разгибатели шеи лежат на ее дорсальной поверхности, опускающие шеи — на ее вентральной поверхности. Мышцы, имеющие противоположное действие, называются антагонистами.

Мышцы птиц в связи с особенностями их существования, отличаются большой неравномерностью распределения на теле. Наибольшие мышечные массы находятся в области поясов конечностей. Сильно дифференцированы челюстные, шейные, хвостовые мышцы и мышцы конечностей. Туловищные мышцы, за исключением дыхательных, развиты слабо, что объясняется потерей подвижности во многих участках скелета. Сильного развития достигает подкожная мускулатура, обеспечивая движение кожи и перьев.

ПОДКОЖНЫЕ МЫШЦЫ

Это тонкие мышцы, лежащие преимущественно на голове, шее и туловище в области птерилий. Все они собирают кожу в продольные складки, благодаря чему взъерошивают, поднимают и поворачивают контурные перья. Наиболее развитые из них:

капюшонообразная мышца, имеет вид тонкой широкой мышечной пластинки, отходящей от затылочной, височной, лобной и нижнечелюстной костей. Покрывает в виде капюшона голову и шею до ключицы;

сжиматель шеи, покрывает всю шею. У гусиных развит только на передней половине шеи;

подкожная грудная мышца, отходит от сухожилия большой грудной мышцы в области латерального гребня плечевой кости. Распластывается под кожей в грудной области, вплетаясь в фолликулы перьев;

подкожная брюшная мышца, отходит от лонной кости, копчается в брюшной птерилии.

Несколько подкожных мышц направляется к коже плеча, вплетаясь в плечевые птерилии и летательные перепонки.

МЫШЦЫ ГОЛОВЫ

У птиц отсутствует лицевая мимическая мускулатура, но зато, несмотря на отсутствие зубов, хорошо развиты и более дифференцирована челюстная мускулатура. Это объясняется особенностями строения и работы челюстного аппарата. Кроме того, хорошо развиты мышцы, приводящие в движение глазное яблоко, язык с подъязычной костью, а также мышцы, связывающие голову с шеей.

Челюстные мышцы. Жевательная мышца — *m. masseter* (рис. 30, 31) — лежит на голове сбоку в височной области. Начинаясь от аборального края височной ямки между наружным слуховым проходом и глазничным отростком височной кости и от скулового отростка лобной кости, направляется по наружной стороне челюсти вперед и вниз и прикрепляется к латеральной поверхности нижней челюсти. У индейки, гуся и утки жевательная мышца пронизана сухожильными прослойками, более развитыми у гуся. У гусиных она делится на две ветви — поверхностную и глубокую. Между ее ветвями находится височная мышца. При сокращении мышцы поднимается подклювье и закрывается клюв.

Височная мышца — *m. temporalis* (рис. 31, 2) — лежит в височной области на височной и нижнечелюстной кости под жевательной мышцей. Начинается мясисто от наружной части височной ямки между глазничным и скуловым отростками височной кости, идет вниз и вперед и оканчивается сухожильно на венечном бугорке нижней челюсти. У гусиных на своем пути проходит между ветвями жевательной мышцы, синергистом которой является.

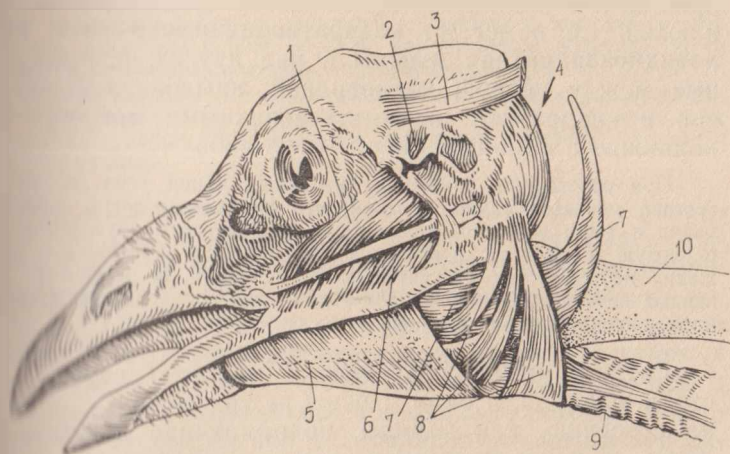


Рис. 31. Мышцы головы:

1 — клюв; 2 — височная; 3 — подкожная боковая шеи; 4 — опухоль надбровной кости (двубрюшная); 5 — поперечная нижнечелюстная и подбородочная; 6 — квадратнонижнечелюстная; 7 — подбородочноподбородочная; 8 — подязычнонижнечелюстная; 9 — трахея; 10 — пищевод.

Крыловидная мышца — *m. pterygoideus* (рис. 31) — очень сложная по строению мышца, в которой ряд авторов выделяют от двух до семи частей и даже самостоятельных мышц, по-разному сочетающихся между собой. У гусиных она более дифференцирована, чем у куриных. Этот мышечный комплекс лежит на медиовентральной поверхности черепа, входя частично в состав стенки ротовой полости. Начинается на нёбной и крыловидной костях. Мышечные брюшки направляются каудовентрально и оканчиваются сухожильно на внутреннем челюстном отростке нижнечелюстной кости. Это самый сильный сжиматель клюва. Он одновременно поднимает нижнюю челюсть и опускает надклювье, тянет нижнюю челюсть вперед, особенно при закрытом клюве.

Ряд мышц, поднимающих подклювье, действует через квадратную кость. Это прежде всего **подниматель квадратной кости** — *m. levator quadrati*, который начинается на задней стенке глазницы около зрительного отверстия и оканчивается мышечно на глазничном отростке квадратной кости. У гусиных доходит до тела квадратной кости, причем у гуся развито конечное сухожилие. Поднимая квадратную кость, эта мышца меняет взаимное положение рычагов в челюстном суставе, что приводит к подниманию подклювья и опусканию надклювья. Ей помогают **квадратнонижнечелюстная, крыловидноквадратная** мышцы и ряд других, расположенных между нёбной, клиновидной, крыловидной, скуловой и квадратной костями, связанными между собой подвижно с помощью системы суставов.

При сочетанном движении описанных мышц угол челюстного сустава меняется таким образом, что квадратная кость движется назад и тянет за собой связанные с ней суставом клиновидную и скуловую кости, а те, в свою очередь, приводят к изменению положения нёбной кости относительно клиновидной. В результате указанных перемещений происходит поднимание подклювья и опускание надклювья, т. е. сжатие клюва.

Группа мышц, опускающих нижнюю челюсть, не столь обширна, и сами мышцы не так сильны и сложны по строению, как мышцы, поднимающие нижнюю челюсть, так как открывание клюва возможно и при ослабленных сжимателях под действием силы тяжести. Среди мышц этой группы наиболее значительной является **опускатель нижней челюсти (двубрюшная)** — *m. depressor mandibulae* (рис. 31, 4) — мышца лежит

поверхностно на аборальной стороне черепа. Начинается от боковой части затылочной и височной костей и оканчивается на заднем отростке нижнечелюстной кости.

У гусиных устроена более сложно: имеет сухожильные прослойки, закрепляется на заднем отростке с трех сторон.

В расширении ротового отверстия принимают участие мышцы: протрактор (выдвигающий) квадратной кости — клиновидноквадратная, протрактор крыловидной кости — клиновиднокрыловидная мышца, небноквадратная мышца, а также отдельные части, входящие в состав крыловидного комплекса при сокращении совместно с опускателем нижней челюсти. Сокращение указанных мышц приводит не только к опусканию подклювья, но и к одновременному подниманию надклювья. Изменение угла нижнечелюстного сустава, происходящее при сокращении депрессоров и протракторов, влечет за собой движение квадратной кости вперед, а это, в свою очередь, передается связанным с ней суставами скуловым и крыловидным костям, что через ряд сочленений и приводит к раскрытию клюва.

Язык птиц не имеет собственных мышц. Он приводится в движение мышечным аппаратом подъязычной кости. Мышцы, связывающие отдельные составные части подъязычной кости между собой и подъязычную кость с нижней челюстью и верхней гортанью, хорошо дифференцированы, что позволяет подъязычной кости, а вместе с ней и языку двигаться вперед, назад, вверх, вниз и в стороны. Мышцы, связывающие отдельные части подъязычной кости, способствуют движению не только языка целиком, но и его кончика (вверх и вниз). Мышцы этой группы, кроме того, формируют дно ротовой полости, особенно поперечная нижнечелюстная и подъязычночелюстная мышцы (рис. 31, 5), которые начинаются от нижнего края нижней челюсти, оканчиваются на подъязычной кости и по средней линии, срастаясь с соименной мышцей другой стороны, выстилают таким образом межчелюстное пространство и являются ложем для пищевода, гортани, трахеи.

Мышцы подъязычной кости водоплавающих имеют более сложное строение, в них чаще встречаются сухожильные прослойки, чем в мышцах куриных. Это связано с различным способом питания и характером пищи.

Мышцы, связывающие голову со стеловой частью тела. Голова и шея у птиц более подвижны, чем у млекопитающих. Благодаря единственному округлому мышелку птица может поворачивать голову до 130°. Разнообразные движения головы и шеи обеспечиваются как особенностями рельефа суставных поверхностей головок и ямок шейных позвонков, так и высокодифференцированными мышцами, которые располагаются на дорсальной, вентральной и боковых поверхностях шеи.

Все экстензоры головы лежат на дорсальной поверхности шеи и оканчиваются на затылочной кости (см. рис. 30). Это большая и малая дорсальные прямые

мышцы головы — *m. m. rectus capitis dorsalis major et minor*, треугольная (селезенковидная) мышца головы — *m. splenius*, малая переплетенная мышца — *m. tracheomastoidæus* и др. Начинаются они на первых 2—4 шейных позвонках. При одностороннем действии большинство из них не только поднимают голову, но и отводят ее в сторону.

Флексор — прямой вентральный сгибатель головы — *m. Pêxor rectus capitis ventralis* — лежит на вентральной поверхности шеи, где простирается от пятого шейного позвонка до основания черепа. У водоплавающих он делится на две мышцы: большой и малый вентральные сгибатели головы, что обеспечивает более разнообразные движения головой.

Движения головы в стороны и ее вращение обеспечиваются двумя парными прямыми латеральной и медиальной мышцами и двумя парными косыми краниальной и каудальной. Все они начинаются от передних шейных позвонков (от 6-го до 2-го) и оканчиваются на затылочной кости либо на атланте.

МЫШЦЫ ШЕИ

Мышцы шеи птиц (см. рис. 30) более дифференцированы, чем у млекопитающих, так как шея вместе с головой образует как бы пятую конечность, с помощью которой птицы совершают многообразные манипуляции при поимке добычи, поедании корма, строительстве гнезда, защите, нападении; у длинношеих птиц, кроме того, шея играет роль переднего руля при полете.

Движение шеи обеспечивают длинные и короткие мышцы, располагающиеся на шее в несколько пластов. Длинные мышцы лежат более поверхностно и соединяют между собой удаленные костные сегменты шеи. Короткие мышцы составляют глубокий пласт и соединяют между собой отростки двух соседних позвонков. В области шеи возможно разгибание, сгибание, отведение в сторону и в результате сочетанного действия косо расположенных мышц некоторое вращение вокруг длинной оси не только шеи целиком, но и ее отдельных участков, в результате чего шея птиц может быть в одной половине согнута, а в другой разогнута и принимает Г-образный вид, особенно у длинношеих птиц (гусей, лебедей).

Самый длинный разгибатель шеи и головы — двубрюшная мышца шеи — *m. biventer cervicis*. Она начинается от первых грудных позвонков, сужаясь, направляется вперед и переходит в сухожилие, которое ближе к голове вновь заменяется мышечным брюшком. Оканчивается мышца на чешуе затылочной кости.

Длинный разгибатель шеи — *m. extensor cervicis longus* — лежит под двубрюшной мышцей шеи. Начинается от 2—4-го грудного позвонка и тянется до второго шейного позвонка.

Глубже лежит мышечный комплекс, состоящий из полуостистой и многораздельной мышц шеи и спины — *m. semispinalis et multifidus cervicis et dorsii*. Мышцы эти образованы взаимопереплетающимися и в разной степени срастающимися брюшками. Мышечные пучки их направляются краниодорсально и краниоventрально, соединяя остистые и поперечные отростки позвонков через несколько сегментов, начиная от третьего грудного до 1—2-го шейного позвонка. При двустороннем действии шея поднимается вверх, при одностороннем поворачивается вбок.

Латеральнее полуостистой мышцы на поперечных отростках позвонков располагается длиннейшая (восходящая) мышца шеи — *m. longissimus (ascendens) cervicis*. Медиальнее полуостистой мышцы над остистыми отростками от второго до одиннадцатого шейных позвонков проходит длинная остистая мышца шеи — *m. spinalis cervicis*.

Пласт глубоких коротких мышц — разгибателей шеи — составляют: межостистые мышцы, заполняющие промежутки между остистыми отростками соседних позвонков, в каудальной части шеи замещаются связками; межпоперечные мышцы, лежащие между поперечными отростками соседних позвонков, а также глубокие пучки полуостистой и многораздельной мышц, соединяющие поперечные и остистые отростки соседних позвонков.

Все экстензоры шеи при одностороннем движении отводят шею в сторону, а при сочетанном действии коротких и длинных мышц поворачивают шею вдоль длинной оси.

Группа сгибателей шеи гораздо менее многочисленна, так как сгибание может происходить и при расслаблении мышц-разгибателей вследствие тяжести головы и

шей. Сгибатели также образуют два пласта. Поверхностный пласт представлен **длинной мышцей шеи** — *m. longus colli*, которая состоит из тринадцати мышечных порций (брюшек). Каждая порция имеет самостоятельное начало на вентральных поверхностях позвонков и конец на шейных ребрах через несколько (3—4) сегментов. Мышечные пучки направлены краниолатерально, начиная от шестого грудного позвонка, последний пучок оканчивается на вентральной дуге атланта. По средней линии соименные мышцы срастаются друг с другом. Каудальные мышечные брюшки более мощные, у гусиных они связаны между собой, что дает возможность производить шей волнообразные сгибания в каудальной части. Кроме сгибания шеи, эта мышца обеспечивает большую силу при ударе клювом.

Глубокий пласт представлен **коротким сгибателем шеи** — *m. flexor colli brevis*. Это комплекс многих коротких мышц, соединяющих вентральные гребни, поперечные отростки и шейные ребра соседних позвонков. Короткие мышцы в сумме составляют медиальный и латеральный тяжи с каждой стороны, медиальные тяжи соединяются между собой по средней линии.

Сухожилия мышц-разгибателей и сгибателей у взрослой птицы часто окостеневают, особенно в каудальной части шеи, образуя длинные, тонкие костяные пластинки с зубчатыми концами, лежащие вдоль позвоночника.

мышцы спины

Мышцы спины птиц (см. рис. 30) дифференцированы гораздо меньше, чем у млекопитающих, так как большая часть грудных и поясничных позвонков срастается. В результате этого движения в пояснично-грудном отделе позвоночника сильно ограничены, и среди мышц обычно различают два дорсальных комплекса, принимающих участие в разгибании и фиксации позвоночника и ребер. Первый из них состоит из **длиннейшей мышцы спины** — *m. longissimus dorsi*, с которой срастаются **крестцовопоясничная и поясничнореберная** мышцы (рис. 32). Начинается этот комплекс от передней части поясничнокрестцовой кости, медиальной поверхности подвздошной кости, поясничных позвонков и вертебральных концов ребер. Мышечные пучки направлены краниодорсально и закрепляются на поперечных и остистых от-

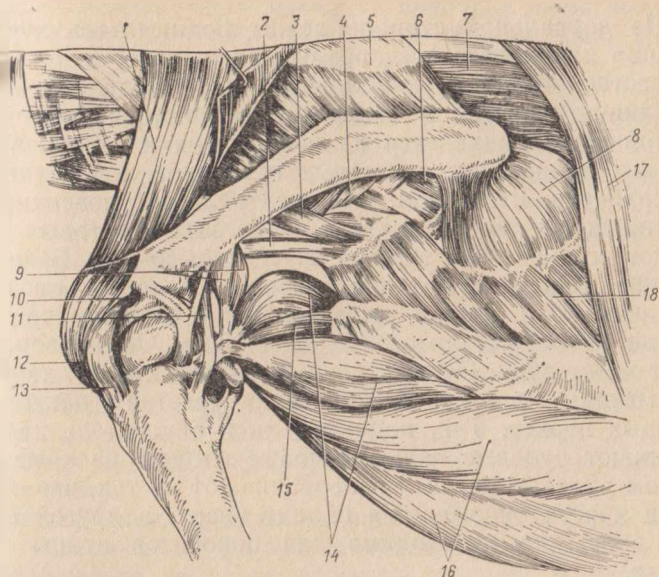


Рис. 32. Мышцы грудной клетки:

1 — трапецевидная; 2 — передняя часть поверхностной зубчатой; 3 — лестничная; 4 — глубокая зубчатая; 5 — ромбовидная; 6 — межреберные наружные; 7 — крестцовопоясничная; 8 — задняя часть поверхностной зубчатой; 9 — подлопаточная; 10 — трехкостное отверстие; 11 — малая круглая; 12 — передняя лопаткоплечевая; 13 — сухожилие глубокой грудной; 14 — коракоидноплечевая; 15 — грудинокоракоидная; 16 — глубокая грудная; 17 — портяжная; 18 — наружная косая брюшная.

ростках впереди лежащих позвонков через несколько сегментов до первых грудных позвонков. Затем мышечные пучки переходят в длиннейшую мышцу шеи.

Медиальнее расположен мышечный комплекс, образованный не полностью разделенными остистой и полустистой мышцами спины — *m. spinalis et semispinalis dorsalis*. Он тянется от дорсальной поверхности крестца по остистым отросткам поясничных и грудных позвонков до последних шейных позвонков, где переходит в остистую мышцу шеи. Комплекс состоит из мышечных брюшек, закрепляющихся по ходу мышцы через несколько сегментов. Сухожилия рано окостеневают.

МЫШЦЫ ХВОСТА

Хвост птиц подвижен, поэтому в области хвоста мышцы располагаются с дорсальной, вентральной и боковых сторон.

На дорсальной стороне лежит **подниматель хвоста**. Мышца начинается от дорсальной поверхности поясничнокрестцовой кости, каудального края подвздошной и седалищной костей и поперечных отростков хвостовых позвонков, оканчивается на поперечных и остистых отростках подвижных хвостовых позвонков и дорсальной поверхности пигостиля. По вентральной поверхности поясничнокрестцовой кости и свободных хвостовых позвонков до пигостиля тянется **опускатель хвоста**. **Боковые мышцы хвоста** лежат по боковым сторонам от каудального края лонной, подвздошной и седалищной костей до последних хвостовых позвонков. Они поворачивают хвост вбок. Осуществляя движение хвоста, хвостовые мышцы, кроме того, принимают участие в движении рулевых перьев. Так, подниматель и опускатель хвоста сближают рулевые перья, боковые мышцы раскрывают веером рулевые перья и разворачивают их так, что один конец хвоста оказывается поднят вверх, а другой опущен вниз, что необходимо для поворотов птицы при полете.

Движениями рулевых перьев управляют также специальные **мышцы рулевых перьев**, поднимающие и отводящие наружные рулевые перья. Мышцы и мышечные пучки, приводящие в движение рулевые перья, оканчиваются на их фолликулах, так что каждое перо может поворачиваться самостоятельно, а при сочетанном действии хвостовых мышц птица может быстро и четко менять положение хвоста или его отдельных частей, маневрируя в полете.

мышцы грудной клетки

Эти мышцы образуют боковые и нижние мышечные стенки грудной клетки и обеспечивают дыхательные движения. Они делятся на **мышцы-вдыхатели** — инспираторы и **выдыхатели** — экспираторы.

К мышцам-вдыхателям относятся **межреберные наружные мышцы** — *m. intercostales externi* (рис. 33 и см. рис. 31 и 32). Расположены в промежутках между ребрами, начинаясь от каудального края verteбральной части ребра и его крючковидного отростка. Закрепляются на краниальном крае следующего ребра. Их мышечные пучки направлены каудовентрально и образуют мышечную стенку от второго до седьмого ребра. При

их сокращении ребра движутся вперед и вбок, вызывая расширение грудной клетки и увеличение угла между реберальной и стеральной частями ребра.

Продолжением межреберных наружных мышц в дорсальном направлении являются **подниматели ребер** — *m. levatores costarum*, которые начинаются от вертебральных концов ребер и оканчиваются на поперечных отростках впереди лежащих грудных и последних шейных позвонков. Их короткие мышечные пучки направлены краниодорсально.

Лестничная мышца — *m. scalenus* — берет начало от поперечных отростков последних шейных и первых грудных позвонков и оканчивается на латеральной поверхности вертебральной части первого и второго ребра и их крючковидных отростках. Так же как и межреберные паружные мышцы, она двигает ребра вперед и увеличивает угол между вертебральными и стеральными частями ребер.

Поперечная грудная мышца — *m. transversus thoracis* — треугольной формы, начинается от заднего края краниального бокового отростка грудины и переходит на медиальную поверхность первых полных ребер, где и

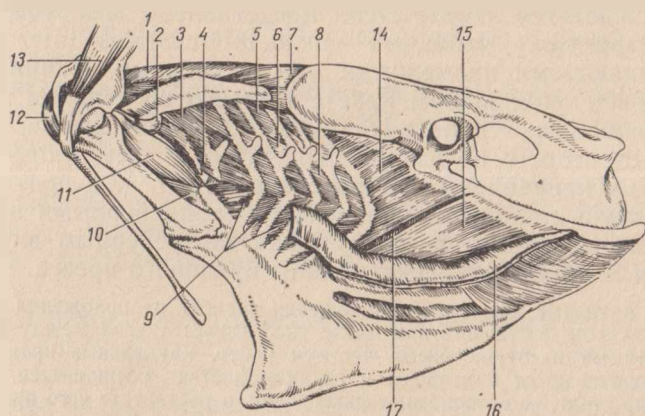


Рис. 33. Мышцы туловища пндейки:

1 — трапецевидная; 2 — подлопаточная; 3 — лестничная; 4 — зубчатая вентральная; 5 — подниматели ребер; 6 — треугольная связка; 7 — крестцовопоясничная; 8 — межреберные наружные; 9 — поперечная грудная; 10 — грудиноключиодная; 11 — коракоидоплечевая; 12 — передняя лопаткоплечевая; 13 — двуглавая плеча; 14 — внутренняя косая живота; 15 — прямая живота; 16 — наружная косая живота; 17 — поперечная живота.

заканчивается у краниального края стернальной части ребер. Синергист предыдущих мышц.

Диафрагма — diaphragma — у птиц представлена двумя фиброзно-мышечными пластинками — легочной и брюшной диафрагмами, которые не отделяют полностью грудную полость от брюшной. *Легочная диафрагма* широкая, отходит мышечными пучками от внутренних поверхностей вертебральных концов полных ребер и краниального бокового отростка грудины. Плотнo прилежит к легким с вентральной стороны. С ней срастаются легочная плевро и стенки прилегающих воздухоносных мешков, в результате чего легочная плевро выполняет роль инспиратора и способствует наполнению указанных мешков, удерживая открытыми их отверстия. *Брюшная диафрагма* — тугая фиброзно-эластическая мембрана, образовавшаяся в результате срастания внутрибрюшной фасции и брюшины со стенками воздухоносных мешков. Она отделяет печень от грудных воздухоносных мешков.

Группа мышц-выдыхателей менее многочисленна, так как выдох совершается при расслаблении мышц-инспираторов. Ребра при этом возвращаются в исходное положение, в результате объем грудной клетки уменьшается. Выдыхатели представлены **межреберными внутренними мышцами** — m. m. intercostales interni, заполняющими промежутки между ребрами. Начинаются они на краниальном крае с третьего по седьмое ребро, а оканчиваются на каудальном крае предыдущего ребра от второго по шестое включительно. Мышечные пучки их направлены краниовентрально, т. е. в противоположную сторону по сравнению с межреберными наружными мышцами. В акте выдоха межреберным внутренним мышцам помогают мышцы брюшного пресса.

Активные дыхательные движения зависят от положения птицы. Во всяком положении при вдохе увеличивается угол между вертебральными и стернальными частями ребер, каудальные края ребер поворачиваются в стороны и грудная клетка расширяется. Когда птица стоит, ее позвоночник фиксирован, в результате чего при вдохе грудная кость движется вниз, а коракоидная и ключица — вперед. Это приводит к увеличению объема грудной клетки в глубину и длину. При сидении, когда грудная кость опирается на опору, или при полете, когда она вместе с плечевым поясом фиксирована летательными мышцами, увеличение объема грудной клетки достигается за счет движения позвоночника вверх.

МЫШЦЫ ЖИВОТА

Мышцы, образующие стенку живота, у птиц те же, что и у млекопитающих (см. рис. 33).

Наружная косая мышца живота — *m. obliquus externus abdomini* — лежит в вентролатеральной части брюшной области, начинается четырьмя — семью зубцами от вертебральных частей ребер и их крючковидных отростков. Мышечные пучки ее расходятся широким веером и прикрепляются к краниальному и боковому отросткам грудины, апоневрозом — к наружному краю подвздошной и лонной костей, а с соименной мышцей — по средней (белой) линии живота до ануса.

Внутренняя косая мышца живота — *m. obliquus internus abdomini* — лежит под наружной косой брюшной мышцей. Берет начало от наружного края подвздошной и передней части лонной кости. Мышечные пучки ее идут в противоположном направлении, чем у наружной косой мышцы, и закрепляются на каудальном крае последнего стернального ребра.

Прямая мышца живота — *m. rectus abdomini* — лежит под косыми мышцами живота. Начинается апоневрозом от каудального края последнего стернального ребра и грудины, оканчивается на каудальном крае лонной кости. С соименной мышцей срастается по средней линии живота.

Поперечная мышца живота — *m. transversus abdominis* — образует самый глубокий слой брюшной стенки. Берет начало от вентрального края подвздошной и лонной костей и от медиальной поверхности трех последних ребер. Оканчивается широким апоневрозом на грудной кости и ее заднем отростке, а также на средней линии живота, срастаясь с соименной мышцей другой стороны.

Все перечисленные мышцы брюшной стенки при своем сокращении давят на внутренности как брюшной пресс, особенно при дефекации и снесении яиц; оттягивая ребра назад и производя давление на воздухоносные мешки, они играют роль экспираторов.

От заднего конца подвздошной, седалишной и лонной костей отходит ряд мышц, вплетающихся в круговую мышцу заднепроходного отверстия — *сфинктер ануса клоаки* (см. рис. 30). Эти мышцы поднимают и опускают анус и клоаку и способствуют копуляции.

МЫШЦЫ ГРУДНОЙ КОНЕЧНОСТИ (КРЫЛА)

Мышцы грудной конечности (рис. 34 и см. рис. 30, 32 и 33) сильно дифференцированы. В их состав входит несколько десятков мышц. Грудная конечность птиц связана с туловищем с помощью мышц, т. е. синсаркозом в области плечевого пояса и плеча. Эта связь осуществляется наиболее сильными мышцами, расположенными в проксимальных отделах конечности и на осевой части тела. Большинство из них имеет хорошо развитые мышечные брюшки и широко прикрепляется к костям. Кроме связывания конечности с туловищем, эти мышцы выполняют основную работу во время полета, поднимания, опускания крыла, пронируя и супинируя его в зависимости от маневров, совершаемых птицей.

Мышцы, соединяющие плечевой пояс с туловищем. Из костей плечевого пояса с туловищем наиболее тесно связана лопатка — четырьмя мышцами.

Трапецевидная (треугольная) мышца — *m. trapezius* — расположена в области спины. Она отходит от надостистой связки и остистых отростков первых шести грудных позвонков. Закрепляется мясисто по вертебральному краю лопатки. Поднимает лопатку.

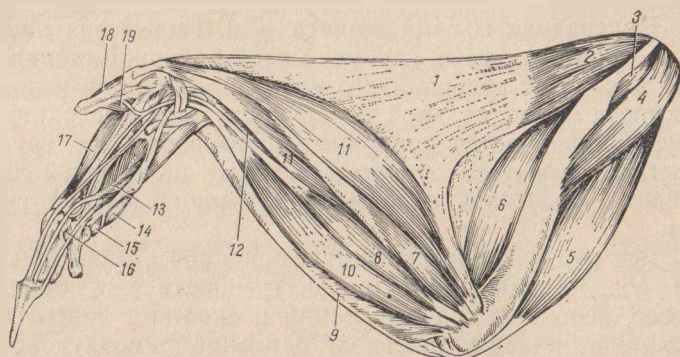


Рис. 34. Мышцы крыла индейки с латеральной стороны;

1 — передняя летательная перепонка; 2 — напрягатель летательной перепонки; 3 — задняя лопаткоплечевая; 4 — дельтовидная; 5 — длинная головка трехглавой мышцы плеча; 6 — двуглавая плеча; 7 — короткий супинатор; 8 — сгибатель II и III пальцев; 9 — локтевая; 10 — локтевой сгибатель запястья; 11 — лучевой разгибатель запястья; 12 — длинный разгибатель III пальца; 13 — межкостная дорсальная; 14 — длинный сгибатель IV пальца; 15 — короткий сгибатель IV пальца; 16 — отводящая IV палец; 17 — короткий разгибатель III пальца; 18 — разгибатель (абдуктор); 19 — сгибатель (аддуктор) II пальца.

Ромбовидная мышца — *m. rhomboideus* — лежит под трапецевидной мышцей. Имеет широкое начало от остистых отростков и дужек последних шейных — первых грудных позвонков и конец по всей длине лопатки с ее медиальной стороны и на проксимальном конце ключицы. В этой мышце на основании различий в направлении мышечных волокон выделяют две части — поверхностную, лежащую краниальнее, и глубокую, расположенную каудальнее. Поверхностная ромбовидная мышца тянет лопатку назад и вверх, прижимая ее к грудной клетке, и является синергистом мышц-вдыхателей. Глубокая ромбовидная мышца тянет лопатку вперед и вверх.

Поверхностная (большая) зубчатая мышца — *m. serratus superficialis (major)* — лежит в боковой грудной области. В мышце различают три части: переднюю, заднюю и задней летательной перепонки (метапатагиальную), часто выделяемые в самостоятельные мышцы. *Передняя часть* начинается от двух последних редуцированных шейных ребер и нижних концов стернальных ребер и оканчивается на нижнем крае переднего конца лопатки. Мышечные волокна этой части направлены краниодорсально, в результате чего при ее сокращении лопатка движется назад и вниз. При фиксированной конечности (с помощью ромбовидной мышцы) эта часть тянет ребра вверх, расширяя грудную клетку и межключичный воздухоносный мешок. При полете является синергистом мышц-вдыхателей.

Задняя часть поверхностной зубчатой мышцы начинается от крючковидных отростков первых стернальных ребер и оканчивается на вентральном крае заднего конца лопатки. Мышечные пучки этой части направлены в противоположную сторону — каудодорсально по сравнению с предыдущей частью, в результате чего указанные части являются антагонистами. При сокращении задней части лопатка оттягивается в сторону, а при фиксированной конечности эта часть является синергистом мышц-вдыхателей.

Метапатагиальная часть, начинаясь вместе с задней частью, переходит в узкое длинное мышечное брюшко, кончающееся сухожилием, которое вплетается в заднюю летательную перепонку и фолликулы контурных перьев плечевой области. Натягивает летательную перепонку

(вместе с мышцей летательной перепонки и метапатагиальной частью широчайшей мышцы спины).

Глубокая (малая) зубчатая мышца — *m. serratus profundus (minor)* — находится выше и глубже поверхностной зубчатой мышцы, частично ею прикрыта. Начинается от стернальных ребер и вертебральных концов стернальных ребер на уровне крючковидных отростков и тянется почти параллельно позвоночнику до дорсального края заднего конца лопатки. Тянет лопатку вниз и в сторону. При фиксированной конечности является синергистом выдыхателей, так как тянет ребра назад.

Две мышцы соединяют стенку грудной клетки с коракоидной костью:

ребернокоракоидная мышца — *m. costacoracoideus* — начинается отдельными пучками от крючковидных отростков ребер и закрепляется на латеральной поверхности коракоидной кости. Тянет коракоидную кость вниз, одновременно поворачивая ее, чем участвует в отведении и повороте крыла;

грудинокоракоидная мышца — *m. sternocoracoideus* — берет начало от переднего края краниального бокового отростка грудины и от стернальных частей 2—5 ребер. Кончается мясисто на дистальном конце коракоидной кости (на внутренней поверхности ее бокового отростка — акрокоракоида). Является синергистом предыдущей мышцы. Тянет коракоидную кость вниз и прижимает ее к груди, благодаря чему является фиксатором грудино-коракоидного сустава и оказывает сопротивление боковому давлению воздуха на плечевой сустав. При фиксированной конечности поднимает передние ребра, чем расширяет грудную клетку.

Мышцы, соединяющие плечо с туловищем (см. рис. 30). Эти мышцы являются самыми крупными в теле птицы, особенно большая грудная мышца — основной опускающий и пронатор крыла. Кроме нее, эти функции выполняет небольшая подлопаточная мышца. Остальные мышцы этой группы участвуют в поднимании, супинации, приведении и отведении крыла, а также в удержании плеча в горизонтальной плоскости при сложенном крыле. Мышцы, поднимающие крыло, развиты гораздо слабее, так как это движение в значительной мере совершается автоматически в результате давления снизу и не требует больших мышечных усилий.

• **Поверхностная большая грудная мышца** — *m. pectoralis superficialis major* — самая крупная мышца тела птицы; ее масса составляет до 47 % от всей мускулатуры. В ней различают три части, не полностью отделенные друг от друга: грудную, передней летательной перепонки (пропатагиальную) и брюшную (подкожную).

Основная наиболее мощная — *грудная часть* имеет широкое мясистое начало по всей длине киля от бокового и среднего каудального отростков грудной кости, ключицы, стернальных частей ребер, от грудиноключичной и грудинокоракоидной фиброзных мембран. Мышечное брюшко выполняет всю нижнюю поверхность грудной кости, частично коракоидную кость и ключицу и переходит в сильное сухожилие, которое идет к наружной поверхности плечевой кости и закрепляется на гребне ее латерального бугра. Мышечные пучки внутри грудной части располагаются веерообразно, в результате чего последняя порция этой части тянет крыло назад и вниз, средняя порция тянет крыло вниз, слегка прогибая его при этом, передняя порция тянет крыло вперед и вниз. *Пропатагиальная часть* в виде длинного тонкого сухожилия отходит от передней порции грудной части и вплетается в переднюю летательную перепонку, натягивая ее. *Брюшная часть (подкожная)* имеет вид тонких мышечных пучков, идущих от грудной части к грудной птерилии, где она соединяется с фолликулами контурных перьев и взъерошивает, поднимает их.

Глубокая грудная (надкоракоидная, подключичная) мышца — *m. pectoralis profundus (supracoracoideus)* (см. рис. 32) — лежит на грудной кости около ключицы и коракоида, почти в 10 раз меньше большой грудной мышцы и полностью закрыта ею. Имеет широкое начало от тела и киля грудной кости, от тела ключицы и коракоидной кости и от грудиноключичнокоракоидной мембраны. Брюшко переходит в сухожилие, которое перекидывается, как через блок, через трехкостное отверстие плечевого пояса и оканчивается на латеральном гребне и латеральном бугре плечевой кости, охватывая плечевой сустав снаружи. Отводит и супинирует плечо, а с ним поднимает и вращает все крыло.

Широчайшая мышца спины — *m. latissimus dorsi* (см. рис. 30) — соединяет плечевую кость с позвоночником, состоит из нескольких не полностью разделенных частей. *Передняя часть* ремневидная, начинается от остистых

отростков последних шейных — первых грудных позвонков и дорсальной части лопатки; *задняя часть* в виде маленького брюшка — от последних грудных, поясничных позвонков и от гребня подвздошной кости. Обе части закрепляются на гребне латерального бугра плечевой кости, при этом мышечные пучки их перекрещиваются так, что передняя часть закрепляется дистальнее задней. От задней части ответвляется *метапатагиальная часть*, которая в виде плоского мышечного брюшка вплетается в заднюю летательную перепонку и натягивает ее. Медиальнее метапатагиальной части ответвляется *подкожная часть*, мышечные пучки которой заходят в кожу верхней шейной птерилии и взъерошивают контурные перья этой области. Передняя и задняя части широчайшей мышцы спины притягивают плечо к телу, при сложенном крыле удерживают плечо в горизонтальном положении; при полете в фазе опускания крыла удерживают туловище в горизонтальном положении, ограничивают опускание тела между крыльями.

МЫШЦЫ СВОБОДНОЙ КОНЕЧНОСТИ

Как правило, они имеют веретеновидную или ремневидную форму с удлинненными сухожилиями, которые в дистальных звеньях конечности часто окостеневают.

Мышцы свободной конечности, лежащие в области плечевого пояса и действующие на плечо через плечевой сустав

Принимают участие в опускании и поднимании крыла, пронации, супинации, отведении и приведении плеча (см. рис. 34).

Подниматели плеча (см. рис. 32 и 34). **Дельтовидная мышца** — *m. deltoideus* — состоит из двух частей, начинающихся отдельными головками, но соединенных в одно конечное сухожилие. Большая часть (*большая дельтовидная мышца*) берет начало от лопатки, ключицы и коракоидной кости около трехкостного отверстия. Меньшая часть (*малая дельтовидная мышца*) начинается на лопатке и ключице дистальнее большей части. Обе части направляются вниз и единым сухожилием закрепляются на гребне латерального бугра плечевой кости проксимальнее места прикрепления большой грудной мышцы. Кроме поднимания крыла, эта мышца тянет плечо вперед, чем способствует его супинации с одновременным отведением от тела.

Из мышц плечевого пояса синергистом дельтовидной мышцы является описанная выше глубокая грудная (пудоракоидная) мышца.

Очень слабыми поднимателями крыла являются передняя и задняя лопаткоплечевые мышцы. Их основной функцией является пронация крыла, которая направлена к противодействию пассивной супинации, возникающей при полете в результате воздействия потоков воздуха на крыло.

Передняя лопаткоплечевая мышца — *m. scapulohumeralis anterior* — начинается от латеральной поверхности лопатки возле суставной ямки, оканчивается на медиальном бугре плечевой кости около воздушного отверстия. У куриных очень слабо развита. Одновременно с подниманием и пронацией плеча она тянет крыло назад и притягивает его к телу.

Задняя лопаткоплечевая мышца — *m. scapulohumeralis posterior* — начинается от большей части латеральной поверхности лопатки каудальнее передней лопаткоплечевой мышцы. Оканчивается рядом с этой мышцей на медиальном бугре плечевой кости. Более развита по сравнению с предыдущей мышцей (самый сильный пронактор и аддуктор плеча).

Опускатели плеча (см. рис. 32 и 33). **Подлопаточная мышца** — *m. subscapularis* — начинается на медиальной поверхности лопатки, оканчивается сухожильно на медиальном бугре плечевой кости. У куриных слабо развита, часто срастается с коракоидными мышцами. У гусиных состоит из двух порций, имеющих большие видовые и индивидуальные различия.

Коракоидоплечевая мышца — *m. coraco humeralis* — состоит из нескольких частей, сильно различающихся по степени развития и обособленности у разных видов птиц: у куриных слабее, чем у гусиных. Чаще всего имеет два брюшка — переднее и заднее, имеющих общее начало на коракоидной кости, но может начинаться, кроме того (особенно у гусиных), от стернальных частей ребер, от грудиноключичнокоракоидной мембраны и костей плечевого пояса. Оканчивается мышца двумя ветвями — на латеральном и медиальном буграх плечевой кости. Кроме опускателя плеча, является его аддуктором; переднее брюшко тянет плечо вперед, а заднее — назад и внутрь. Мощным синергистом этих мышц и основным опускателем крыла является большая грудная мышца.

Мышцы, лежащие в области плеча и предплечья и действующие на предплечье через локтевой сустав

У птиц в локтевом суставе сохранилось движение только по одной оси в одной плоскости — сгибание и разгибание.

Разгибатели локтевого сустава (см. рис. 30 и 34). Трехглавая мышца плеча — *m. triceps brachii* — имеет три головки. *Длинная головка* начинается от шейки лопатки и лежит на дорсальной поверхности плечевой кости, *средняя плечевая* — от медиального бугра плечевой кости, *латеральная плечевая* — от гребня медиального бугра плечевой кости. Обе плечевые головки проходят по задней поверхности плечевой кости. Все три головки оканчиваются на локтевом отростке локтевой кости; часто около места прикрепления содержат в себе сезамовидную косточку. Это основной разгибатель предплечья. Ему помогает группа мелких локтевых мышц, расположенных между надмышцелками плечевой кости и проксимальным концом костей предплечья. Однако эти короткие мышцы настолько слабы, что их роль сводится в основном к укреплению предплечья в определенном положении по отношению к плечу, а не к осуществлению движения.

Сгибатели локтевого сустава (см. рис. 30 и 34) образуют многочисленную группу, так как это движение требует больших мышечных усилий для преодоления сопротивления массы нижележащих звеньев конечности, в то время как разгибание во многом осуществляется автоматически благодаря действию силы тяжести предплечья и кисти.

Двуглавая мышца — *m. biceps brachii* — сильная веретеновидная мышца, начинается двумя сухожильными головками: *длинной* — от верхнего отростка коракоидной кости (акрокораконида) и ключицы, *короткой* — сухожильной от медиального бугра плечевой кости. Обе головки объединяются в одно широкое мышечное брюшко, которое затем делится на два конечных сухожилия, прикрепляющихся раздельно на проксимальных концах лучевой и локтевой костей. От начала мышечного брюшка отделяется небольшая пропатагиальная часть, которая вырастает в длинное сухожилие передней летательной перепонки. Кроме сгибания локтевого сустава, разгибает

плечевого сустава и приводит предплечье к туловищу. При ходьбе фиксирует крыло в согнутом и приведенном положении.

Плечевая мышца — *m. brachii* — короткая, лежит на нейтральной стороне внутри угла локтевого сустава между дистальным концом плечевой и проксимальным концом локтевой кости. Кроме сгибания, производит пекоторую супинацию предплечья, чем помогает локтевой связке противостоять излишней пронации.

Кроме указанных мышц, в сгибании локтевого сустава участвуют мышцы: супинатор и два пронатора (поверхностный и глубокий), которые утратили свою первоначальную функцию, отраженную в их названиях, в связи с утратой подвижности локтевой и лучевой костей относительно друг друга. Все эти мышцы короткие, располагаются между мышечками плечевой кости и проксимальным концом лучевой кости. Супинатор лежит с латеральной, а пронаторы — с медиальной стороны.

Мышцы летательных перепонки длинные веретеновидные, с короткими брюшками и длинными сухожилиями. Это не что иное, как пропатагиальные порции большой грудной, дельтовидной мышцы и двуглавой мышцы плеча, которые, переплетаясь, соединяются с собственными мышцами перепонки: длинным и коротким напрягателями передней летательной перепонки. *Длинный напрягатель* идет по всему наружному краю перепонки, а *короткий напрягатель*, имеющий больше мышечных пучков, распространяется в глубине ее. Кроме напряжения передней летательной перепонки, указанные мышцы принимают участие в сгибании локтевого и разгибании запястного суставов.

К задней летательной перепонке отходят мышечные пучки от переднего края подвздошной кости, образуя *напрягатель задней летательной перепонки*.

Мышцы, лежащие в области плеча и предплечья и действующие на пясть через запястный сустав

С этим суставом связаны мышцы экстензоры и флексоры.

Разгибатели запястного сустава (см. рис. 30 и 34). **Лучевой разгибатель запястья** — *m. extensor carpi radialis* — лежит по переднему краю лучевой кости, имеет две слабо разделенные головки. Одна — более поверхностная — начинается от латерального надмыщелка плечевой кости, другая — более глубокая —

от верхней половины лучевой кости. Головки переходят в общее брюшко, кончающееся сухожилием на второй пястной кости. Разгибают запястный сустав, одновременно сгибая локтевой сустав.

Локтевой разгибатель запястья — *m. extensor carpi ulnaris* — начинается на латеральном надмыщелке плечевой кости. Имеет массивное брюшко и оканчивается сухожилие на проксимальном конце третьей пястной кости.

Сгибатели запястного сустава (см. рис. 30 и 34). **Лучевой сгибатель запястья** — *m. flexor carpi radialis* — начинается на медиальном надмыщелке плечевой кости, проходит по внутренней поверхности лучевой кости и закрепляется на лучевой кости запястья и второй-третьей пястной кости.

Локтевой сгибатель запястья — *m. flexor carpi ulnaris* — сильная мышца, лежит на медиальной поверхности предплечья от медиального надмыщелка плечевой кости до локтевой кости запястья. Своим началом часто сливается с поверхностным пальцевым сгибателем. Кроме сгибания, участвует в опускании крыла, тянет вниз запястье и пальцы, препятствуя при полете их выворачиванию вверх.

Кроме перечисленных мышц, в сгибании запястного сустава принимает участие несколько небольших мышц с короткими брюшками, расположенных между костями предплечья и пясти.

Мышцы, лежащие в области предплечья и кисти и действующие на пальцы

Это в основном экстензоры и флексоры, у которых может быть слабо выражена побочная функция — приведение, отведение, супинация или пронация.

Разгибатели пальцев (см. рис. 30 и 34). **Общий разгибатель пальцев** — *m. extensor digitorum communis* — берет начало от латерального надмыщелка плечевой кости, брюшко его тянется от латеральной поверхности предплечья и делится около начала пястпозапястной кости на два сухожилия. Более короткое оканчивается на первой фаланге II пальца, который разгибает и отводит, более длинное переходит на пальмарную поверхность и оканчивается на первой фаланге III пальца.

Эта ветвь не только разгибает III палец, но и супинирует его, в результате чего между вторым и третьим маховыми перьями образуется щель. Благодаря этому мышца во время машущего полета при поднимании и распрямлении кисти уменьшает сопротивление воздуха. Кроме разгибания кисти, мышца производит сгибание локтевого сустава.

Кроме общего разгибателя пальцев, есть **специальные длинные и короткие разгибатели**, действующие отдельно на II, III и IV пальцы. Длинные разгибатели II, III и IV пальцев начинаются на лучевой и локтевой костях, брюшки их лежат в межкостном пространстве области предплечья и переходят в сухожилия, которые закрепляются на фалангах соответствующих пальцев, либо срастаются с общим пальцевым разгибателем, либо проходят сквозь его сухожилие. Отдельные мышечные пучки от этих мышц идут к фолликулам маховых перьев, лежащих в области предплечья и кисти. Короткие разгибатели пальцев начинаются от костей запястья и пясти и оканчиваются на пальцах и фолликулах маховых перьев.

Специальные разгибатели пальцев не только разгибают соответствующий палец, но и отводят его и слегка супинируют. Благодаря всем этим движениям происходит поднятие кисти и раздвигание шести первых маховых перьев.

Сгибатели пальцев (см. рис. 30 и 34). **Поверхностный сгибатель пальцев** — *m. flexor digitorum superficialis* — берет начало от медиального надмыщелка плечевой кости и от фасции предплечья. Его маленькое веретеновидное брюшко лежит в межкостном пространстве предплечья, имеет сильное сухожильное зеркало, переходящее в пластинчатое сухожилие, от которого отходят веточки к каждому второстепенному маховому перу. Конечное сухожилие его закрепляется на пальмарной поверхности первой и второй фаланг III пальца. Кроме сгибания пальцев, напрягает фасцию предплечья, притягивает кисть и предплечье к плечу, т. е. участвует в складывании крыла; производит небольшое отведение и пронацию III пальца. При перерезке сухожилия этого сгибателя полет становится невозможным.

Глубокий сгибатель пальцев — *m. flexor digitorum profundus* — берет начало на проксимальной части пальмарной поверхности локтевой кости, лежит в межкост-

ном пространстве, его конечное сухожилие рано окостеневает. Оканчивается на пальмарной стороне первой и второй фаланг III пальца. Производит сгибание и приведение кисти, легкую супинацию III пальца.

Среди флексоров, как и среди экстензоров, кроме мышц, действующих на кисть в целом, есть *специальные сгибатели*, действующие на отдельные пальцы или отдельные фаланги пальцев. Они начинаются на дистальном конце костей предплечья и на пястных костях, закрепляются на фалангах II, III и IV пальцев, сгибая соответствующий палец. Некоторые из них, кроме того, отводят или приводят пальцы, расправляют и поднимают маховые перья.

Куриные образуют группу наземных птиц со скрытым образом жизни. Летуны они плохие, но для них важен резкий внезапный взлет как средство избежать опасности. Этому подчинено и строение крыла. Коракоидные кости расходятся под углом к туловищу, ключицы тонкие, сходятся друг с другом под острым углом, кости плеча и предплечья сравнительно короткие. Все это укорачивает крыло, а длинные маховые перья делают его широким. Короткое, широкое, сильно выгнутое вверх выпуклое тупое крыло куриных с обособленными вершинами маховых перьев (разрезное крыло) делает полет медленным и шумным, но зато позволяет резко без разбега взлетать. Этому способствуют мощно развитые мышцы плечевого пояса и мышцы, связывающие грудную конечность с туловищем, особенно большая и глубокая грудные мышцы, прикрепляющиеся к высокому и длинному гребню грудной кости.

Эти мышцы позволяют совершать сильные частые взмахи крыльями, довольно высоко поднимая и удерживая в воздухе тяжелое тело птицы. Хорошо развитое крылышко, разрезанность вершин крыльев, развитый хвост позволяют при коротком крыле увеличивать подъемную силу, маневрировать в полете и совершать плавную посадку.

Подобная структура крыла характерна и для домашних куриных, хотя они и не летают, потеряв эту способность под влиянием одомашнивания.

Совершенно иной тип строения крыла у домашних водоплавающих. По происхождению это перелетные птицы, способные преодолевать большие расстояния на большой высоте. Все отделы скелета грудной конечности у них вытянуты, коракоидная кость прилежит к туловищу, ключицы соединяются под прямым углом. Все это характерно для хороших летунов. Крыло у них длинное, узкое с очень длинными краевыми большими маховыми перьями.

Вершины маховых перьев плотно прилегают друг к другу, так что крыло представляет собой единую упругую поверхность. Такое крыло обладает большой поддерживающей силой, тратится меньше мышечной энергии на совершение полета — взмах крыльями медленнее и реже, чем у куриных, следовательно, полет экономичнее. Но при взлете требуется разбежаться, или проплыть какое-то расстояние, или повернуться навстречу ветру, чтобы птица смогла подняться в воздух.

МЫШЦЫ ТАЗОВОЙ КОНЕЧНОСТИ

На тазовой конечности находится 32—36 мышц (рис. 35, 36 и см. рис. 30). Поскольку тазовый пояс к туловищу присоединяется неподвижно — синартрозом, мышцы собственно тазового пояса практически не развиты. В то же время мышцы, действующие на тазобедренный сустав, многочисленны. Они расположены как в области таза, так и в области бедра. Тазобедренный сустав многоосный, поэтому мышцы, действующие на него, делятся на экстензоры, флексоры, аддукторы, абдукторы, супинаторы и пронаторы. Большинству мышц свойственна какая-либо основная и побочная функции.

Мышцы, лежащие в области тазового пояса, имеют плоские брюшки и широкую площадь прикрепления. Мышцы свободной тазовой конечности веретеновидные, с длинными узкими конечными сухожилиями, часто окостеневающими в дистальных участках конечности. Поверхностные мышцы дистальных звеньев, как правило, длиннее глубоких мышц этих же звеньев.

Мышцы, расположенные в области тазового пояса и действующие на тазобедренный сустав

Разгибатели тазобедренного сустава (см. рис. 30 и 35) — наиболее многочисленная группа, так как основная энергия при ходьбе тратится на разгибание суставов, в то время как сгибание может происходить пассивно под влиянием тяжести тела при расслабленных разгибателях.

Поверхностная ягодичная мышца — *m. gluteus superficialis* — покрывает снаружи ягодичную ямку подвздошной кости, имеет мясистое брюшко, переходящее в сухожилие, которое оканчивается на большом вертеле бедренной кости. Кроме разгибания тазобедренного сустава, эта мышца отводит бедро от тела.

Средняя ягодичная мышца — *m. gluteus medius* — частично закрыта поверхностной ягодичной мышцей. Начинается от переднего края подвздошной кости, имеет вытянутое брюшко, формирующее сильное сухожилие, которое прикрепляется на большом вертеле бедренной кости позади поверхностной ягодичной мышцы, синергистом которой и является.

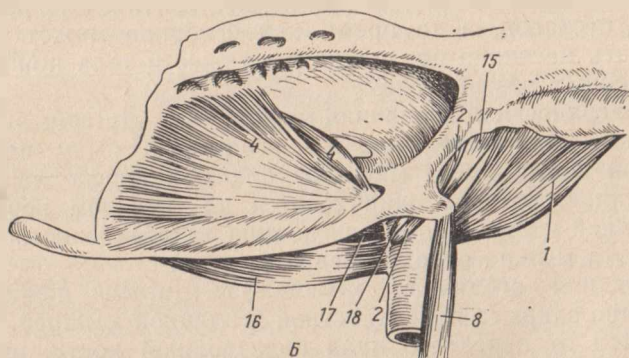
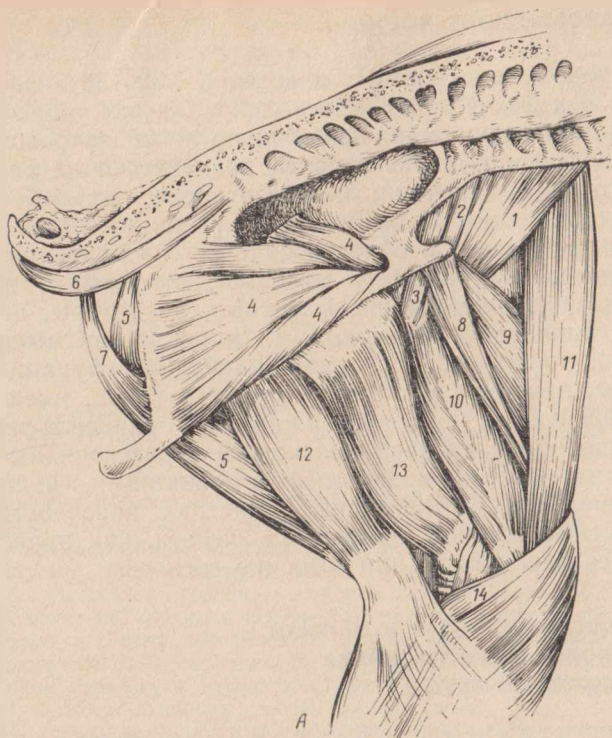
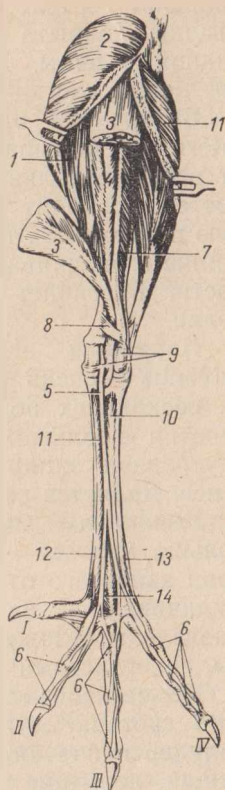


Рис. 35. Мышцы бедра поверхностные (А) и глубокие (Б):

1 — поверхностная ягодичная; 2 — средняя ягодичная; 3 — подвздошная; 4 — внутренняя запирательная; 5 — полуперепончатая; 6 — опускатель хвоста; 7 — грушевидная заднебедренная часть; 8 — гребешковая; 9 — средняя головка четырехглавой мышцы бедра; 10 — внутренняя головка четырехглавой мышцы бедра; 11 — портняжная; 12 — стройная; 13 — приводящая; 14 — икроножная; 15 — глубокая ягодичная; 16 — наружная запирательная; 17 — квадратная бедра; 18 — двойничная.

Рис. 36. Мышцы голени и стопы индейки с латеральной стороны:

1 — задняя большеберцовая; 2 — икроножная; 3 — передняя большеберцовая; 4 — длинный общий пальцевый разгибатель; 5 — сухожилие длинного общего пальцевого разгибателя; 6 — места прикрепления сухожилий длинного общего пальцевого разгибателя; 7 — третья малоберцовая; 8 — латеральная связка; 9 — мыщелки большеберцовой кости; 10 — аддуктор IV пальца; 11 — короткий разгибатель I пальца; 12 — аддуктор II пальца; 13 — аддуктор IV пальца; 14 — разгибатель III пальца.



Глубокая (малая) ягодичная мышца — *m. gluteus profundus* — маленькая плоская мышца треугольной формы, расположенная между вентральным краем ягодичной ямки подвздошной кости и большим вертелом бедренной кости. Полностью закрыта поверхностной ягодичной мышцей.

Грушевидная мышца — *m. piriformis* — лежит позади поверхностной ягодичной мышцы, состоит из двух частей, разделенных почти на всем протяжении. *Заднебедренная часть* тонкая, узкая, начинается сухожильно от поперечных отростков хвостовых позвонков и лигостиля; *подвздошнобедренная часть* примерно в 2 раза шире, треугольной формы, отходит от вентрокаудального края латеральной поверхности подвздошной кости. Обе части, объединяясь, оканчиваются на плантарной поверхности бедренной кости около большого вертела. У гуся и утки грушевидная мышца не делится на части, а имеет широкое прикрепление от всех указанных мест. Кроме разгибания тазобедренного сустава, при котором бедро оттягивается назад, эта мышца за счет действия заднебедренной части производит опускание хвоста.

Квадратная мышца бедра — *m. quadratus femoris* — небольшая мясистая мышца на латеральной поверхности седалищной кости. Мышечные пучки ее, начинаясь на латеральной поверхности седалищной кости каудальнее запятого отверстия, направляются вперед, переходят в плоское сухожилие, которое оканчивается на

большом вертеле бедренной кости. Большая часть этой мышцы покрыта подвздошнобедренной частью грушевидной мышцы. Кроме разгибания, эта мышца отводит бедро, слегка супинируя его при этом.

Внутренняя запирательная мышца — *m. obturatorius internus* — большая, мясистая, треугольная. Начинается от всей медиальной поверхности лонной и седалищной костей, проходит через запертое отверстие на латеральную поверхность тазовой кости, формирует сильное сухожилие и оканчивается под большим вертелом бедренной кости. Разгибает тазобедренный сустав и супинирует бедро.

Наружная запирательная мышца — *m. obturatorius externus* — очень маленькая, мясистая, может состоять из нескольких порций, идущих от краев запертого отверстия к большому вертелу бедренной кости. Прикрыта внутренней запирательной мышцей, может вплетаться в нее. Является ее синергистом.

Двойничные мышцы — *m. m. gemelli* — две: *верхняя* — больше, *нижняя* — меньше. Начинаются от краниального края запертого отверстия, седалищной и лонной костей. Оканчиваются на большом вертеле бедренной кости. Разделены сухожилием внутренней запирательной мышцы, синергистами которой являются.

Кроме перечисленных мышц, разгибание тазобедренного сустава осуществляют мышцы: двуглавая бедра, полунерепончатая, полусухожильная, стройная и приводящая, лежащие в области бедра и действующие одновременно на тазобедренный и коленный суставы.

Сгибатели тазобедренного сустава (см. рис. 30 и 35). **Подвздошная мышца** — *m. iliacus* — небольшая мясистая, берет начало от латеральной поверхности и вентрального края передней половины подвздошной кости. Оканчивается с медиальной стороны бедренной кости на малом вертеле. Одновременно со сгибанием тазобедренного сустава производит его супинацию. Кроме этой мышцы, флексорами тазобедренного сустава являются: напрягатель широкой фасции бедра, портняжная и гребешковая, лежащие в области бедра и действующие одновременно на тазобедренный и коленный суставы.

Абдукторы тазобедренного сустава (см. рис. 30 и 35). Отведение тазобедренного сустава, а следовательно, и всей конечности от тела выполняют по-

поверхностная и средняя ягодичные мышцы, квадратная и двуглавая мышцы бедра.

Аддукторы тазобедренного сустава (см. рис. 35). Приводящая мышца — *m. adductor* — имеет две части: латеральную и медиальную. Обе части начинаются от латеральной поверхности седалищной и лонной костей, латеральная — от дорсального, а медиальная — от вентрального их края. Оканчивается мышца единым сухожилием на медиальной поверхности бедренной кости — от ее середины до медиального мыщелка. Кроме приведения бедра, осуществляет его некоторую пронацию и разгибание тазобедренного сустава.

Супинаторы тазобедренного сустава: квадратная и двуглавая мышцы бедра, внутренняя и наружная запирательная мышцы, подвздошная и двойничные мышцы.

Пронаторы тазобедренного сустава: полунерепопчатая, полусухожильная и стройная мышцы.

Мышцы, расположенные в области бедра и действующие одновременно на тазобедренный и коленный суставы

Разгибатели тазобедренного и сгибатели коленного суставов (см. рис. 30 и 35). **Двуглавая мышца бедра** — *m. biceps femoris* — крупная плоская, покрывает сверху ягодичные мышцы, имеет две головки — длинную и короткую. Начинается на дорсальном крае подвздошной кости и поперечных отростках последних поясничнокрестцовых позвонков. Длинная головка переходит в узкое мышечное брюшко, которое срастается с напрягателем широкой фасции бедра и с полусухожильной мышцей, конечное плоское сухожилие ее вплетается в связку коленной чашки с большеберцово-заплюсневой костью и в фасцию бедра.

Короткая головка образует короткое мышечное брюшко, которое переходит в мощное сухожилие, усиленное в дистальной части бедра белой фиброзной петлей. Эта петля мешает чрезмерному натяжению мышц между тазом и голенью. Оканчивается короткая головка на коленной чашке и головке малоберцовой кости.

Вся мышца тянет бедро и голень назад, что приводит к разгибанию тазобедренного и сгибанию коленного сус-

тавов. Одновременно с этими движениями производит отведение и супинацию конечности.

Полуперепончатая мышца — *m. semimembranosus* — начинается от латеральной поверхности подвздошной и седалищной костей, от поперечных отростков хвостовых позвонков и пигостиля. Формирует мясистое плоское брюшко в задней части бедра. Закрепляется на медиальной поверхности дистальной трети бедра, вплетаясь частично в медиальную бедренную фасцию — верхняя порция и частично в икроножную мышцу — нижняя порция. У утки мышца имеет две отдельные самостоятельные точки прикрепления на бедренной кости. Сокращение верхней порции приводит к разгибанию и пронации тазобедренного сустава, нижней порции — к сгибанию коленного и разгибанию заплюсцового сустава, а так как мышца при работе сокращается целиком, происходит синхронное разгибание тазобедренного и заплюсцового и сгибание коленного суставов, легкая пронация конечности.

Полусухожильная мышца — *m. semitendinosus* — начинается от нижнего края седалищной и лонной костей, идет по медиальной поверхности бедра, образует широкое плоское сухожилие, которое проходит через икроножную мышцу и закрепляется на медиальной поверхности верхнего конца большеберцовозаплюсневой кости. Отдает ветвь к ахиллову сухожилию, с которым она срастается. Полный синергист полуперепончатой мышцы.

Стройная мышца — *m. gracilis* — ремневидная, лежит в каудальной части области бедра, прикрыта портняжной мышцей. Начинается от каудовентрального края седалищной и лонной костей. Плоское брюшко переходит в сильное сухожилие, которое направляется дистально, перекидывается с медиальной стороны на латеральную в желобе дорсальной поверхности коленной чашки, сплетается с сухожилием гребешковой мышцы и закапчивается несколькими сухожильными ветвями. Одна из них закрепляется на латеральной поверхности малоберцовой кости, другая срастается с сухожилием полусухожильной мышцы, третья идет по боковой поверхности большеберцовозаплюсневой кости, проходит заплюсневый сустав и в дистальной части плюсны срастается с сухожилием поверхностного пальцевого сгибателя. Синергист полуперепончатой и полусухожильной мышцы. Кроме того, сухожильные ветви, отходящие от строй-

ной мышцы к гребешковой и сгибателью пальцев, при стоянии и хождении способствуют сгибанию пальцев.

Сгибатели тазобедренного и разгибатели коленного суставов. Напрягатель широкой фасции бедра — *m. tensor fasciae latae* — треугольной формы, лежит на латеральной поверхности бедра. Начинается от поясничной фасции, остистых отростков поясничнокрестцовых позвонков и от дорсолатеральной поверхности подвздошной кости. Оканчивается на коленной чашке, вплетаясь в связки коленной чашки и фасцию бедра. Каудальным краем срастается с двуглавой мышцей бедра.

Портняжная мышца — *m. sartorius* — лежит поверхностно на медиальной стороне бедра. Начинается пластинчатым сухожилием от остистых отростков поясничнокрестцовых позвонков и краниодорсального края подвздошной кости. Мясистое брюшко переходит в апоневроз, заканчивающийся на коленной чашке и гребне медиального мыщелка большеберцовой плюсневой кости. Во время основного движения (сгибание тазобедренного и разгибание коленного суставов) происходит притягивание бедра к телу и вынесение голени вперед. При опоре о землю происходит притягивание осевой части тела вниз.

Гребешковая мышца — *m. pectineus* — веретеновидная, лежит на медиальной поверхности бедра. Начинается сухожильно от крапивоventрального края и гребня лонной кости. Брюшко лежит на медиальной поверхности бедра, а конечное сухожилие вместе с сухожилием стройной мышцы идет через коленную чашку с медиальной стороны на латеральную. Кончается на латеральной стороне коленной чашки, вплетаясь в начало короткого поверхностного сгибателя пальцев. Конечное сухожилие его рано окостеневает. У утки эта мышца отсутствует. Сгибает тазобедренный сустав, разгибает коленный и заплюсневый суставы, сгибает пальцы.

Мышцы, лежащие в области бедра и действующие на коленный сустав

Здесь действуют только экстензоры и флексоры, так как сустав одноосный.

Разгибатели коленного сустава (см. рис. 30 и 35). **Четырехглавая мышца бедра** — *m. quadrif-*

seps femoris — имеет три головки: среднюю, наружную и внутреннюю. Наиболее мощная *средняя головка* лежит по всей дорсальной поверхности бедренной кости, начинаясь от ее вертелов и заканчиваясь на коленной чашке и ее связках. *Наружная головка*, самая меньшая из трех, расположена на латеральной поверхности бедренной кости тонким пластом, закрепляясь на коленной чашке вместе со средней головкой и на латеральном гребне большеберцовозаплюсневой кости. *Внутренняя головка* лежит на медиальной поверхности бедренной кости, закрепляясь на коленной чашке вместе со средней головкой и отдавая сухожилие к медиальному гребню большеберцовозаплюсневой кости. Эта мышца — наиболее сильный экстензор голени, одновременно является аддуктором в момент сокращения внутренней головки.

Кроме четырехглавой мышцы бедра, экстензорами коленного сустава является ряд мышц, действующих одновременно на тазобедренный и коленный суставы. Это напрягатель широкой фасции бедра, портняжная и гребешковая мышцы.

Сгибатели коленного сустава (см. рис. 30 и 36). Трехглавая мышца голени — *m. triceps surae* — самая мощная из мышц голени, состоит из двух мышц — икроножной и пяточной, объединенных общим сухожилием.

Икроножная мышца — *m. gastrocnemius* — имеет две головки. Наружная головка начинается коротким сухожилием на латеральном мыщелке бедренной кости, идет по латеральной стороне голени, а затем переходит на плантарную сторону. Средняя головка берет начало на проксимальном конце плантарной поверхности большеберцовозаплюсневой кости и у дистального конца ее объединяется с наружной головкой в общее сильное сухожилие.

Пяточная мышца — *m. soleus* — известна так же как внутренняя головка трехглавой мышцы голени. Лежит она на медиальной поверхности голени, опускаясь дистально от медиального мыщелка бедренной кости и связок коленной чашки. Переходит на плантарную поверхность голени, где вместе с полусухожильной и полуперепончатой мышцами образует сильную фасцию, переходящую в сухожилие. Это сухожилие объединяется с икроножной мышцей в единое мощное ахиллово сухожилие, которое рано окостеневает, идет по задней стороне

голении и закрепляется на латеральной и медиальной поверхностях проксимального конца плюснозаплюсневой кости (цевки), после чего переходит в фасцию пальцев, которая идет до фаланг. На уровне заплюсневой сустава сухожилие образует влагалище, сквозь которое проходят сухожилия сгибателей, удерживаясь тем самым в свойственном им положении.

Трехглавая мышца голени разгибает не только коленный, но и заплюсневый сустав и сгибает пальцы.

В области голени на плантарной поверхности лежит маленькая мясистая **подколенная мышца** — *m. popliteus*. Она соединяет проксимальный конец большеберцовозаплюсневой с головкой малоберцовой кости, слегка пронирует конечность и сгибает коленный сустав.

Кроме этих мышц, флексорами коленного сустава является ряд мышц, действующих одновременно на тазобедренный и коленный суставы. Это **двуглавая мышца бедра**, **полуперепончатая**, **полусухожильная** и **стройная** мышцы.

Мышцы, лежащие в области голени и действующие на заплюсневый сустав

В этом суставе действуют экстензоры и флексоры, так как сустав одноосный.

Разгибатели заплюсневой сустава (см. рис. 30 и 36). **Задняя большеберцовая мышца** — *m. tibialis posterior* — узкая мясистая мышца. Начинается на медиальном мыщелке большеберцовозаплюсневой кости, заканчивается сухожильно на медиоплантарной поверхности плюснозаплюсневой кости.

Длинная малоберцовая мышца — *m. peroneus fibularis longus* — длинная тонкая, лежит на дорсолатеральной поверхности голени, начинаясь от коленной фасции и гребня большеберцовозаплюсневой кости. В дистальной части голени формирует сухожилие, которое переходит на плантарную поверхность и частично закрепляется в сухожилие сгибателя III пальца. Благодаря этому мышца не только разгибает заплюсневый сустав, но и сгибает III палец.

В разгибании заплюсневой сустава участвуют, кроме того, **трехглавая мышца голени**, **гребешковая**, **полуперепончатая**, **полусухожильная** мышцы.

Сгибатели заплюсневого сустава (см. рис. 30 и 36). **Передняя большеберцовая мышца** — *m. tibialis anterior* — лежит на передней поверхности голени, имеет две головки, из которых одна начинается от гребня большеберцовозаплюсневой кости, а другая — от латерального мыщелка бедренной кости. Обе головки вскоре объединяются в одно брюшко, переходящее в сухожилие. Сухожилие в области сустава проходит под кольцевой связкой (фиброзной петлей) и закрепляется на проксимальном конце плюснозаплюсневой кости.

Короткая малоберцовая мышца — *m. peroneus brevis* — узкая, начинается на дорсальной поверхности малой берцовой кости и межкостной связке, имеет короткое и узкое мышечное брюшко. Сухожилие мышцы следует косо по заплюсне, проходит под кольцевой связкой, переходит на плантарную поверхность плюснозаплюсневой кости, где и закрепляется около плантарной шероховатости.

В сгибании заплюсневого сустава, кроме того, участвует общий пальцевый разгибатель.

Мышцы, лежащие в области голени и действующие на пальцы

В пальцевых суставах основными движениями являются разгибание и сгибание, но возможны также отведение и приведение, поэтому мышцы, действующие на пальцы, относятся к экстензорам, флексорам, аддукторам и абдукторам.

Разгибатели пальцевых суставов (см. рис. 30 и 36). **Длинный разгибатель пальцев** — *m. extensor digitorum longus* — узкая мышца, берет начало на латеральном гребне и дорсальной поверхности тела большеберцовозаплюсневой кости, проходит вместе с краниальной большеберцовой мышцей под кольцевой связкой и далее в виде окостеневшей палочки по дорсальной поверхности большеберцовозаплюсневой кости. На дистальном конце большеберцовозаплюсневой кости сухожилие разделяется на три ветви, которые на плюснозаплюсневой кости окостеневают, особенно у петухов и гусей. Конечные ветви сухожилий закрепляются на проксимальных концах фаланг II, III и IV пальцев.

Короткий разгибатель пальцев — *m. extensor digitorum brevis* — начинается на дорсальной поверхности

плюснозаплюсневой кости. У нижнего конца ее делится на три сухожилия, которые достигают первых фаланг II, III и IV пальцев. Разгибает II, III и IV пальцы, отводит II и IV пальцы.

Кроме того, существуют специальные разгибатели I, III и IV пальцев, берущие начало на плюснозаплюсневой кости и идущие до первой фаланги соответствующего пальца.

Сгибатели пальцевых суставов. Короткий сгибатель пальцев — *m. flexor digitorum brevis* — лежит на заднелатеральной поверхности голени, поверхностнее остальных сгибателей пальцев. Состоит из трех мышц, каждая из которых, в свою очередь, имеет 2—3 головки. Они берут начало от обоих мыщелков бедренной кости, проксимальных концов большеберцово-заплюсневой кости, малоберцовой кости и от межкостной связки. Мышцы и их головки срастаются между собой в различных сочетаниях и формируют три сухожилия, заканчивающиеся на первых фалангах II, III и IV пальцев. Перед прикреплением все три сухожилия прободаются ветвями глубокого сгибателя пальцев, за что короткий сгибатель пальцев назван перфорированным. Дистальные концы сухожилий могут срастаться с другими сгибателями пальцев.

Длинный сгибатель пальцев — *m. flexor digitorum longus* — лежит на заднелатеральной поверхности голени, состоит из двух головок, начинающихся мясисто от латерального надмыщелка бедренной кости, от проксимального конца обеих берцовых костей и связки коленной чашки. Головки переходят в единое сухожилие, которое у дистального конца плюсны делится на две ветви. Конечные ветви сухожилия прободаются ветвями сухожилия глубокого сгибателя пальцев, а сами при этом проходят сквозь сухожилия короткого сгибателя пальцев и оканчиваются на второй фаланге II и III пальцев. За это двойное прободение мышца названа перфорирующей и перфорированной.

Глубокий сгибатель пальцев (перфорирующий) — *m. flexor digitorum profundus* — лежит на заднелатеральной поверхности голени глубже остальных мышц. Имеет несколько головок, начинающихся на латеральном надмыщелке и в межмыщелковом пространстве бедренной кости, от плантарной поверхности большой и малой берцовых костей. Имеет сильно развитое сухожилие, которое проходит в специальном костном канальце у верх-

него конца плюсны. У нижнего конца плюсны оно делится на три ветви, которые на своем пути прободают сухожилия короткого и длинного сгибателей пальцев и оканчиваются на дистальных фалангах I, II и III, IV пальцев. У куриных спаиваются с длинным сгибателем пальцев в области плюсны, у гусиных эти мышцы полностью срастаются, за исключением нижних концов сухожилий.

I палец имеет специальные мышцы — длинный и короткий сгибатели I пальца. Длинный сгибатель I пальца срастается почти на всем протяжении с глубоким сгибателем пальцев, а короткий сгибатель I пальца начинается дистальнее — на плантарной поверхности плюснозаплюсневой кости. Оканчивается вместе с длинным сгибателем I пальца на первой фаланге.

Боковые пальцы — II и IV — имеют по одной приводящей и одной отводящей мышце. Эти мышцы начинаются на плантарной поверхности плюснозаплюсневой кости и оканчиваются на фалангах пальцев, причем аддукторы прикрепляются к медиальной стороне пальца, а абдукторы — к латеральной его стороне.

При передвижении по суше и в воде на тазовые конечности птиц переносится вся тяжесть тела. Это, естественно, отразилось на строении их костей и мышц. Большая поверхность костей пояса и его прочное соединение с осевым скелетом обеспечивают крепкую опору конечности и создают широкую площадь для прикрепления массивных мышц. Скелет свободной конечности образован мощными трубчатыми костями с рельефными суставными поверхностями, общая длина которых даже у коротконогих птиц превышает длину туловища. У большинства птиц все элементы конечности (за исключением тазобедренного сустава) двигаются в одной плоскости. Вращательные движения в дистальной части конечности ограничены, что повлекло за собой преобразование в ее скелете. Дистальный конец большой берцовой кости срастается с проксимальным рядом костей заплюсны, преобразуясь в большеберцовозаплюсневую кость. Редуцированная малая берцовая кость прирастает к большеберцовозаплюсневой. Дистальный и средний ряд заплюсны и все кости плюсны срастаются между собой в единую плюснозаплюсневую кость, или цевку, более длинную у бегающих, чем у плавающих птиц.

Все это удлинняет и делает более прочными соответствующие отделы конечности, играющие роль рычагов при движении.

Компактность тела птицы, вытекающая из требований аэродинамики, в области тазовой конечности проявляется в том, что наиболее мощные мышцы расположены либо на туловище, либо в непосредственной близости к нему — в области бедра, а сухожилия мышц спускаются на дистальные звенья. Сухожилия часто окостеневают, что еще больше увеличивает их силу на разрыв. Характерно для птиц сильное развитие связок, укрепляющих не только сое-

инения отдельных элементов скелета, но и мышц в их положении: фиброзные кольца в области голени, сухожильные влагалища пальцев — уздечки.

При стоянии звенья конечности наклонены друг к другу под постоянным углом. При движении для птиц характерно одновременное сгибание и разгибание суставов, что во многом определяется положением и сочетанным действием мышц конечности, из которых многие действуют на 2—3 сустава, как это было отмечено при описании отдельных мышц и мышечных групп. При этом сгибание пальцев всегда сопровождается их приведением, а разгибание — отведением, что объясняется как рельефом суставных поверхностей дистального конца плюсневых костей, так и связью мышц абдукторов и аддукторов с экстензорами и флексорами пальцев. У куриных (как у всяких лесных птиц) хорошо развит механизм сидения на ветке без затраты мышечной энергии. Он представляет собой своеобразную сухожильную систему, которая проходит практически через всю конечность. Начинается она сухожилием стройной мышцы, которое перекидывается через коленную чашку, проходя в желобке на ее дорсальной поверхности вместе с сухожилием гребешковой мышцы, с которым обычно срастается. Затем закрепляется на малоберцовой кости, следует на плантарную сторону, где срастается с сухожилиями глубокого и короткого сгибателей пальцев. В результате сочетанного действия мышц сгибателей и под тяжестью тела при усаживании на ветку или насесте происходит сгибание суставов конечности. Коленная чашка при этом движется вверх и натягивает описанную сухожильную систему от места прикрепления ее на малоберцовой кости до пальцев. Кроме того, на сухожилиях сгибателей пальцев есть шаровидные хрящевые утолщения, которые при сокращении этих мышц попадают в углубления, имеющиеся в сухожильных влагалищах (узdechках). При этом сухожилия сгибателей пальцев как бы защелкиваются и удерживают пальцы в согнутом положении без затраты мышечной энергии до тех пор, пока активная работа разгибателей не выпрямит пальцы. Причем, чем ниже опускается птица, чем больше давит тяжестью тела на согнутые конечности, тем надежнее работает сухожильный механизм сгибания пальцев.

Приспособление к плаванию повлекло за собой появление отличительных черт не только в контурах тела и положении ног, но и в особенностях строения костно-мышечного аппарата. У гусиных в сравнении с куриными отмечаются укорочение бедренной кости с более широким расположением мыщелков, небольшие размеры гребней бедренной и большеберцовоплюсневой костей, шаровидная головка бедра, уплощенная и укороченная цевка. У них мощнее развита мускулатура области голени, в том числе аддукторы, абдукторы и ротаторы, что определяет большую свободу движений во всех суставах тазовой конечности.

Значительно сильнее развита короткая малоберцовая мышца — основной вращатель цевки.

Обусловлено это необходимостью частых поворотов при плавании по поверхности воды, так как одним из способов этого маневра является изменение направления движения лапы в толчке, выполняемое поворотом цевки.

ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ДЛЯ РАБОТЫ МЫШЦ

Для улучшения условий работы мышц существуют вспомогательные органы и приспособления. Это фасции, синовиальные сумки (бурсы), синовиальные влагалища, сезамовидные кости.

Фасции — соединительнотканые пластинки и футляры, отделяющие мышцы одну от другой и одевающие целые группы мышц с целью улучшения их скольжения, несрастания мышц-антагонистов, дополнительной поверхности прикрепления мышц, создания лучших условий для движения крови.

Синовиальные сумки, или бурсы — плоские соединительнотканые мешочки со слизистой или синовиальной жидкостью внутри. Они лежат на выступах костей под мышцами или сухожилиями в местах наибольшего трения мышц и кожи о кости. Они могут быть как врожденными, так и приобретенными. Так, приобретенной является bursa кия грудины, появляющаяся особенно часто у птиц тяжелых мясных пород при клеточном содержании.

Синовиальные (сухожильные) влагалища по структуре подобны синовиальным сумкам. Отличаются от них большей длиной и цилиндрической формой. Влагалища окружают сухожилия мышц со всех сторон, не только улучшая условия их трения, предохраняя их, но и укрепляя в определенном положении.

Сезамовидные кости — окостеневшие в местах наибольшего напряжения участки сухожилий. Выполняют те же функции, что и блоки костей — улучшают условия функционирования мышцы при скольжении, так как сезамовидная кость либо сама при этом скользит по желобу, как коленная чашка (сезамовидная кость четырехглавой мышцы бедра), либо благодаря перекидыванию через нее увеличивается угол действия мышцы, как, например, через сезамовидную локтевую косточку (сезамовидная кость трехглавой мышцы плеча).

Понятие о внутренностях и полостях тела

СИСТЕМА ОРГАНОВ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Основными свойствами жизни любого организма являются обмен веществ между организмом и окружающей средой и размножение. Эти функции в организме животного выполняются системами органов пищеварения, дыхания, выделения и размножения, расположенными внутри стволовой части тела. По своему положению они получили название внутренних органов, или внутренностей.

Системы органов, входящих в состав внутренностей, несмотря на специфические особенности в строении и функции каждой из них, имеют много общего. В состав каждой из этих систем входят трубки, сообщающиеся с внешней средой. Трубки всех систем внутренних органов имеют общий принцип строения. Их стенки состоят из нескольких слоев. В толще стенок трубкообразных органов или за их пределами находятся железы.

Все внутренние органы находятся в единой естественной полости тела, которая у птиц не разделена, как у млекопитающих, на грудную, брюшную и тазовую, в связи с тем что диафрагма у них недоразвита и лонные кости не срастаются. Серозная оболочка, выстилающая изнутри полость тела, обволакивает внутренние органы и образует несколько серозных полостей: перикардиальную (околосердечную), плевральную (легочную) и пять перитонеальных (брюшинных).

Самая крупная брюшинная полость — кишечная, располагается в каудальной части полости тела, окутывает кишки, желудок и частично органы мочевого выделения и размножения. Вокруг печени располагаются две большие и две маленькие серозные полости. Все серозные полости отделены друг от друга, хотя стенки их во многих местах соприкасаются и даже спаиваются. В месте спаивания образуются связки (брыжейки), соединяющие органы с позвоночником, с брюшной стенкой и между собой.

Структура пищеварительной системы складывалась таким образом, чтобы осуществлять захват пищи из внешней среды, продвижение ее по пищеварительному тракту с одновременной механической и химической об-

работкой, всасывание переваренных пищевых веществ, эвакуацию и выбрасывание непереваренных остатков пищи во внешнюю среду.

Пищеварительный тракт по существу — система трубок, без перерыва переходящих одна в другую, которая начинается ротовым, а кончается заднепроходным отверстием (рис. 37). Стенка всех трубкообразных органов пищеварительной системы состоит из трех оболочек: слизистой, мышечной и наружной (адвентициальной, или серозной). Сложное строение стенки органов

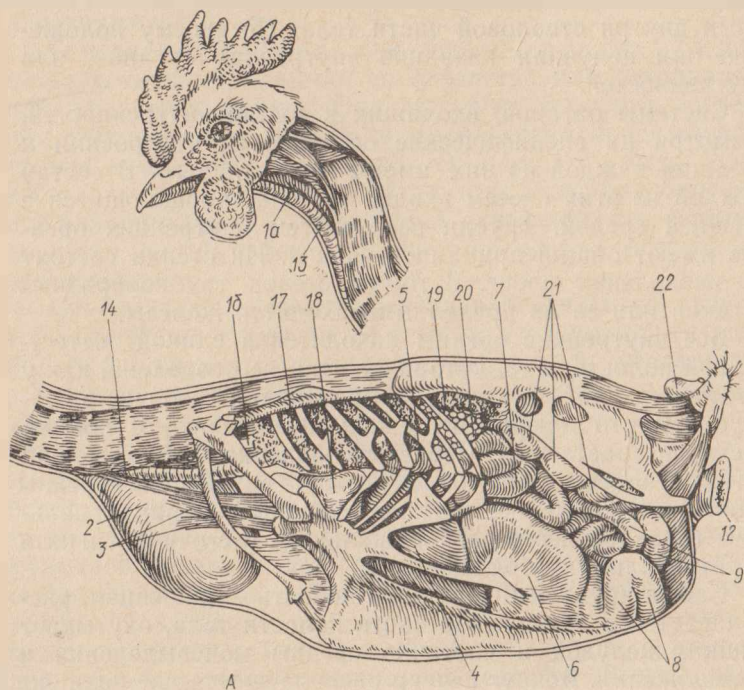
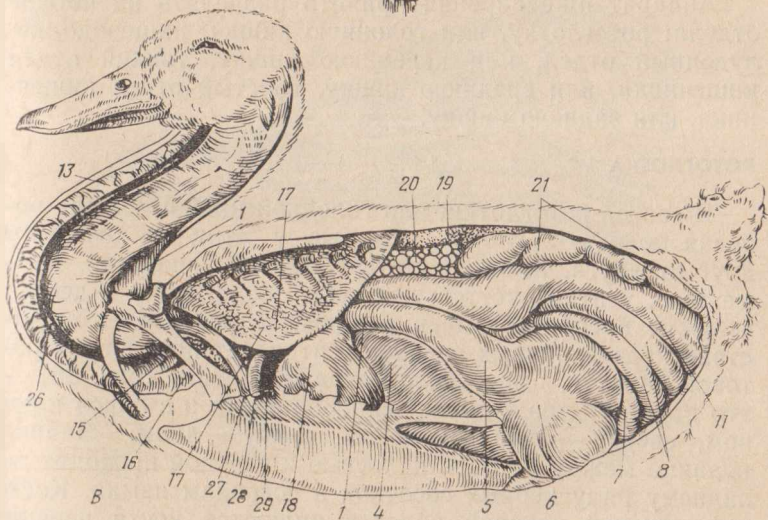
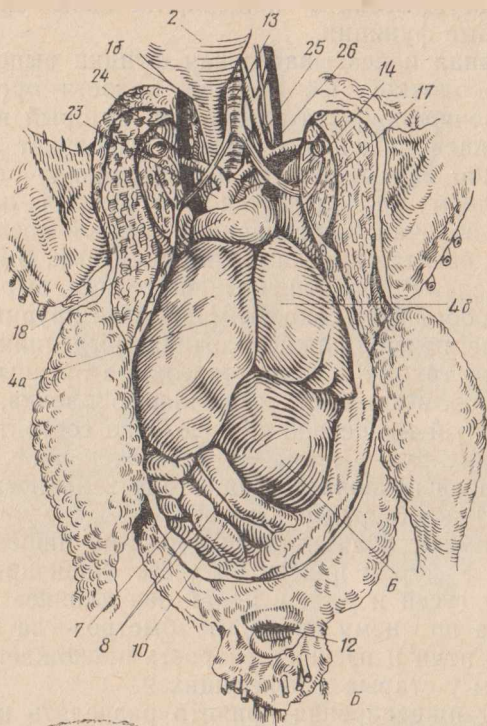


Рис. 37. Топография внутренних органов.

(А — курицы, слева, В — курицы со стороны брюшной стенки, В — утки, слева): 1 — пищевод; 1а — предлобная часть пищевода; 1б — задлобная часть пищевода; 2 — зоб; 3 — мышца сжиматель зоба; 4 — печень; 4а — правая доля печени; 4б — левая доля печени; 5 — железистая часть желудка; 6 — мышечная часть желудка; 7 — тощая кишка; 8 — двенадцатиперстная кишка; 9 — слепая кишка; 10 — поджелудочная железа; 11 — прямая кишка; 12 — анус; 13 — трахея; 14 — груднотрахеальная мышца; 15 — правый главный бронх; 16 — левый главный бронх; 17 — легкие; 18 — сердце в перикарде; 19 — почка; 20 — яичник; 21 — яйцевод; 22 — копчиковая железа; 23 — нисходящая аорта; 24 — правый плечеголовный ствол; 25 — блуждающий нерв; 26 — левая венозная вена; 27 — плечевое нервное сплетение; 28 — левая подключичная артерия; 29 — левая подключичная вена.



позволяет осуществлять пищеварительной системе ее многообразные функции.

Секреторная и всасывательная функции выполняются слизистой оболочкой. Со стороны полости органа слизистая оболочка покрыта эпителием, который в разных участках пищеварительного тракта выполняет либо защитную, либо всасывающую и секреторную функции. Под эпителием располагается собственная пластинка слизистой оболочки, образованная рыхлой соединительной тканью, богатая кровеносными сосудами. В ней часто залегают железы, образованные эпителием, вырабатывающим разнообразные секреты. Наиболее крупные железы (слюнные, печень, поджелудочная) выделились из состава стенки трубки в самостоятельные органы. Моторную функцию выполняет мышечная оболочка, образованная гладкой мышечной тканью. Она состоит из двух слоев: продольного и кольцевого. Поочередное сокращение этих слоев позволяет осуществлять перистальтические и маятникообразные движения.

Птицы имеют сравнительно короткий пищеварительный тракт. У кур и индеек он всего лишь примерно в 7—8 раз, у гусей и уток в 6—11 раз длиннее тела, поэтому пища по нему проходит быстро — за $2\frac{1}{2}$ —4 ч. У молодых птиц и несушек скорость прохождения пищи больше, чем у старых и ненесущихся.

Аппарат пищеварения принято разделять на четыре отдела: ротоглотку, или головную кишку, пищеводно-желудочный отдел, или переднюю кишку, тонкий отдел кишечника, или среднюю кишку, толстый отдел кишечника, или заднюю кишку.

РОТОГЛОТКА

В состав ротоглотки, или головной кишки, входят ротовая полость и глотка, которые у птиц не отделены друг от друга, из-за отсутствия нёбной занавески. Кроме того, у птиц отсутствуют губы, щеки, зубы и десны; челюсти преобразовались в клюв. В результате отсутствия перечисленных органов у птиц нет преддверия ротовой полости. Собственно ротовая полость (рис. 38) — это пространство, отграниченное спереди и с боков клювом, сверху — твердым нёбом, снизу — дном. Задняя граница между ротовой полостью и глоткой проходит по заднему ряду нёбных сосочков и сосочкам языка. Костной основой ротовой полости являются кости черепа.

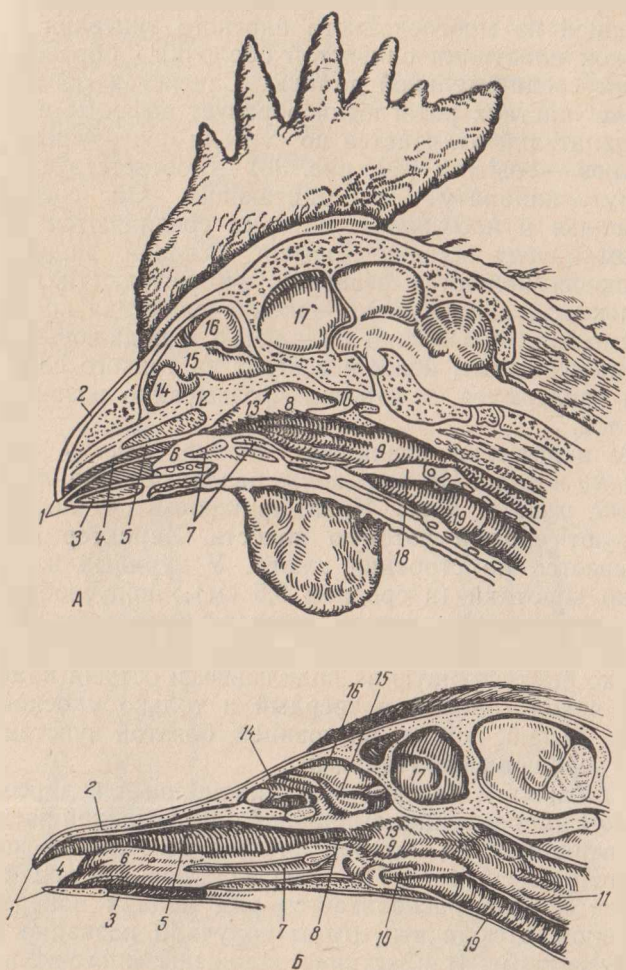


Рис. 38. Сагиттальный разрез головы (А — курицы, Б — утки):

1 — клюв; 2 — надклювье; 3 — подклювье; 4 — ротовая полость; 5 — твердое нёбо; 6 — язык; 7 — подъязычная кость; 8 — нёбные сосочки; 9 — полость глотки; 10 — глоточная миндалина; 11 — пищевод; 12 — сошник; 13 — хоана; 14 — третья носовая раковина; 15 — вентральная носовая раковина; 16 — дорсальная носовая раковина; 17 — межглазничная перегородка; 18 — гортань; 19 — трахея.

Снаружи они покрыты кожей и ее производными, а внутри ротовая полость выстлана слизистой оболочкой, состоящей из многослойного плоского эпителия и собственной пластинки слизистой оболочки, образованной рыхлой соединительной тканью. Слизистая оболочка в разных участках ротоглотки образует выросты и складки, а эпителий отличается по степени ороговения.

Клюв — *rostrum* (см. рис. 38) — соответствует челюстному аппарату млекопитающих. Он состоит из *надклювья* и *подклювья*, которые соединяются друг с другом в углу клюва. Костной основой подвижного надклювья являются резцовая, верхнечелюстная и носовая кости, а подклювья — нижнечелюстная кость. Роговой чехол, одевающий надклювье и подклювье, является производным кожи и состоит из тонкого слоя дермы и эпидермиса, в котором чрезвычайно развит роговой слой.

На надклювье различают *корень*, *спинку*, *гребень*, *вершину* и *край*. На подклювье различают *дно*, *подбородочный угол* и *край*. Края надклювья и подклювья образуют вход в ротовую полость. Характер питания сказывается на строении клюва. У куриных клюв довольно короткий (в среднем 3,5 см), конусообразный, имеет выпуклую спинку со сглаженным гребнем по средней линии, загнутую вниз заостренную вершину, несколько выступающую за подклювье, и острый край. Роговой чехол толстый и твердый и только у основания клюва мягкий, покрыт восковицей, богатой чувствительными нервными окончаниями.

У гусиных клюв длинный, уплощенный в дорсовентральном направлении, с широкой закругленной загнутой вниз вершиной, на которой имеется *ноготок*. Восковица покрывает весь клюв. По краю надклювья и подклювья у гусей и уток располагается ряд мелких поперечных пластинок, отсюда эти птицы получили название пластинчатоклювые. В пластинке заложены многочисленные осязательные нервные окончания. Длина одного ряда пластинок равна в среднем 6—6,5 см, а число пластинок в одном ряду надклювья 40—50, на подклювье пластинки расположены в 1,5—2 раза чаще. Замечено, что длина клюва не влияет на количество пластинок. У короткоклювых птиц они расположены чаще, а следовательно, у них лучше цедильные свойства рафפותеки.

Крыша, или свод, ротовой полости (рис. 39) образо-

нан твердым нёбом. Его костной основой является вос-
спинном нёбная пластинка резцовой кости, нёбная кость,
а у гусиных и нёбные отростки верхнечелюстной кости.

В нёбе различают переднюю и заднюю части. В зад-
ней части имеется продольная нёбная щель. Во время
глотания нёбночелюстные мышцы сужают нёбную щель,
препятствуя попаданию пищи в носовую полость. При
спокойном дыхании нёбная щель прикрыта языком.

Слизистая оболочка крыши ротовой полости покрыта
сильно ороговевшим эпителием и образует две продоль-
ные боковые складки, которые в аборальном направле-
нии идут до конца нёбной щели, а около вершины клюва
объединяются между собой. Между боковыми складка-
ми на своде ротовой полости имеются нёбные сосочки,

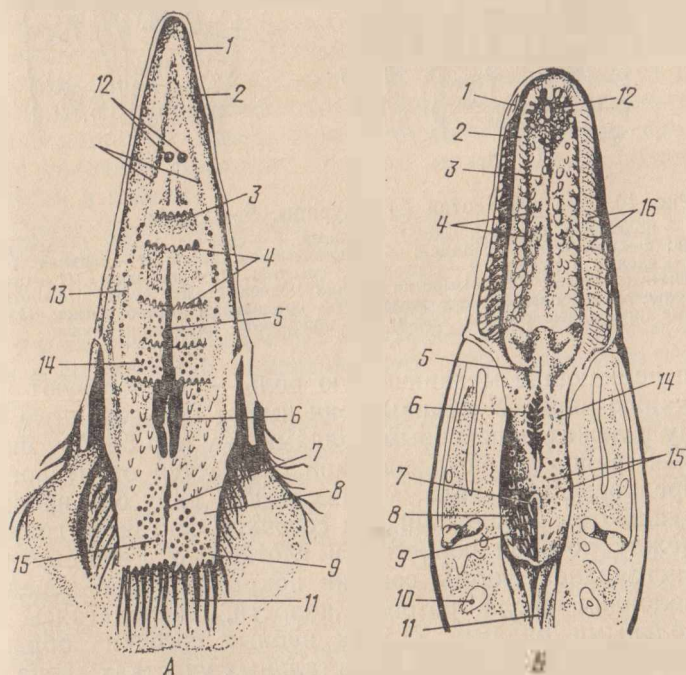


Рис. 39. Крыша ротоглотки (А — курицы, Б — гуся):

1 — надклювье (роговой чехол); 2 — боковая складка; 3 — твердое нёбо; 4 —
нёбные сосочки; 5 — узкая часть нёбной щели; 6 — хоаны; 7 — вход в слуховые
трубы; 8 — крыша глотки; 9 — глоточные сосочки; 10 — подъязычная кость;
11 — пищеод; 12 — отверстия челюстных желез; 13 — отверстия латеральных
нёбных желез; 14 — отверстия медиальных нёбных желез; 15 — отверстия глот-
очных желез; 16 — поперечные пластинки клюва.

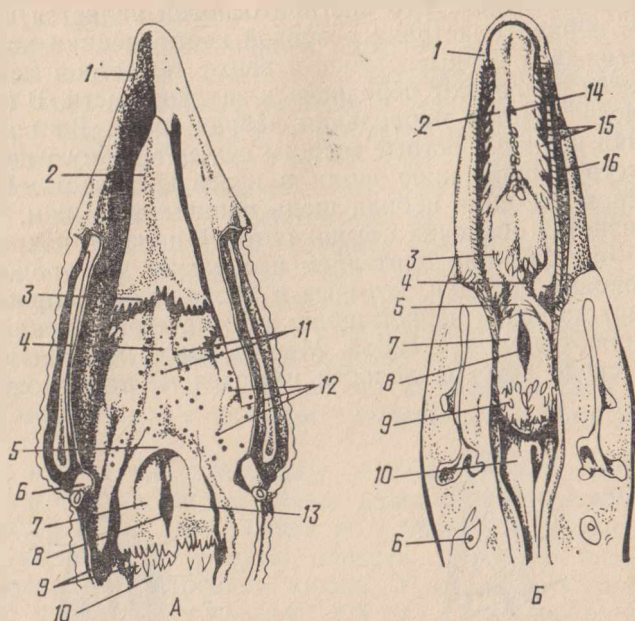


Рис. 40. Дно ротоглотки (А — курицы, Б — гуся):

1 — подклювье (роговой чехол); 2 — язык; 3 — сосочки языка; 4 — корень языка; 5 — поперечная складка; 6 — подъязычная кость; 7 — верхняя гортань; 8 — вход в гортань; 9 — гортанные сосочки; 10 — пищевод; 11 — отверстия язычных желез; 12 — отверстия задних подчелюстных желез; 13 — отверстия кольцевидночерпаловидных желез; 14 — продольный желоб языка; 15 — боковые нитевидные сосочки языка; 16 — поперечные пластинки клюва.

выполняющие механическую роль — способствуют удержанию пищи. У куриных они имеют конусовидную форму и лежат поперечными рядами — у кур 5—7, у индеек 5—9 рядов. Высота сосочков снижается от первого до предпоследнего ряда, а в последнем ряду они вновь укрупняются. Последний ряд сосочков считается границей между ротовой полостью и глоткой. У гусей крупные, листовидной формы сосочки покрывают всю переднюю половину свода ротовой полости, располагаясь продольными рядами. У уток нёбные сосочки образуют один продольный ряд, на остальных участках свода видны продольные низкие округлые складки. Между рядами сосочков и складок открываются многочисленные протоки слюнных желез.

Дно ротовой полости (рис. 40), как и крыша, выстлано изнутри слизистой оболочкой, покрытой много-

слоистым плоским ороговевающим эпителием. Собственная пластинка слизистой сравнительно тонкая, в ней залегают слюнные железы, протоки которых открываются по бокам дна ротовой полости. Дно ротовой полости целиком занято языком.

Язык — *lingua* (см. рис. 40) — у птиц имеет форму дна ротовой полости. В языке различают свободную *верхушку*, *тело*, соединенное *уздечкой* с дном ротовой полости, *спинку*, *боковые части* и *корень*. У кур язык короткий (3—3,6 см) с заостренной верхушкой.

Основу языка куриных составляет плотная соединительная ткань, содержащая эластические волокна. Снаружи он покрыт слизистой оболочкой с сильно ороговевающим многослойным плоским эпителием. Особенно мощный роговой слой (до 1,5 мм) на верхушке языка. На боковых частях и особенно на корне языка ороговевание эпителия выражено слабее. Поверхность языка усеяна многочисленными ороговевшими сосочками. На аборальном конце спинки слизистая оболочка образует поперечный ряд высоких *нитевидных сосочков*, направленных вершинами назад. Принято считать, что по этому ряду сосочков проходит граница между дном ротовой полости и глотки.

Соединительнотканная собственная пластинка слизистой оболочки заходит глубоко в эпителиальный пласт в виде сосочков, особенно высоких со стороны спинки языка. Это объясняется необходимостью обеспечивать питанием хорошо развитый ростковый слой эпителия, так как в собственной пластинке проходят кровеносные сосуды.

В собственной пластинке слизистой оболочки залегают пакеты сложных трубчатых слизистых желез (см. рис. 39), выводные протоки, которых свыше 100, открываются на спинке, боковых частях и корне языка.

С выводными протоками тесно связаны чувствительные вкусовые рецепторы — вкусовые почки, залегающие в эпителиальном пласте. По строению они напоминают вкусовые луковицы млекопитающих. Количество их незначительно. Кроме вкусовых рецепторов, в языке имеются и другие чувствительные нервные окончания (тактильные, болевые), особенно в слабо ороговевших аборальных участках.

Мышцы языка у куриных развиты слабо. Поперечнополосатая мышечная ткань языка формирует три не-

большие язычные мышцы. Язык птиц прочно соединен с подъязычной костью. Составная часть подъязычной кости — язычная кость — заходит внутрь корня языка. Все остальные мышцы, приводящие в движение язык, относятся к подъязычному аппарату.

У гусей и уток язык длинный, широкий с продольным желобом на спинке и закругленной вершиной. Эпителий слизистой оболочки ороговеет в меньшей степени, чем у куриных. Нитевидные сосочки расположены у корня и на боковых частях языка. В области корня сосочки образуют 1—2 поперечных ряда. Вершины их направлены в сторону глотки. На боковых частях сосочки достигают длины 1—2 мм и располагаются так, что вершины их направлены вбок. Сосочки при закрытом клюве располагаются между пластинками надклювья и подклювья, являясь, таким образом, составной частью цедильного аппарата пластинчатоклювых. Слизистые сложные трубчатые железы развиты как в передней, так и в задней части языка. С выводными протоками желез, расположенных на корне и боковых частях языка, связаны поры вкусовых почек. Количество вкусовых почек у взрослых гусей и уток составляет 25—70 штук.

Собственные мышцы языка у гусей и уток развиты лучше, чем у куриных. Язык их более мягкий и подвижный, несмотря на то что язычная кость с язычным хрящом пронизывает весь язык. Так же как у куриных, язык гусиных совершает большинство движений с помощью мышечного аппарата подъязычной кости.

Глотка — *pharynx* (см. рис. 39). Аборально ротовая полость переходит в глотку — участок кишечной трубки, где перекрещиваются дыхательные и пищеварительные пути. Четкой анатомической границы между ротовой полостью и глоткой у птиц нет. На крыше ротоглотки куриных пограничным считается последний ряд небных сосочков, на дне ротоглотки — поперечный ряд сосочков около корня языка. Оральная граница крыши глотки гусиных не так четко обозначена, так как у них небные сосочки образуют не поперечные, а продольные ряды.

Позади последнего ряда небных сосочков небная щель расширяется, образуя *хоаны*. При вдохе небная щель закрывается языком (для предотвращения попадания пищи в носовую полость), а хоаны остаются открытыми. Аборальнее хоан в крыше глотки есть еще одно удлиненное отверстие — *воронка*, в которую открываются *проходы слуховых глоточнобарабанных (евстахиевых) труб*. По бокам воронка ограничена двумя *глоточными складками* с мелкими конусовидными сосочками. За воронкой находится ряд конусовидных *глоточных сосочков*, расположенных на границе между глоткой и вы-

ходом в пищевод. У гусиных глоточные сосочки на границе между глоткой и пищеводом образуют целые поля.

На дне глотки имеется большое овальное отверстие — *вход в гортань*. Позади его, на границе между дном глотки и пищеводом, расположен поперечный ряд конусовидных *гортанных сосочков*.

Во время глотания хоаны, воронка и вход в гортань закрываются с помощью мышц и складок слизистой оболочки. Хоаны и воронка сильно сужаются внутренней крыловой мышцей. Одновременно поднимается и тянется вперед нижняя челюсть, способствуя закрыванию языком нёбной щели. Сосочки, расположенные по бокам от хоан и на боковых складках воронки, сближаются и заходят друг за друга, полностью закрывая эти отверстия. Вход в гортань закрывается как мышцами гортани, так и корнем языка, который при глотании отодвигается назад и закрывает большую часть гортанной щели. При естественном питании частицы пищи никогда не попадают в дыхательные пути. При насильственном кормлении во время откорма (особенно в гусеводстве) следует учитывать особенности строения этого участка кишечной трубки и вводить зонд в пищевод, а не в глотку, так как при введенном зонде механизм глотания нарушается и пища, попавшая в дыхательные пути, может привести к частичному или полному удушью.

Гистологическое строение. Стенка глотки состоит из слизистой, мышечной оболочек и адвентиции. Слизистая оболочка глотки покрыта многослойным плоским эпителием, ороговевающим в меньшей степени, чем в ротовой полости. Она образует все вышеописанные складки и сосочки в области глотки. Собственная пластинка слизистой оболочки образована соединительной тканью, в которой залегают железы, имеются лимфоидные и сосудистые сплетения. В стенках воронки лимфоидные скопления формируют глоточные миндалины. В отличие от млекопитающих в глоточных миндалинах птиц лимфоциты не образуют фолликулов, а диффузно рассеяны в петлях ретикулярной ткани. В глотке птиц выражена подслизистая основа, в которой, как и в слизистой, находятся концевые отделы желез. Большинство желез глотки трубчатые, но около гортани имеются альвеолярные железы.

Железы (рис. 41). У птиц в стенках ротоглотки и языке находятся многочисленные мелкие слюнные же-

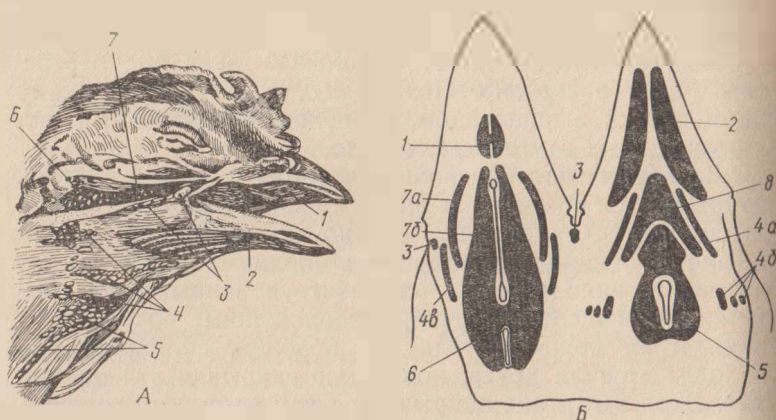


Рис. 41. Железы ротоглотки курицы (А), их топографическое расположение (Б):

1 — челюстные железы; 2 — передние подчелюстные железы; 3 — железы угла рта; 4 — задние подчелюстные железы; (4а — медиальные; 4б — промежуточные; 4в — латеральные); 5 — кольцевидночерпаловидные железы; 6 — глоточные железы; 7 — нёбные железы (7а — латеральные; 7б — медиальные); 8 — задние язычные железы.

лезы — *glandulae salivales*. У куриных они развиты лучше, чем у гусиных, особенно в передней половине ротоглотки, и плотнее располагаются друг к другу. На крыше ротоглотки различают **челюстные**, **латеральные** и **медиальные нёбные** и **глоточные** железы. На боковых частях и дне ротоглотки — **передние** и **задние подчелюстные**, **передние** и **задние язычные**, **кольцевидно-черпаловидные** и **железы угла рта**.

Челюстная железа — парная, лежит в подслизистой основе передней непарной части нёба по бокам резцовой кости. От каждой железы отходит по одному протоку, которые открываются сравнительно большими отверстиями, лежащими около соединения боковых складок крыши ротовой полости.

Нёбные железы — многочисленные, лежат в подслизистой основе нёба и делятся на две группы: **латеральные** и **медиальные**. Протоки латеральных нёбных желез (около 35) открываются по бокам от нёбных сосочков, а протоки медиальных нёбных желез (около 120) — между рядами этих сосочков.

Глоточные железы — лежат аборальнее нёбных желез, открываются многочисленными (до 50) мелкими

отверстиями в крыше глотки и на боковых складках воронки.

Передняя подчелюстная железа — парная, лежит в слизистой оболочке в области угла рта и открывается под языком 10—15 отверстиями.

Задняя подчелюстная железа — лежит в слизистой оболочке дна ротовой полости, выводные протоки открываются по бокам языка 10—15 отверстиями. У кур каждая железа делится на три порции.

Язычные железы — находятся в слизистой оболочке языка. Их многочисленные выводные протоки открываются на боковых поверхностях тела и корня языка. По положению на языке эти железы делят на передние и задние язычные.

Кольцевидно-черпаловидные железы — расположены на дне глотки вокруг входа в гортань.

Железа угла рта — парная небольшая железа округлой формы, лежит в углу клюва, единственный проток ее открывается в ротовую полость около угла клюва.

Гистологическое строение. Железы залегают как в собственной пластинке слизистой оболочки, так и в подслизистой основе. В большинстве это сложные трубчатые железы, лежащие поодиночке и в виде скоплений. Встречаются и простые трубчатые железы. Большие других анатомически оформлены: передние и задние подчелюстные и железы угла рта. Соединительная ткань, одевающая эти железы, образует капсулу, позволяющую легко их отпрепаровывать, а соединительнотканые прослойки, проникающие внутрь желез, делят их на дольки. В междольковой соединительной ткани проходят сосуды, нервы и наблюдаются скопления лимфоцитов.

Сложные слюнные железы имеют *центральную полость*, в которую со всех сторон впадают простые или разветвленные *трубчатые концевые отделы*. Центральная полость и концевые отделы выстланы призматическим эпителием. В выводном протоке, идущем от центральной полости к поверхности покровного эпителия, цилиндрический эпителий постепенно заменяется многослойным плоским.

Клетки концевых отделов высокие: у куриных 14—16 мкм и у гусиных 10—14 мкм. Цитоплазма большинства клеток светлая, пенистая, содержит базофильные гранулы, ядро в них оттеснено к базальному полюсу. Такие

клетки вырабатывают слизистый секрет и выделяют его по апокриповому типу. В челюстной, передних подъязычных и некоторых других железах ротоглотки обнаружены серозно-слизистые и серозные клетки. В отличие от слизистых клеток они имеют темную базофильную цитоплазму и более крупное округлое ядро. Электронная микроскопия и гистохимия показали различия в строении и химическом составе их секреторных гранул. Возможно, они вырабатывают амилалитический фермент, обнаруженный в небольших количествах в слюне птиц.

Сосуды и нервы ротоглотки. Ротоглотку васкуляризируют ветви наружной сонной артерии. Лимфа из области ротоглотки стекает в лимфатические яремные сосуды. Иннервация осуществляется ветвями тройничного, лицевого, языкоглоточного, подъязычного и блуждающего черепномозговых нервов.

ПИЩЕВОДО-ЖЕЛУДОЧНЫЙ ОТДЕЛ

В его состав входят пищевод с зобом и двухкамерный желудок, состоящий из железистой и мышечной частей.

Пищевод — oesophagus (см. рис. 37) — трубкообразный орган, начинающийся за глоткой. Границей между глоткой и пищеводом являются глоточные и гортанные сосочки. В начальном участке пищевод лежит над трахеей, затем ближе к входу в полость тела переходит на правую сторону и лежит справа от трахей. Каудальная часть пищевода вновь оказывается над трахеей, проходит между бронхами, легкими, над сердцем и без резких границ, слегка сужаясь, переходит в железистый желудок. Длина пищевода у курицы 25—30 см, у индейки 35—40, у гуся 30 и 40, у утки 25—40 см. Примерно на расстоянии $\frac{2}{3}$ длины, около входа в полость тела, пищевод куриных имеет мешкообразное расширение — зоб. Ширина пищевода в разных его участках значительно различается. У кур начальная часть пищевода шириной 0,4 см, около зоба сужается почти вдвое, а перед впадением в железистый желудок вновь несколько расширяется. У гусиных зоб не развивается. Пищевод у них шире, чем у куриных (1 см и более), особенно в шейной части, где заметно длинное веретеновидное расширение.

Гистологическое строение. Стенка пищевода состоит из слизистой оболочки, подслизистой основы,

мышечной и наружной оболочек. В шейной части наружной оболочкой пищевода является адвентиция, когда пищевод проходит в полости тела, — серозная. Полость пищевода выстлана многослойным плоским ороговевающим эпителием, в котором четко различаются слои базальный, шиповатых клеток, зернистый и роговой. Базальные клетки цилиндрические с овальными ядрами. Шиповатые клетки типичной формы. В роговом слое клетки плоские с пикноморфными ядрами и дегенерированными органеллами. Эпителий особенно толстый у зерноядных птиц (у курицы 200—400 мкм, у индейки 250—500 мкм). У водоплавающих домашних птиц он значительно тоньше: у гусей 200—300 мкм, у уток 100—200 мкм. Орогование лучше выражено в шейной части пищевода. В связи с необходимостью питания толстого эпителиального слоя слизистая оболочка образует высокие, богатые сосудами сосочки, внедряющиеся в толщу эпителия.

Собственная пластинка слизистой оболочки образована волокнистой соединительной тканью с малым количеством клеток и большим содержанием сосудов, особенно под эпителием и в соединительнотканых сосочках. В собственной пластинке слизистой залегают **трубчатые железы**, вырабатывающие слизистый секрет, не содержащий ферментов. У кур и индеек в предзобной части они крупнее, но расположены более рыхло, чем в зобной. Общее количество желез имеет широкие индивидуальные колебания — от 150 до 500. У гусей и уток размеры их одинаковы по всему пищеводу, у уток плотность расположения увеличивается к каудальному концу пищевода, у гусей они лежат равномерно. Каждая железа у взрослых птиц состоит из нескольких трубчатых концевых отделов, лежащих вокруг центральной полости и открывающихся в нее. Выстланы они однослойным цилиндрическим эпителием. Центральная полость коротким выводным протоком, выстланным кубическим эпителием, соединяется с поверхностью покровного эпителия пищевода.

Слизистая оболочка благодаря развитой мышечной пластинке собирается в крупные продольные складки, видимые невооруженным глазом. Эти складки так высоки и многочисленны, что полностью закрывают просвет пищевода в промежутках между приемом корма. Мышечная пластинка слизистой оболочки образована клет-

ками гладкой мышечной ткани, пучки которых лежат в продольном направлении.

Подслизистая основа имеет вид тонкой соединительнотканной пластинки, отделяющей мышечную пластинку слизистой оболочки от мышечной. Она незначительной толщины, часто мышечную пластинку слизистой оболочки рассматривают как один из слоев мышечной оболочки. В подслизистой основе имеются эластические волокна, сосудистые и нервные сплетения и нервные узлы.

Мышечная оболочка образована гладкой мышечной тканью и состоит из двух слоев: внутреннего — кольцевого и наружного — продольного. Кольцевой и продольный слои разделены прослойкой рыхлой соединительной ткани, в которой проходят сосуды, нервы, имеются нервные сплетения и ганглии. Прослойки рыхлой соединительной ткани проникают и в мышечную оболочку, разделяя гладкомышечные клетки на пучки. Внутренний кольцевой слой развит сильно у всех видов птиц. Наружный продольный развит слабо, по толщине не превышает мышечную пластинку слизистой оболочки, а у гусей и уток вовсе отсутствует. Благодаря развитому кольцевому слою основным движением пищевода являются перистальтические сокращения.

Наружная оболочка шейной (адвентициальная) и грудной (серозная) частей пищевода образована фиброзной соединительной тканью с большим количеством эластических волокон. Благодаря наличию эластических волокон в подслизистой основе, адвентициальной и серозной оболочках пищевод птиц может сильно расширяться при прохождении по нему больших кусков пищи и вновь принимать прежнюю форму.

В зоне перехода пищевода в железистую часть желудка эпителиальный слой становится тоньше, сосочки собственной пластинки слизистой оболочки укорачиваются. В слизистой оболочке появляется большое количество лимфоидно-ретикулярной ткани (особенно у утки), формирующей здесь пищеводную миндалину. Лимфоциты в миндалине не формируют фолликулов, а образуют сплошные скопления в петлях ретикулярной ткани. В месте развития пищеводной миндалины покровный эпителий пищевода образует глубокие складки, напоминающие крипты, в дно которых открываются пищеводные железы. Пищеводные железы резко обрываются в месте перехода покровного эпителия пищеводного типа

(многослойный плоский) к покровному эпителию кишечного типа (однослойный цилиндрический). Мышечная пластинка слизистой оболочки, подслизистая основа, мышечная и наружная оболочки переходят в соответствующие оболочки железистой части желудка.

Зоб — *ingluvies* (см. рис. 37) — из домашних птиц развит у куриных и голубя. У кур — это мешковидное выпячивание с правой стороны пищевода перед входом в полость тела, вместимостью до 100 см³ и более, он прилежит вплотную к ключице и правосторонней грудной мускулатуре. Зоб служит для накопления и мацерации корма перед поступлением его в нижележащие отделы пищеварительного тракта. В зобе различают *дорсальную*, *вентральную* и *боковые стенки зобного мешка*, *устье зоба* — переход из предзобной части пищевода в зоб, *воронку зоба* — переход из зоба в зазобную часть пищевода, *зобный тракт*, или *желоб*, — место перехода предзобной части пищевода в зазобную, имеет вид продольного сужения дорсомедиальной стенки зобного мешка в виде полутрубки.

Гистологическое строение. Стенка зоба образована теми же оболочками, что и стенка пищевода. Многослойный плоский ороговевающий эпителий, покрывающий зоб со стороны просвета органа, толще, чем в пищеводе, особенно на вентральной и боковых стенках. В собственной пластинке слизистой оболочки дорсальной и боковых стенок залегают железы, аналогичные пищеводным, и много лимфоидно-ретикулярной ткани. Особенно многочисленны железы в стенках зобного тракта. В вентральной стенке их нет. Мышечная пластинка слизистой оболочки и подслизистая основа являются продолжением соответствующих слоев пищевода и ничем от них не отличаются.

Мышечная оболочка двухслойная, как и в пищеводе, образована гладкой мышечной тканью. В области устья и воронки она образует сфинктеры, закрывающие доступ пищи в зоб и железистый желудок.

Адвентиция зоба переходит в соединительную ткань кожи, а в нее врастают пучки подкожных мышц и мышц ключицы. Такое прочное соединение зоба с прилежащими тканями способствует, с одной стороны, удержанию тяжелого наполненного зоба в его обычном положении, с другой стороны, большему расшире-

нию и сужению зоба при сокращении соответствующих поперечнополосатых мышц.

У голодной птицы пища проходит по зобному тракту, минуя зобный мешок, и лишь при заполнении желудка начинает скапливаться в зобе. Здесь она не только размягчается под действием соков слюнных, пищеводных и зобных желез и воды, поступившей с пищей, но также подвергается микробиологической обработке и частичному перевариванию.

Васкуляризация зоба обеспечивается общей сонной артерией, а иннервация — постганглионарными волокнами шейных ганглиев (симпатическая) и блуждающим нервом (парасимпатическая).

Желудок — *ventriculus, gaster* (рис. 42 и см. рис. 37) — состоит из двух частей, или камер: железистой и мышечной, резко различающихся по внешнему виду и строению стенки, что обусловлено функциями этих частей. В железистой части вырабатываются пищеварительные ферменты, мышечная часть приспособлена для механической обработки пищи.

Железистая часть желудка, или **железистый желудок**, — *pars glandularis* — следует непосредственно за пищеводом, который несколько расширяется в переход-

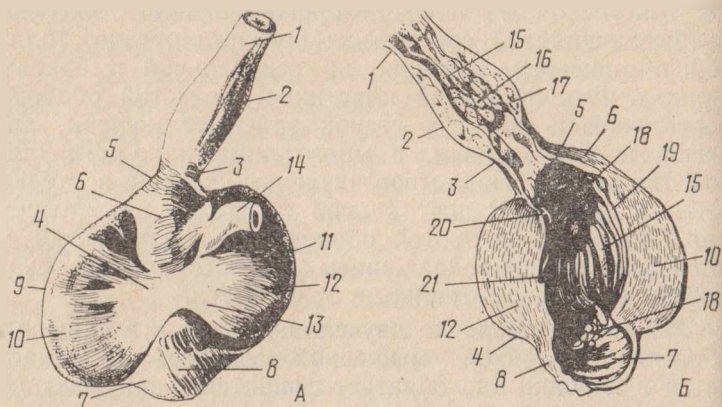


Рис. 42. Желудок курицы (А — общий вид, Б — вскрытый):

1 — пищевод; 2 — железистая часть желудка; 3 — переходная зона; 4 — мышечная часть желудка; 5 — краниальный слепой мешок; 6 — краниальная промежуточная мышца; 7 — каудальный слепой мешок; 8 — каудальная промежуточная мышца; 9 — дорсальный край; 10 — дорсальная боковая мышца; 11 — вентральный край; 12 — вентральная боковая мышца; 13 — сухожильное зеркало; 14 — двенадцатиперстная кишка; 15 — продольные складки слизистой оболочки; 16 — сосочки с отверстиями выводных протоков желез; 17 — глубокие железы; 18 — поперечные складки слизистой; 19 — кутикула; 20 — отверстие припротиника; 21 — полость мышечного желудка.

ной зоне. В железистом желудке различают *вершину, тело и перешеек*, или *промежуточную зону*. Масса этого небольшого органа у курицы 3,5—5 г, у индейки 6—14 г, у утки 3,5—9 г, у гуся 8—13 г. Железистая часть желудка имеет форму веретенообразно расширенной трубки длиной у курицы 3—3,5 см, у индейки 2—4,5, у утки 3—6,5, у гуся 4—4,7 см. Более узкой вершиной она направлена краниально, граничит с пищеводом, а более широким концом, обращенным каудально, — с мышечной частью желудка. Железистая часть желудка перед переходом в мышечную резко сужается, образуется промежуточная зона.

Располагается желудок в левой половине полости тела. Его железистая часть занимает положение, близкое к срединной сагиттальной плоскости. Вершина железистого желудка лежит между грудными воздухоносными мешками, тело — между долями печени. С дорсальным краем печени желудок связан соединительной тканью, правой стороной соприкасается с селезенкой и подвздошной кишкой, левой — со слепой кишкой.

Гистологическое строение. Стенка железистой части желудка состоит из слизистой оболочки с подслизистой основой, мышечной и серозной оболочек.

Слизистая оболочка у куриных бледно-розового цвета, у гусиных — несколько темнее из-за просвечивающих сосудов. Она состоит из эпителия, собственной пластинки и мышечной пластинки. В пустом железистом желудке слизистая оболочка образует пологие продольные складки, которые расправляются при заполнении его кормом. На поверхности слизистой оболочки видны конусовидные возвышения — *сосочки* — в количестве от 30 до 75 штук, у кур они пологие, окружены концентрическими складками. У гусей сосочки выше и расположены гуще. У уток сосочки небольших размеров и лежат очень часто. На вершине сосочков открываются пищеварительные железы желудка. Кроме того, слизистая оболочка образует многочисленные мелкие неровные складки, которые на поперечном срезе органа имеют вид простых трубчатых желез, описываемых во многих руководствах как поверхностные железы. Полость органа выстлана однослойным цилиндрическим эпителием. Он вырабатывает вязкую слизь, в состав которой входит большое количество

кислых мукополисахаридов, обладающих бактерицидными свойствами. Слизь эта защитной пленкой покрывает всю внутреннюю поверхность железистого желудка. Покровный эпителий заходит как в складки слизистой, так и в глубь сосочков, выстилая полости желез. Собственная пластинка слизистой оболочки образована рыхлой соединительной тканью с большим количеством клеточных элементов, в том числе лимфоидных сосудов и нервных окончаний. У цесарок в ней залегают простые трубчатые железы. Мышечная пластинка слизистой оболочки образована отдельными пучками гладких миоцитов.

Подслизистая основа представлена рыхлой соединительной тканью. Содержит *глубокие железы*, аналогичные собственным (фундальным) железам желудка млекопитающих. Это сложные альвеолярные, вырабатывающие пепсиноген и соляную кислоту, крупные железы, заметные невооруженным глазом. Они так плотно уложены, что межжелудочной соединительной ткани почти не видно и слизистая оболочка принимает вид губки. У куриных каждая железа состоит из нескольких крупных округлых долей глубиной до 2 мм. Каждая доля состоит из большого числа альвеол. Группы из нескольких альвеол, объединенные общим третичным протоком, открываются в центральную полость доли. Полости нескольких долей объединяются в общий вторичный проток, несколько вторичных протоков — в короткий первичный, или главный, проток, открывающийся на вершине сосочка. Все протоки выстланы однослойным цилиндрическим эпителием, аналогичным покровному. Так же устроены железы у гуся. У утки же каждая железа состоит из одной мешкообразной доли, чем и объясняется наличие на слизистой оболочке большого количества мелких сосочков.

Альвеолы образованы однослойным эпителием, клетки которого, в зависимости от фазы секреции, от кубической до цилиндрической формы. Апикальные концы клеток неплотно прилегают друг к другу и выпячиваются в просвет альвеол, особенно у клеток, заполненных секретом. Между клетками остаются щелевидные пространства. Несмотря на то что железы вырабатывают одновременно такие различные вещества, как пепсиноген и соляная кислота, в них обнаружен только один тип клеток. Эти клетки обладают

двойной секрецией, объединяя в себе свойства главных и париетальных glanduloцитов желез желудка млечнопитающих.

Доли глубоких желез со всех сторон окружены соединительной тканью, содержащей коллагеновые и эластические волокна, а также пучками мышечных клеток, заходящих сюда из мышечной пластинки слизистой оболочки. Возможно, эти мышечные пучки способствуют изливанию секрета из долей.

Мышечная оболочка образована гладкой мышечной тканью, разделенной на три слоя. Внутренний слой — продольный, средний — кольцевой и наружный — продольный, у гусей последний имеет вид тонкой прерывистой пластинки. Наружная оболочка железистой части желудка — серозная. К концу железистая часть воронкообразно сужается, образуя между железистой и мышечной частями желудка перешеек, или промежуточную зону, длиной у курицы около 1 см. В слизистой оболочке глубокие железы сразу исчезают. Появляются железы мышечного желудка с тонкой кутикулой, которая придает желтоватый цвет слизистой оболочке. Подслизистая оболочка сходит на нет. Мышечная пластинка слизистой объединяется с мышечной оболочкой. Они формируют кольцевой сфинктер, который регулирует поступление корма в мышечную часть желудка.

Мышечная часть желудка, или мышечный желудок — *pars muscularis* (см. рис. 42) — крупный орган диско-видной формы с очень толстыми стенками (у куриных от 1,5 до 3 см, у гусиных от 2,5 до 4 см толщиной). Масса его у курицы в зависимости от породы 25—100 г, у индейки 75—150, у утки 30—145, у гуся 80—150 г. В мышечном желудке различают *тело*, на правой и левой боковых сторонах которого ясно выражены *сухожильные зеркала*; закругленные *углы*, образованные краниальным и каудальным слепыми мешками; два *края* — дорсальный и вентральный, образованные мощными боковыми мышцами. *Краниальный слепой мешок* без резких границ переходит в дорсальный край, а *каудальный слепой мешок* — в вентральный край. В краниальный слепой мешок открывается перешеек железистой части желудка. Рядом с ним находится *привратник* — выход из мышечной части желудка в двенадцатиперстную кишку. Форма мышечного желудка видоспецифична. У куриных слепые мешки выделяются нечетко, фор-

ма органа ближе всего к дисковидной. У гуся слепые мешки, особенно задний, заметно отделены от тела, которое по форме ближе к овалу. У утки мышечный желудок сильно вытянут в длину, слепые мешки узкие, сильно выступающие над телом.

Мышечный желудок расположен в левой половине полости тела наклонно, каудовентрально и лежит большей частью, не соприкасаясь со стенками брюшинных полостей, ретроперитонеально. Сзади он обрастает брюшной жировой подушкой. У гусиных из-за сильного развития воздухоносных мешков мышечная часть желудка меньше касается стенки тела.

Гистологическое строение. Стенка мышечной части желудка состоит из слизистой, мышечной и адвентициальной оболочек. Слизистая оболочка образует четко выступающие продольные складки. В области слепых мешков, кроме того, имеются поперечные складки, поэтому слизистая оболочка слепых мешков сетевидно изрезана. Она образована эпителием и собственной пластинкой слизистой. Мышечная пластинка слизистой вошла в состав мышечной оболочки еще в области промежуточной зоны, подслизистая основа не развита.

Поверхность слизистой покрыта плотной кератиноподобной пленкой — *кутикулой*. Под ней видны небольшие углубления — *желудочные ямки*. Эпителий, покрывающий полость мышечной части желудка, однослойный цилиндрический. Он заходит в желудочные ямки, в дно которых открываются простые трубчатые железы.

Железы образованы однослойным цилиндрическим эпителием. В них различают *дно*, *тело* и *перешеек*. Клетки дна молодые, среди них встречаются митозы. По видимому, этот участок является камбиальным как для эпителия желез, так и для покровного эпителия. По мере продвижения к телу и перешейку железы клетки дифференцируются и начинают продуцировать вещества углеводной и белковой природы.

В желудочную ямку открывается 10—30 простых трубчатых желез. Их секрет в желудочной ямке смешивается с секретом эпителия ямки и затвердевает в виде столбика, состоящего из плотного вещества гликопротеидной природы. Вся кутикула пронизана такими столбиками, заметными на гистологических срезах по яр-

кой эозинофильной окраске. Столбики выступают над поверхностью кутикулы, обуславливая ее шероховатость и улучшая трущую способность. Покровный эпителий также принимает участие в образовании кутикулы. Он секретирует более мягкую составную часть кутикулы. Секретция эта, по-видимому, происходит прерывисто, так как в кутикуле заметны горизонтальные светлые и темные полосы. Состав кутикулы видоспецифичен, очень сложен, близок, но не идентичен кератину, так как содержит не только белки, но и углеводы, связанные с белками в крупные макромолекулы. В процессе деятельности верхние слои кутикулы стираются, а снизу нарастают новые, в результате чего поверхность слизистой оболочки мышечной части желудка постоянно покрыта кутикулой.

Мышечная оболочка образована гладкой мышечной тканью. Клетки ее содержат большое количество миелина, чем обусловлен ее темный цвет. В этой части желудка мышечная оболочка не образует правильных слоев, как во всей остальной пищеварительной трубке, а преобразовалась в четыре мышцы. Две из них (промежуточные) — меньшие, покрывают слепые мешки и две (боковые вентральная и дорсальная) очень сильно развиты, лежат на теле и образуют края мышечного желудка. Существует мнение, что мышечная пластинка слизистой оболочки вместе с кольцевым слоем мышечной разрослись в боковые мышцы, а продольный слой мышечной оболочки образовал промежуточные мышцы.

Боковые мышцы на обеих сторонах желудка начинаются от мощного сухожильного центра — сухожильного зеркала. Оно образовано многочисленными коллагеновыми пучками. У взрослых кур и индеек может содержать волокнистый хрящ, у гусей подстилается жировой подушкой. Мышечные пучки, разделенные прослойками соединительной ткани, идут поперек тела желудка. Мощность мышечных пучков значительно увеличивается к краям желудка. Толщина вентральной боковой мышцы уменьшается от переднего конца органа к заднему, а дорсальной боковой мышцы, наоборот, от заднего конца к переднему. Полость мышечной части желудка S-образной формы, что имеет функциональное значение.

Желудок васкуляризуется ветвями чревной артерии, венозная кровь от желудка оттекает в системы крап-

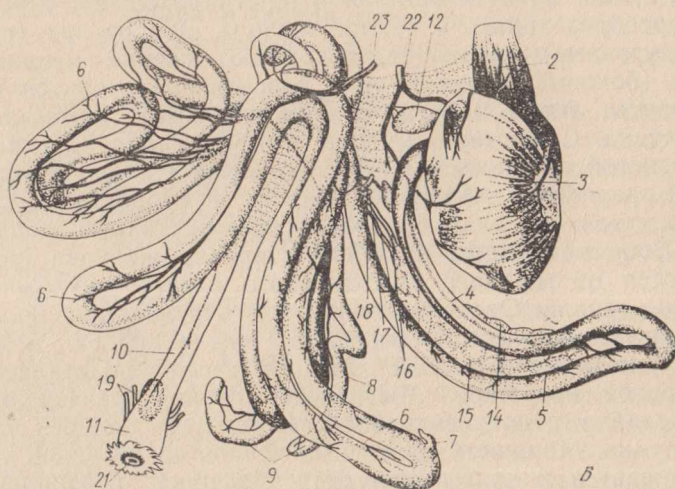
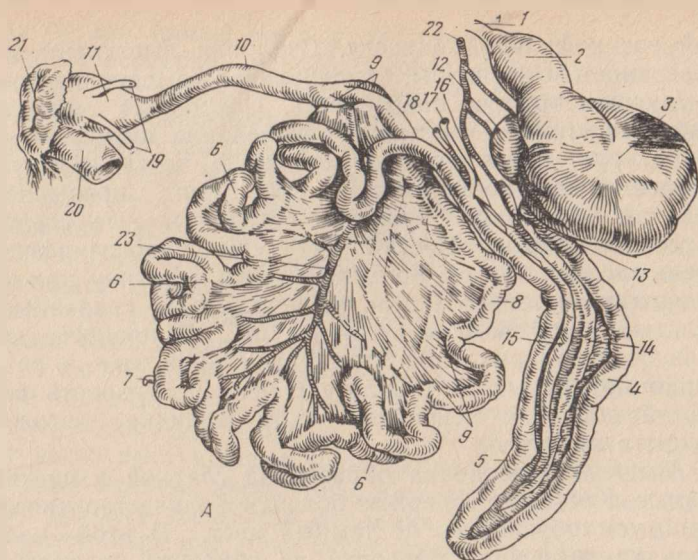


Рис. 43. Желудочно-кишечный тракт курицы (А) и гуся (Б):

1 — пищевод; 2 — железистая часть желудка; 3 — мышечная часть желудка; 4 — нисходящая петля двенадцатиперстной кишки; 5 — восходящая петля двенадцатиперстной кишки; 6 — тонкая кишка; 7 — меккелев дивертикула; 8 — подвздошная кишка; 9 — слепые кишки; 10 — прямая кишка; 11 — клоака; 12 — селезенка; 13 — селезеночная доля поджелудочной железы; 14 — дорсальная доля поджелудочной железы; 15 — вентральная доля поджелудочной железы; 16 — проток поджелудочной железы; 17 — печеночно-кишечный проток; 18 — пузырно-кишечный проток; 19 — мочеточники; 20 — влагалище; 21 — анальное отверстие; 22 — чревная артерия; 23 — краниальная брыжеечная артерия.

альных и воротных вен. Иппервируется желудок вегетативной нервной системой: блуждающим нервом и нервами солнечного сплетения.

КИШЕЧНИК

Кишечник (рис. 43, 44 и см. рис. 37) имеет вид цилиндрической трубки, сложенной петлями в полости тела. В результате сильного развития желудка в левой стороне кишечник в значительной мере сдвинут вправо и назад. Начинается он от выходного отверстия из мышечной части желудка — пилоруса, а оканчивается отверстием клоаки. Петли кишечника окутаны серозными листками брюшинной полости, которые формируют *брыжейку* (*mesenterium*). С помощью брыжейки кишечник подвешен к позвоночнику. На разных участках кишечника длина ее неодинакова, что придает разное положение кишечным петлям и позволяет осуществлять им движения. По брыжейке к кишечнику подходят артерии и нервы.

Длина кишечника значительно колеблется в зависимости от вида, породы, пола, возраста птицы и особенно от характера кормления. Самый длинный кишечник (по отношению к длине тела) имеют зерноядные. Из домашних птиц — это семейство куриных. У них кишечник в 5—6 раз превышает длину тела и равен у курицы 150—240 см, у индейки 250—300 см. У гусиных, питающихся более мягкой растительной пищей, кишечник в 4—5 раз длиннее тела. У гуся длина кишечника 240—290 см, у уток 150—270 см. У самцов кишечник обычно длиннее, чем у самок. После вылупления относительная длина и масса кишечника увеличиваются в течение первого месяца жизни в результате его интенсивного роста. Однако скорость роста быстро падает и уже к трем месяцам эти показатели снижаются по сравнению с более ранним возрастом. На размеры кишечника влияют состав, качество и количество корма. При обильном кормлении увеличивается не только длина, но и толщина кишок. Жидкий корм способствует удлинению кишечника по сравнению с твердым.

Кишечник делится на два отдела — тонкий и толстый. В тонком отделе различают двенадцатиперстную, тощую и подвздошную кишки. В толстом отделе — слепую и прямую, которая открывается в клоаку.

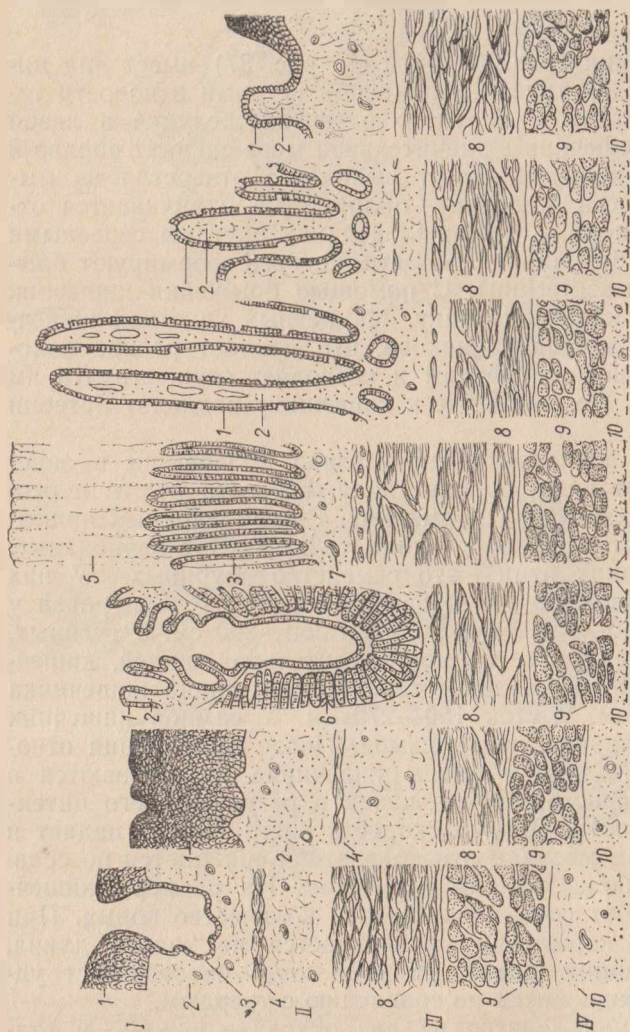


Рис. 44. Гистологическое строение пищеварительного тракта:

I — слизистая оболочка; 1 — эпителий; 2 — собственная пластинка; 3 — железистая пластинка; 4 — мускулатура; 5 — кутикула; II — подслизистая основа; 6 — железы; 7 — собственная пластинка; 8 — кольцевой слой; 9 — продольный слой; IV — мезодерма; 10 — мезодерма; 11 — мезодерма.

Тонкий отдел кишечника

Тонкий отдел кишечника в 10—20 раз длиннее толстого. Это основной участок, где происходит переваривание и всасывание. Переваривание осуществляется с помощью секретов, выделяемых пристенными и застенными (печень и поджелудочная железа) железами, а всасывание — особым видом эпителия, выстилающим стенку кишечной трубки, — каемчатым эпителием.

Петли тонкого кишечника, особенно тощей кишки, подвешены на длинной брыжейке, которая обеспечивает довольно свободное их положение в полости тела, но тем не менее они не доходят до его стенки. С правой стороны они отделяются от стенки тела воздухоносными мешками, снизу и сзади — жировой подушкой. Воздухоносные мешки и жировая ткань выполняют изолирующую функцию, предохраняя внутренности от охлаждения при передвижении по росистой траве или в воде. Воздухоносные мешки выполняют также механическую функцию, частично заменяя слабо развитый у птиц брюшной пресс.

Двенадцатиперстная кишка — *intestinum duodenum* (см. рис. 43) — серо-красноватого цвета, у курицы длиной 22—25 см и шириной 0,8—1,2 см, у гуся соответственно 40—49 и 1,2—1,6, у утки 22—38 и 0,4—1,1 см. Имеет вид дугообразной петли. Начинается от переднего слепого мешка мышечного желудка. На границе между выходом из желудка и входом в двенадцатиперстную кишку имеется слизисто-мышечная складка — *привратник*, закрывающая выход из желудка, которая даже при расслаблении препятствует попаданию гастролитов в кишку. Затем двенадцатиперстная кишка опускается вниз, огибает желудок и идет назад почти до таза — это *нисходящее колено петли*. В области таза поворачивается обратно и в виде *восходящего колена* идет параллельно нисходящему колену до правой доли печени, на которой образует вдавление. Затем поднимается вверх к позвоночнику и без видимой границы переходит в тощую кишку на уровне дуги 6—7-го ребра. Восходящее и нисходящее колена двенадцатиперстной кишки соединены друг с другом связками, между ними лежит поджелудочная железа.

С окружающими органами двенадцатиперстная кишка связана только у начала и конца: с висцеральной

поверхностью печени, мышечным желудком и подвздошной кишкой. Свободное положение позволяет петле двенадцатиперстной кишки совершать очень активные перистальтические и маятникообразные движения, в результате чего кишка даже может менять свое положение. У гусиных двигательная активность кишки несколько снижена из-за сильного равномерного обрастания жиром. На внутренней поверхности восходящего колена, ближе к его концу, находится сосочек двенадцатиперстной кишки, в который открываются два протока печени и 2—3 протока поджелудочной железы.

В двенадцатиперстной кишке происходит переваривание белков, углеводов и жиров под влиянием ферментов застенных и пристенных желез. Васкуляризация двенадцатиперстной кишки осуществляется ветвями чревной артерии, иннервируется нервами чревного ганглия и блуждающим нервом.

Тощая кишка — *intestinum jejunum* (см. рис. 43) — гладкая, блестящая, светло-серого цвета. Границы ее можно указать лишь приблизительно, так как ни по внешнему виду, ни по структуре она не отличается от двенадцатиперстной кишки. Передней границей считается место, где восходящее колено двенадцатиперстной кишки пересекается с краниальной брыжеечной артерией (на уровне дуги 6—7-го ребра). Задняя граница проходит на уровне головок слепых кишок. У куриных тощая кишка образует 10—12 петель различной величины и непостоянной формы, подвешенных на длинной брыжейке, в которой видно ветвление краниальной брыжеечной артерии, снабжающей ее кровью. Почти посередине тощей кишки на стороне, противоположной прикреплению брыжейки, у куриных в 60 % случаев находится остаток желточного мешка — *дивертикул Меккеля* различной величины и формы. У молодых птиц он крупнее, достигает величины 4—15 мм, у взрослых может иметь размеры просяного зерна. В первые дни после вылупления желточный мешок наполнен желтком, который служит питанием цыпленку. По мере расходования желтка он уменьшается в размерах и втягивается в полость тела. В случае неполной редукции дивертикул Меккеля прорастает лимфоидной тканью и превращается в лимфоэпителиальный орган.

У гусиных тощая кишка зеленовато-коричневого цвета, образует 6—9 петель, довольно плотно зафиксиро-

падных в своем положении жировой подушкой и воздухоносными мешками. Кроме того, колена каждой петли присоединены друг к другу связками. Все это, несмотря на длинную брыжейку, ограничивает движение тощей кишки у гусиных. Дивертикул Меккеля обнаруживается у гусей в 90 %, у уток в 80 % случаев.

Подвздошная кишка — *intestinum ileum* — сравнительно короткая (у курицы 13—18 см, у гуся 20—28, у утки 10—19 см), серо-зеленоватого цвета, лежит над двенадцатиперстной кишкой в дорсальной части полости тела между слепыми кишками, петель не образует. Началом ее считается место, где распрямляется тощая кишка, концом — место впадения слепых кишок. Снабжается кровью из крапильной брыжеечной артерии.

Гистологическое строение тонкого кишечника. Стенка тонкого кишечника на всем протяжении имеет одинаковое строение, за исключением короткого (0,5 см в длину) участка переходной зоны между мышечным желудком и двенадцатиперстной кишкой.

В переходной зоне видны группы типичных трубчатых желез желудка, но не покрытых кутикулой, выделяющих жидкий секрет слизистого характера, ворсинки отсутствуют, мышечная оболочка имеет переходный вид. Ворсинки появляются сразу после складки привратника, образованной слизистой оболочкой вместе с мышечной пластинкой, которая после этого принимает типичный для кишечника вид.

Стенка кишечника состоит из слизистой оболочки с подслизистой основой, мышечной и серозной оболочек. Слизистая оболочка состоит из эпителия, собственной и мышечной пластинок. Эпителий, выстилающий полость тонкого кишечника, однослойный, цилиндрический.

Собственная пластинка слизистой оболочки образована рыхлой соединительной и ретикулярной тканью с большим количеством сосудов и нервных окончаний. Она инфильтрирована диффузно и в виде фолликулов лимфоидной ткани. Количество лимфоидной ткани увеличивается в каудальном направлении. В тощей и подвздошной кишках можно видеть не только солитарные (одиночные) фолликулы, но и пейеровы бляшки — группы из большого числа фолликулов, заполняющих всю толщу слизистой оболочки и видные невооруженным глазом в виде овального бугорка. У курицы в тонком кишечнике насчитывается 6—8 пейеровых бляшек. Самая крупная из них расположена на границе между тонким и толстым отделами.

Мышечная пластинка образована хорошо развитым слоем продольно лежащих гладкомышечных клеток. Слизистая оболочка образует непостоянные пологие продольные и поперечные складки, видимые невооруженным глазом — ворсинки и впадения — общекишечные железы (крипты). Ворсинки у птиц длиннее, чем у млекопитающих, имеют листовидную форму с расширенным основанием, расположены зигзаго- или спиралеобразно. У гусиных ворсинки мельче, но расположены гуще, на 1 см^2 поверхности двенадцатиперстной кишки у кур 415 ворсинок, у индеек 292, у гусей 2051, у уток 1512 ворсинок. В каудальном направлении у куриных и гуся ворсинки уменьшаются в размерах, но располагаются чаще (500—900 штук на 1 см^2 подвздошной кишки), у утки почти не изменяются в размерах, но располагаются реже (1122 на 1 см^2).

Вся внутренняя поверхность органа, включая ворсинки, покрыта однослойным цилиндрическим эпителием. В его состав входят каемчатые и бокаловидные клетки. Самые распространенные — каемчатые клетки — высокие (до 50 мкм высотой) с овальным ядром, расположенным обычно в нижней трети. На апикальном полюсе каемчатых клеток расположены многочисленные микроворсинки, формирующие видимую в световой микроскоп щеточную каемку, благодаря чему всасывающая поверхность последней увеличивается в несколько десятков раз. Кроме того, на микроворсинках адсорбируются ферменты, что приводит к активации пищеварительных процессов. У дыплат пристеночное (мембранное) пищеварение значительно преобладает над полостным.

Между каемчатыми клетками беспорядочно располагаются типичные бокаловидные клетки, вырабатывающие слизистый секрет и выделяющие его мерокриповым способом. Щеточная каемка у них не выражена. Слизь обволакивает поверхность слизистой оболочки, предохраняет ее от механических повреждений и делает скользкой, чем улучшает условия продвижения пищи по кишечнику.

Между основаниями ворсинок открываются простые трубчатые **общекишечные железы**, или крипты. В них различают перешеек, тело и дно. Глубина их колеблется независимо от места расположения у куриных от 100 до 400 мкм, у гусиных от 100 до 300 мкм. У гусиных железы расположены в 1,5—2 раза гуще. В двенад-

цатиперстной кишке и начальном участке тощей часто встречаются извилистые и ветвящиеся крипты. К каудальному концу тонкого отдела они становятся менее извилистыми и не ветвятся. Общекишечные железы выстланы цилиндрическим эпителием, в состав которого входят каемчатые, бокаловидные и эптерохромафинные клетки. Каемчатый эпителий ниже, чем в ворсинках, щеточная каемка менее выражена. Бокаловидные клетки встречаются чаще, чем в ворсинках, число их увеличивается в каудальном направлении. Энтерохромафинные клетки залегают на дне желез. Они треугольной формы с широким основанием и узкой вершиной, едва достигающей до просвета крипты. Ядра круглые, мельче, чем в каемчатых клетках, расположены центрально. В цитоплазме имеются многочисленные мелкие эозинофильные гранулы, содержащие 5-гидрокситриптами.

В основании ворсинок и в криптах, особенно в перешейке и средней части тела, встречаются митотически делящиеся клетки. Затем дифференцируясь, клетки передвигаются к вершине ворсинки, где довольно быстро слущиваются. Смена эпителия ворсинок происходит постоянно, в результате чего срок жизни дифференцированной каемчатой клетки составляет 1—3 суток.

Собственная пластинка слизистой оболочки расположена между криптами и заходит внутрь ворсинок, образуя их строму. В строме под эпителием находятся сеть кровеносных капилляров и лимфатические синусы. Среди клеток стромы можно увидеть соединительнотканшые клетки (ретикулярные, фибробласты, гистиоциты), лимфоциты, эозинофилы, гладкомышечные клетки. Лимфоциты, выполняющие защитную функцию, располагаются как диффузно, так и в виде фолликулов. Порой, особенно в тощей и подвздошной кишках, такой фолликул может распространиться по всей строме ворсинки и даже деформировать ее. Мышечные клетки, заходящие внутрь ворсинок из мышечной пластинки слизистой оболочки, располагаются в ней в виде продольного тяжа. При сокращении мышечных клеток ворсинка меняет форму (укорачивается) и положение, что способствует перемешиванию корма и соприкосновению с новыми его порциями, а также оттоку крови и лимфы с попавшими в них питательными веществами. Таким образом, активизируются процессы переваривания и всасывания.

Подслизистая основа тонкого кишечника образована тонким слоем — рыхлой соединительной и ретикулярной ткани; собственных желез в подслизистой оболочке двенадцатиперстной кишки у птиц нет. В ней располагаются глубокие артериальные, венозные и капиллярные лимфатические сети. На границе между подслизистой основой и мышечной оболочкой находится *подслизистое (мейсснерово) нервное сплетение*.

Мышечная оболочка образована гладкой мышечной тканью и состоит из двух слоев: внутреннего, хорошо развитого — кольцевого и наружного, слабо развитого — продольного. Между слоями проходит прослойка из рыхлой соединительной ткани, содержащая сосуды и *межмышечное (ауербахово) нервное сплетение*, иннервирующее мышечную оболочку. Кольцевой слой сокращается поступательно, при этом кишечник совершает перистальтические движения; продольный слой сокращается ритмично, при этом кишечник совершает маятниковобразные движения.

Серозная оболочка состоит из очень тонкой прослойки соединительной ткани, покрытой однослойным плоским эпителием — мезотелием. В местах присоединения к брыжейке и сосудам соединительная ткань развита лучше и в разной степени прорастает жиром. В ней проходят сосуды и нервы. Мезотелий вырабатывает серозную жидкость, которая смазывает поверхность серозной оболочки, облегчая движение петель кишечника.

Толстый отдел кишечника

Толстый отдел кишечника (см. рис. 37 и 43) — короткий, состоит из слепой и прямой кишок и заканчивается клоакой.

Слепая кишка — *intestinum caeca* — у птиц двойная, серо-зеленого или сине-зеленого цвета. Лежит по сторонам подвздошной кишки и сопровождает ее на всем протяжении. В ней различают *шейку*, *тело* и *верхушку*. Шейка кишки — короткая, узкая часть с толстыми плотными стенками, светлого цвета, открывается в кишечную трубку в месте перехода тонкого отдела в толстый. В этом месте образуется *сфинктер слепой кишки* в виде кольцевой складки слизистой оболочки и находятся крупные скопления лимфоидной ткани, известные под названием *миндалины слепой кишки*. Каудальнее шейки киш-

ка заметно расширяется и переходит в длинное, широкое, тонкостенное тело. На конце образуется слепо оканчивающееся вздутие — головка. Головкой кишка направлена кранiallyно, шейкой — каудально. В ней происходит всасывание воды и солей.

Прямая кишка — *intestinum rectum* — короткая, широкая, начинается в месте впадения слепых кишок в пищеварительную трубку. Оканчивается переходом в клоаку. Подвешена на брыжейке, которая постепенно становится короче. При переходе в клоаку прямая кишка несколько расширяется.

Гистологическое строение толстого кишечника. Стенка толстого кишечника, как и тонкого, состоит из слизистой оболочки с подслизистой основой, мышечной и серозной оболочек. Слизистая оболочка имеет такое же строение, как и в тонком отделе. Она собирается в складки в результате сокращения мышечной пластинки слизистой оболочки, имеет выросты в виде ворсинок и общекишечные железы. Развитие ворсинок в толстом отделе интенсифицирует процессы всасывания, что необходимо при сравнительно коротком пищеварительном тракте и высоком обмене веществ у птиц. Ворсинки у куриных короче и уже, чем в тонком отделе, но расположены чаще. У гусиных ворсинки шире, а количество их в 2,5—3 раза меньше, чем в тонком отделе. В слепых кишках они развиты только в шейке, при переходе в тело размер их уменьшается и ворсинки постепенно исчезают. В прямой кишке они развиты по всей длине. Общекишечные железы и ворсинки содержат большое количество бокаловидных клеток.

Лимфоидные элементы развиты значительно, особенно в слепых кишках, где они образуют миндалину слепой кишки, расположенную в области шейки около устья кишки. Подслизистая основа, мышечная и серозная оболочки имеют то же строение, что и в тонком отделе.

Каудально прямая кишка расширяется и переходит в клоаку.

Клоака — *cloaca* — расширенная мешкообразная задняя короткая часть кишечной трубки, в которой объединяются конечные участки пищеварительной, мочевыделительной и половой систем. У куриных клоака крупнее, чем у гусиных. Особенно увеличивается ее размер в период яйцекладки и насиживания. В ней различают три отдела: передний — копродеум (*coprodeum*), сред-

ний — уродеум (urodeum) и задний — проктодеум (proctodeum).

Копродеум — полость для кала, самая длинная, является продолжением прямой кишки, выстлана слизистой оболочкой кишечного типа, имеющей ворсинки и общекишечные железы, состоящие из бокаловидных клеток, служит местом сбора каловых масс. Между прямой кишкой и копродеумом находится сфинктер клоаки, состоящий из складки слизистой оболочки и сильной кольцевой мускулатуры.

Уродеум — полость для мочи — самый маленький отдел, отделенный от переднего отдела высокой *кольцевой мышечной складкой*. Покрит гладкой слизистой оболочкой без ворсинок и желез. На дорсальной стенке этого отдела имеется пара *сосочков*, в которые открываются мочеточники. По бокам от сосочков открываются семявыносящие протоки, а у самок на левой стороне имеется широкая щель яйцевода.

Проктодеум — копечная полость — самый крупный отдел. Отделяется от среднего отдела низкой складкой слизистой оболочки. Имеет слизистую оболочку кожного типа, покрытую многослойным плоским эпителием. У гуся и селезня на вентральной стороне этого отдела есть *совокупительный орган*. В дорсальную стенку этого отдела щелевидным отверстием открывается *фабрициева сумка* — лимфоэпителиальный орган, редуцирующийся у взрослых птиц. В устье клоаки есть большая кожно-мышечная складка, вдающаяся в виде пробки внутрь проктодеума.

Заднепроходное отверстие птиц щелевидное и окружено сильным сфинктером из поперечнополосатой мускулатуры. В него вплетаются мышечные пучки поднимателя и опускающего клоаки, идущих от лопной и седалищной костей. При их сокращении клоакальное отверстие движется в соответствующем направлении.

ПЕЧЕНЬ

Печень — *hépat* (рис. 45) — самая крупная железа организма. Она выполняет разнообразные функции. Еще в эмбриональный период развития в ней происходит гемопоэз — образуются клетки крови, дифференцируясь из мезенхимы и ретикулярной ткани, входящей в состав стромы органа. Печень играет большую роль как пищева-

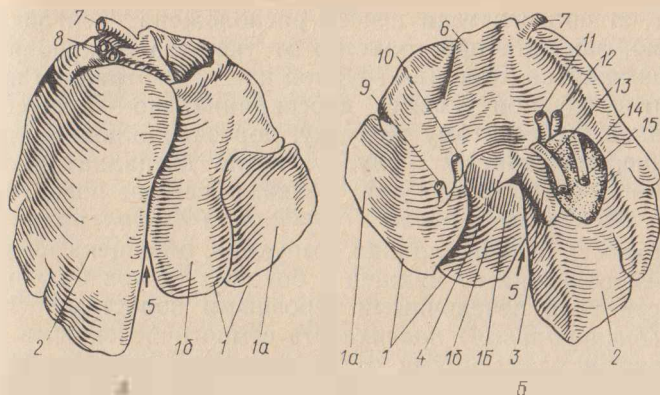
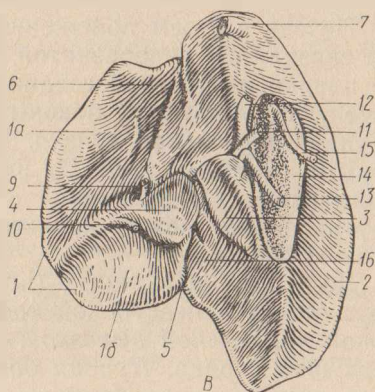


Рис. 45. Печень курицы (А — с париетальной, В — с висцеральной поверхности, В — печень гуся с висцеральной поверхности):

1 — левая доля печени; 1а — латеральная часть левой доли; 1б — медиальная часть левой доли; 2 — правая доля печени; 3 — промежуточный отросток правой доли; 4 — промежуточный отросток левой доли; 5 — каудальная вырезка; 6 — пищеводное вдавление; 7 — каудальная полая вена; 8 — печеночная вена; 9 — левая печеночная вена; 10 — левая воротная вена; 11 — правая печеночная артерия; 12 — правая воротная вена; 13 — печеночно-кишечный проток; 14 — желчный пузырь; 15 — пузырно-кишечный проток; 16 — желудочное вдавление.



варительная железа — секретирует желчь; участвует в углеводном обмене и регуляции уровня сахара в крови; в клетках печени может накапливаться жир как запасной источник энергии; синтезируются глобулярные и фибриллярные белки, участвующие в иммуногенезе, процессах свертывания крови, идущие на построение яйца. Защитная функция печени осуществляется гепатоцитами и звездчатыми клетками.

Печень у курицы и индейки темного красно-коричневого, у гуся — каштанового, у утки — желто-коричневого цвета. При откорме и интенсивной яйцекладке печень у всех видов домашних птиц желтеет. Масса печени имеет большие индивидуальные колебания: у взрослых кур она составляет 30—60 г, у индеек — 60—120, у гусей — 65—

175 г. В полости тела печень расположена вентрокаудально, занимая пространство от третьего межреберного промежутка до конца грудной кости. Вентрально прилежит к грудной кости, дорсокраниально — к сердцу, легким и железистому желудку, дорсокаудально — к селезенке, мышечному желудку, петле двенадцатиперстной кишки. Состоит из двух долей, имеет две поверхности и несколько краев. *Передняя (диафрагмальная) поверхность* печени гладкая, выпуклая, обращена вперед и вниз; отделена от нижней и боковых стенок брюшной полости тела печеночными серозными полостями. *Задняя (висцеральная) поверхность* с многочисленными неглубокими вдавлениями от прилежащих органов обращена вверх и назад. *Передний край* печени тупой, *задний и боковые края* острые.

Печень в своем положении удерживается несколькими связками и недоразвитой диафрагмой, которая в виде пленки из плотной соединительной ткани прирастает к ее тупому краю. С боковых краев печени отходит парная *треугольная связка*, соединяющая печень с боковыми стенками тела. От внутренней поверхности грудины отходит *серповидная связка*, глубоко вдающаяся внутрь печени между долями и вплетающаяся в ее серозную оболочку.

Доли печени куриных (правая и левая) отделены друг от друга неглубокой *краниальной вырезкой* и глубокой *каудальной вырезкой*. Между долями заключена верхушка сердца. *Правая доля* крупнее, заходит на 2 см дальше конца бокового отростка грудины. *Левая доля* сдавлена желудком, а потому меньше правой. Она доходит до конца бокового отростка грудины, состоит из двух частей: *левой латеральной* и *левой медиальной*. Имеет на задней поверхности удлинённый промежуточный отросток, который может отсутствовать.

На тупом крае со стороны краниальной вырезки видно вдавление от железистого желудка — так называемое *пищеводное вдавление*, на заднем остром крае — большое *вдавление от мышечного желудка*. На висцеральной поверхности правой доли недалеко от тупого края видна *каудальная полая вена*, прободающая паренхиму печени. На этой же поверхности имеется углубление — *ворота печени*, через которые в печень входят печеночные артерии (ветви чревной артерии) и воротные вены. Здесь же располагается *желчный пузырь* овальной или

грушевидной формы, длиной 2—4,5 см, не выходящий за пределы правой доли. Верхушка его лежит в петле двенадцатиперстной кишки. Желчь с правой доли собирается в *печеночно-пузырный (печеночный) проток*, который впадает в желчный пузырь. Из желчного пузыря выходит *пузырно-кишечный (пузырный) проток*, направляется к восходящему колону двенадцатиперстной кишки, где и впадает в ее сосочек. С левой и частично с правой долей желчь собирается в *печеночно-кишечный (желчный) проток*, который открывается в двенадцатиперстную кишку (не заходя в желчный пузырь) рядом с пузырно-кишечным протоком. Желчные протоки у птиц при впадении в двенадцатиперстную кишку не образуют сфинктеров, но изгибаются под прямым углом, благодаря чему в них не забрасывается содержимое кишечника. Оба протока по-разному анастомозируют друг с другом как внутри паренхимы печени, так и за ее пределами.

Самый крупный анастомоз находится перед впадением в желчный пузырь. Здесь печеночно-кишечный и печеночно-пузырный протоки, объединяясь, образуют синус, куда стекает желчь со всей печени. Далее, в зависимости от фазы пищеварения, она может поступать либо целиком в желчный пузырь (при голодании), либо в кишку только по печеночно-кишечному протоку (при слабом пищеварении), либо по обоим протокам — печеночно-кишечному и пузырно-кишечному (при интенсивном пищеварении).

У илдейки анатомическое строение печени почти такое же, как у курицы. Различия заключаются в том, что правая и левая доли у нее практически равны, промежуточный отросток левой доли прирастает к правой доле, желчный пузырь выступает за нижний задний край печени.

У гуся печень занимает нижнюю треть полости тела, доли печени соединены широким перешейком. Правая доля в 1,5 раза больше левой, сердцевидной формы, протянута от 2-го до 7-го межреберного промежутка. На висцеральной поверхности имеет слабовыраженный сосцевидный отросток (выше ворот) и маленький промежуточный отросток (ниже ворот). Левая доля более короткая и широкая, лежит на протяжении от 2-го до 6-го межреберного промежутка, не делится на части, но имеет, как и курицы, промежуточный отросток, расположенный между долями. Желчный пузырь длиной 5—7 см прирастает на всем протяжении к висцеральной поверхности печени.

У утки пищеводная вырезка глубокая, асимметрия долей еще более выражена. Правая доля прямоугольной формы, в 2 раза больше левой, занимает пространство от 2-го до 9-го ребра, левая — треугольная, протянута от 3-го до 8-го межреберного промежутка. От тупого края правой доли на висцеральную сторону опускается почти до уровня ворот треугольной формы сосцевидный отросток. Ниже ворот виден небольшой промежуточный отросток правой доли. К нему слева примыкает промежуточный отросток левой доли.

Гистологическое строение. Печень — типичный паренхиматозный орган, состоящий из стромы и паренхимы. Строма, образованная соединительной тканью, развита гораздо слабее, чем у млекопитающих. Она образует тонкую *капсулу*, тесно спаянную с серозной оболочкой прилежащих серозных печеночных полосей. В результате этого печень сверху покрыта *мезотелием* (однослойным плоским эпителием), под которым просматривается тонкая прослойка плотной соединительной ткани — капсула органа. От капсулы в глубь железы отходят чрезвычайно тонкие прослойки рыхлой соединительной ткани, которые можно проследить разве что в области ворот, где они сопровождают крупные сосуды. В прослойках рыхлой соединительной ткани вокруг сосудов встречаются лимфоидные скопления и зернистые лейкоциты. В результате слабого развития внутриорганной соединительнотканной стромы дольчатость печени птиц не видна. Тем не менее основной морфофункциональной единицей печени птиц, как и млекопитающих, является долька, что делается заметным при специальных методах исследования органа.

Дольки печени вытянутые, с полигональным поперечным сечением, состоят из радиально расположенных печеночных пластинок, прорезанных трехмерной сетью кровеносных капилляров синусоидного типа. *Печеночные пластинки* состоят обычно из двух слоев клеток. Поэтому строение печени приближается к трубчатой железе, что особенно заметно на косых срезах.

Печеночные пластинки состоят из полигональных печеночных клеток — *гепатоцитов*. Это крупные клетки высотой у кур 8—10 мкм, у индеек 10—14 мкм, у гусей и уток 10—12 мкм. Печеночные клетки имеют сложную структуру в связи с выполнением таких разнообразных функций, как образование желчи, синтез и депонирование гликогена, фосфолипидов и нейтральных липидов, белков и витаминов, обезвреживание токсинов и др. Каждый гепатоцит имеет два полюса. Более узким апикальным полюсом он направлен в сторону желчного капилляра. *Желчный капилляр* проходит в середине печеночных пластинок и не имеет собственной стенки. Его стенка образована мембранами апикальных полюсов гепатоцитов, входящих в пластинку. На поперечных и косых срезах видно, что желчный капилляр окружен 2—7 клетками у куриных, 2—5 у гусиных. В том месте,

где цитолемма печеночной клетки превращается в стенку желчного капилляра, на ней образуются микроворсинки, направленные в просвет этого капилляра. От остального межклеточного пространства желчный капилляр отделен плотной зоной, подобной такой же зоне кишечного эпителия. На периферии дольки желчные капилляры объединяются в междольковые желчные протоки, имеющие собственную стенку из кубического эпителия.

Базальный полюс гепатоцита граничит с кровеносным капилляром. Между цитолеммой гепатоцита и эндотелием капилляра имеется *прекапиллярное пространство*, заполненное тканевой жидкостью, через которое и совершается обмен веществ между клетками печени и кровью. Базальный полюс клетки также несет микроворсинки, опущенные в прекапиллярное пространство. Они способствуют ускорению обменных процессов.

Ядра гепатоцитов крупные, округлые, с мелкими, рассеянными по всему ядру глыбками хроматина и 1—3 ядрышками, расположены ближе к базальному полюсу, обращенному к кровеносному капилляру. Печень — один из немногих органов животного организма, для которых характерна полиплоидия как способ увеличения жизнеспособности, энергии, функциональной активности, уровня синтетических процессов. Она выражается в многоядерности и укрупнении ядер. Степень полиплоидии увеличивается с возрастом. У взрослых кур больше половины всех ядер печени тетраплоидные, хотя двухъядерные клетки встречаются реже, чем у млекопитающих.

Кровь в печень поступает по двум системам: печеночной (из печеночных артерий) и портальной (из воротных вен). Артерии и вены обеих систем, войдя в ворота печени, разветвляются в ее паренхиме, распадаясь на междольковые артерии и вены, проходящие в междольковой соединительной ткани и вместе с междольковыми желчными протоками образуют триады. Триады в печени птиц встречаются реже, чем в печени млекопитающих. Междольковые артерии и вены распадаются на ряд вокругдольковых сосудов, а те на капилляры, анастомозирующие между собой на периферии долек. Таким образом, по внутريدольковым капиллярам течет смешанная кровь, богатая кислородом, питательными веществами и продуктами обмена, требующими утилиза-

ции и переработки. Внутريدольковые капилляры синусоидного типа, они имеют широкий просвет и тонкие стенки. Часто между гепатоцитами и эндотелием капилляров нет даже базальной мембраны. Такое строение капилляров замедляет ток крови и облегчает обмен между кровью и печенью. Другой особенностью капилляров печени является наличие в их стенках *звездчатых (купферовских) клеток* — неправильной формы, отростчатых. При появлении в крови раздражающего агента (чужеродных белков, токсинов, инородных тел и др.) звездчатые клетки вычлениваются из эндотелиального пласта, превращаются в свободные макрофаги и осуществляют фагоцитарную функцию.

В центре долики кровь собирается в центральную вену, а из нее стекает в поддольковую вену. Поддольковые вены в междольковой соединительной ткани идут одиночно, а не в составе триад. Они объединяются в систему печеночных вен, которые выносят кровь из печени и впадают на передней поверхности печени в каудальную полую вену.

Желчь, как было сказано, секретируется апикальной частью гепатоцитов, попадает в желчные капилляры, а оттуда — в междольковые желчные протоки. Объединяясь, они образуют желчевыносящие протоки правой и левой долей, которые выходят из ворот печени в виде печеночно-пузырного и печеночно-кишечного протоков.

Структурно печень оформляется в плодный период эмбриогенеза, но и дальше продолжается рост гепатоцитов и их ядер, увеличивается процент полиплоидии. В постэмбриональный период печень интенсивно растет на протяжении первого месяца, но еще у 6-месячных молодых встречаются мелкие долики и только к 12-месяцам размеры их становятся примерно одинаковыми.

Структура печени и ее функциональная активность меняются с возрастом и в разное время суток, различаются у разных видов, пород, линий птиц, помесей и гибридов. Печень очень чутко реагирует на изменение внешних и внутренних условий.

ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Поджелудочная железа — *pancreas* (см. рис. 43) — вторая по величине железа организма, обладает двойной (внешней и внутренней) секрецией. Панкреатический

сок, вырабатываемый внешнесекреторной частью поджелудочной железы, содержит ферменты, расщепляющие белки (трипсин, эрепсин, протеазы), жиры (липаза), углеводы (амилаза). Внутрисекреторная часть поджелудочной железы вырабатывает гормоны инсулин и глюкагон, регулирующие углеводный обмен и уровень глюкозы в крови.

Поджелудочная железа — компактный орган серо-желтого или серо-красноватого цвета. Масса ее у кур 3—6,5 г, у индеек 7—12, у уток 7—15, у гусей 8—16 г, т. е. составляет 0,15—0,25 % массы тела.

У кур поджелудочная железа лежит в петле двенадцатиперстной кишки на всем ее протяжении. Состоит из двух крупных долей длиной 14—16 см: дорсальной, примыкающей к восходящему колону двенадцатиперстной кишки, вентральной, примыкающей к нисходящему колону двенадцатиперстной кишки, и небольшой селезеночной доли. *Вентральная доля* самая крупная. Она составляет около 80 % массы железы и длиннее дорсальной доли на 2—3 см. *Дорсальная доля* впереди сильно утолщена. Вентральная и дорсальная доли на поперечном разрезе имеют вид треугольников, соединенных между собой вершинами. В месте соединения паренхимы их срастается, а в области вершины петли двенадцатиперстной кишки на протяжении 2 см доли полностью сливаются. *Селезеночная доля* отходит от предыдущих в краниальном направлении, доходит до селезенки и составляет около 2 % массы железы, часто пронизана жировыми прослойками, а может и вовсе отсутствовать.

От каждой доли отходит по одному выводному протоку. Между ними образуются анастомозы. Все три протока впадают в сосочек двенадцатиперстной кишки рядом с желчными протоками.

У некоторых кур между вентральной и дорсальной долями бывает развита еще одна узкая — третья доля.

На поверхности долей заметны по-разному развитые мелкие *вторичные доли*, число которых может достигать 5—6.

У индеек селезеночная доля часто отсутствует, выводных протоков два. У гусей развиты две доли — вентральная и дорсальная и два протока. Лежат доли в петле двенадцатиперстной кишки и не доходят до ее вершины на 4—5 см. Дорсальная доля длиннее вентральной.

У уток дорсальная и вентральная доли не соединены друг с другом. Вентральная доля лежит в петле, а дорсальная примыка-

ет к наружной стороне нисходящего колена двенадцатиперстной кишки. Она обычно длиннее вентральной доли. Обычно у уток два выводных протока, но иногда развит третий, самостоятельно впадающий в нисходящее колено двенадцатиперстной кишки.

Гистологическое строение. По структуре поджелудочная железа — сложная альвеолярно-трубчатая. Сверху покрыта тонкой соединительнотканной капсулой. Вокруг сосудов и между долями количество соединительной ткани увеличивается. От капсулы внутрь отходят тонкие соединительнотканые прослойки, разделяющие железу на дольки. Дольчатость лучше выражена у птиц старше года. Паренхима железы образована секреторным эпителием. Внешнесекреторная ее часть состоит из многочисленных концевых отделов трубчатой, альвеолярной и альвеолярно-трубчатой формы.

Клетки концевых отделов призматической формы с расширенным основанием и более узкой вершиной, высотой 10—12 мкм. Ядро круглое, лежит ближе к основанию. В клетках четко видно деление на апикальную — зернистую (оксифильную) и базальную — гомогенную (базофильную) зоны. В базальной зоне идет активный синтез ферментов. В апикальной зоне скапливаются зимогенные гранулы, содержащие ферменты в неактивной форме. Через апикальный полюс мерокриновым способом они выводятся в просвет концевого отдела. Несколько альвеол или трубок, открывающихся в общий внутридольковый проток, называются *ацинусом*, а вся внешнесекреторная паренхима железы — *ацинарной*. Начальные участки выводных путей могут начинаться уже внутри альвеол. Это слой плоских клеток, выстилающих изнутри концевой отдел около его перехода в выводной проток. Такие клетки называются *центрoацинозными*. Мелкие внутридольковые протоки также образованы плоским эпителием, более крупные — кубическим. Междольковые протоки, проходящие в междольковой соединительной ткани, образованы цилиндрическим эпителием, клетки которого секретируют вещества углеводной природы. Главные выводные протоки состоят из слизистой, мышечной и адвентициальной оболочек.

Внутрисекреторная паренхима составляет около 1 % массы железы, имеет вид отдельных вкраплений, называемых *панкреатическими островками (Лангерганса)*. Это округлые, овальные или неправильной формы скопления клеток. Различают β -клетки, продуцирующие

инсулин, α -клетки, продуцирующие глюкагон, и δ -клетки, функция которых неясна. В отличие от млекопитающих у птиц островки резко различаются по клеточному составу. По всей железе распространены сравнительно мелкие (у кур в поперечнике 20—60 мкм, у гусей 20—80, у уток 80—200 мкм) β -островки, пронизанные широкими капиллярами, состоящие на 85 % из β -клеток и 15 % δ -клеток. Общая площадь β -островков составляет $\frac{1}{3}$ внутрисекреторной паренхимы (В. В. Яглов, 1977). β -клетки полигональные, лежат тяжами вокруг капилляров, имеют круглые ядра и инкреторные гранулы, скапливающиеся у конца клетки, примыкающего к капилляру. При обычных методах гистологической обработки клетки слабо окрашиваются и островки выглядят светлыми пятнами на фоне окружающей ацинарной паренхимы. При специальных методах окраски (альдегид-фуксином) их цитоплазма окрашивается в фиолетово-синий цвет. Островки от ацинарной паренхимы отделяются тонкими прослойками соединительной ткани.

Электронная микроскопия показала вокруг островков наличие переходных форм между внешне- и внутрисекреторными клетками, что говорит о возможном превращении одних форм клеток в другие (В. В. Яглов, 1977).

В селезеночной, третьей долях и в месте слияния вентральной и дорсальной долей, а у уток в хвостовых участках обеих долей можно видеть крупные темные α -островки, состоящие на 72 % из α -клеток и на 28 % из δ -клеток. δ -клетки имеют форму, близкую к цилиндрической, лежат тяжами, содержат многочисленные гранулы, окрашивающиеся в красный цвет. На периферии этих островков обычно находится несколько небольших δ -клеток с голубыми гранулами в цитоплазме.

Глава IV

Аппарат дыхания

Дыхательный аппарат обеспечивает обмен кислорода и углекислого газа в процессе внешнего дыхания, тем самым участвует в регуляции энергетического обмена, в водно-солевом обмене. Он состоит из воздухоносных путей (носовой полости, верхней и нижней гортаней, трахеи, бронхов, воздухоносных мешков) и респираторных отделов, расположенных в легких. В воздухоносных

путях воздух согревается, увлажняется, очищается, анализируется, депонируется. Здесь же имеются приспособления для издания звуков. В респираторных отделах легких происходит газообмен.

Носовая полость — *cavum nasi* (см. рис. 38) — находится в верхней части клюва. Сравнительно короткая и узкая, сдавлена сзади очень крупными глазными яблоками. Сверху и с боков ограничена лобной, слезной, носовой и межчелюстной костями, покрытыми роговым чехлом надклювья. Дно носовой полости образовано нёбной и верхнечелюстной костями, отделяющими носовую полость от ротовой. Вход в носовую полость образован двумя ноздрями, расположенными около основания клюва. У куриных ноздри овальные, окружены перьями и прикрыты изнутри роговой пластинкой — носовым клапаном. У гусиных ноздри щелевидные, окружены восковицей.

Носовая полость делится вдоль на две половины *сошником* и *носовой перегородкой*, отходящей орально от перпендикулярной пластинки решетчатой кости. У молодых птиц носовая перегородка хрящевая, у старых — грубеет и окостеневает. У гусиных в передней части носовой перегородки имеется *овальное отверстие*, с помощью которого правая и левая половины носовой полости и ноздри сообщаются между собой. Такие ноздри называются проходными. У куриных ноздри непроходимые, так как у них нет отверстия в носовой перегородке. Выход из носовой полости — *хоаны* — не разделен на две половины благодаря малым размерам сошника, который не доходит до нёбной кости. Узкая часть нёбной щели при спокойном дыхании закрыта языком, а широкая часть ее находится непосредственно над входом в гортань. В каждой половине носовой полости имеется по три хрящевых носовых раковины, прикрепленных к задней и боковым стенкам полости. *Дорсальная раковина* небольших размеров, отходит от решетчатой кости. Имеет вид вогнутой пластинки. *Вентральная раковина* самая крупная, отходит от боковой стенки носовой полости, спиралевидно закручена у куриных на 2, у гусиных на 2,5 оборота. В качестве *третьей раковины* у птиц описывают небольшой вырост боковой стенки.

Раковины делят каждую половину носовой полости на три камеры — *переднюю* — преддверие носовой полости, *среднюю* и *заднюю*. Ноздри открываются в преддверие.

рие. Средняя камера — основная. Она соединяется с преддверием, подглазничным синусом и задней камерой. В нее открываются хоаны. Воздух, попадая из ноздрей в преддверие, переходит в среднюю камеру и расходится во всех направлениях. Задняя камера также соединяется узкой щелью с подглазничным синусом.

Гистологическое строение. Носовая полость выстлана слизистой оболочкой, собственная пластинка которой образована рыхлой соединительной тканью с большим количеством сосудов, нервных волокон и лимфоидных скоплений. В области преддверия и вокруг ноздрей эпителий слизистой оболочки многослойный плоский ороговевающий, в средней и большей части задней камеры — многорядный мерцательный. Только слизистая оболочка дорсальной раковины покрыта обонятельным эпителием. В собственной пластинке слизистой оболочки залегает большое количество простых и сложных альвеолярно-трубчатых желез, вырабатывающих сложный слизистый секрет. Этот секрет, так же как и слизь бокаловидных клеток многорядного мерцательного эпителия, увлажняет поверхность эпителиального покрова носовой полости, облегчает согревание, увлажнение и очищение проходящего воздуха.

В носовую полость открываются протоки трех парных застенных желез: *носовой, орбитальной и слезной*. Проток носовой железы проникает в носовую полость и открывается в преддверие. Протоки слезной и орбитальной желез объединяются в *слезно-носовой канал*, проходящий вдоль боковой стенки и открывающийся в среднюю камеру носовой полости. Носовая полость снабжается кровью через верхнечелюстную и внутреннюю сонную артерии; иннервируется обонятельным и тройничным нервами.

Верхняя гортань — *lagunx* (рис. 46) — образована тремя хрящами: перстневидным и двумя черпаловидными. Щелевидное отверстие гортани открывается на дне глотки позади языка и находится напротив или чуть подальше хоан, что способствует попаданию воздуха из носовой полости непосредственно в гортань. Перед гортанной щелью расположена поперечная складка слизистой оболочки, заменяющая надгортанник. Щель обрамлена *глоточными сосочками*. И складка и сосочки препятствуют попаданию корма в гортань.

Крупный перстневидный хрящ состоит из четырех частей, связанных соединительной тканью, а у гусей срастающихся между собой в виде кольца. Перстневидный хрящ — главная опора гортани. Он поддерживает зияние верхних дыхательных путей и соединен с трахеей. Каждый черпаловидный хрящ имеет вид изогнутого треугольника с глубокой выемкой на основании. Особенно глубокая выемка, достигающая почти вершины хряща, у индейки. Черпаловидные хрящи образуют суставы с пер-

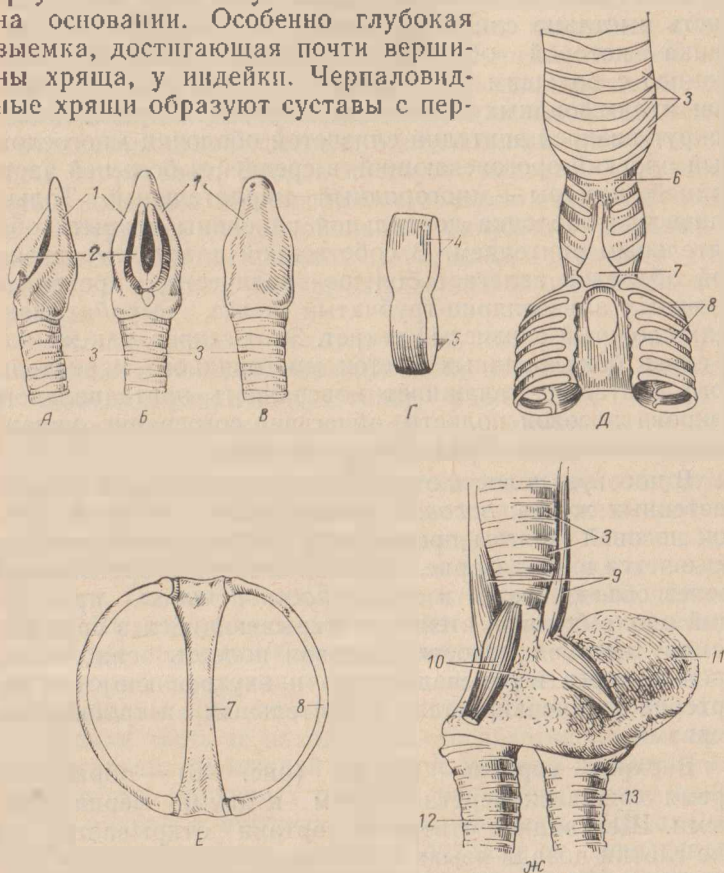


Рис. 46. Строение верхней и нижней гортани и колец трахеи.

Верхняя гортань курицы — А — сбоку, Б — сверху, В — снизу, Г — кольцо трахеи; нижняя гортань — Д — курицы, Е — мостик (вид снизу), Ж — селезенка: 1 — перстневидный хрящ; 2 — черпаловидный хрящ; 3 — кольца трахеи; 4 — широкий участок кольца; 5 — узкий участок кольца; 6 — наружная барабанная мембрана; 7 — мостик; 8 — полукольца бронхов; 9 — груднощитовидная мышца; 10 — ключичнотрахеальная мышца; 11 — резонатор; 12 — правый бронх; 13 — левый бронх.

стискивающим хрящом и обрамляют щелевидный вход в гортань. К ним прикрепляются мышцы, сужающие и расширяющие гортань. Это не только защищает гортань от попадания корма (при сужении), улучшает условия прохождения воздуха (при расширении), но и играет определенную роль в модуляциях голоса. Хрящи частично окостеневают.

Со стороны просвета гортань покрыта слизистой оболочкой. В многорядном мерцательном эпителии и в собственной пластинке, образованной рыхлой соединительной тканью, залегает большое количество простых и сложных слизистых желез. Во взрослом состоянии железы развиты лучше и инфильтрация лимфоцитами более обильная у куриных. Снаружи гортань покрыта адвентицией, соединяющей ее с пищеводом и подъязычной костью.

Трахея — trachea (см. рис. 37, 38 и 46) — полая зияющая трубка длиной 16—27 см, лежащая в области шеи и передней части полости тела. Состоит у куриных из 140—200 костно-хрящевых колец, соединенных фиброэластичными прослойками. У куриных трахея в поперечнике округлая, у гусиных — овальная, сдавленная спереди и сзади. На всем протяжении просвет ее почти не меняется, лишь в конце при вступлении в полость тела заметно (почти в 2 раза) сужается. Трахея часто длиннее шеи, в результате чего она образует изгибы в нижней части шеи (гусь, журавль) или петли, уложенные на грудной клетке впереди (некоторые райские птицы) или вдоль грудной кости (лебедь, журавль). Благодаря этому птица может сильнее вытягивать шею, кроме того, такие петли, часто окостеневающие, служат резонатором, придающим голосу птицы большую громкость и звучность. По бокам трахеи расположены поперечнополосатые мышцы, изменяющие ее положение и входящие в состав голосового аппарата. На каждом трахейном кольце спереди и сзади напротив друг друга имеется по две угловатых *вырезки*. В средних участках трахейные кольца утолщенные, а к краю истончаются. При этом на одной половине каждого кольца край несколько загнут внутрь, на другой стороне отогнут наружу. Такое строение колец при сокращении шеи позволяет им заходить друг за друга. При этом трахея приобретает вид сплошной костно-хрящевой трубки и не теряет своей подвижности, особенно в бо-

ковые стороны и при вращении головы и шеи. При сокращении трахеи по всей ее длине спереди и сзади благодаря вырезкам колец образуются зигзагообразные линии, а при растянутой трахее видно два ряда ромбовидных окошечек, особенно заметных у курицы.

Гистологическое строение. Стенка трахеи состоит из слизистой, фиброзно-хрящевой и адвентициальной оболочек. Слизистая оболочка покрыта многорядным мерцательным эпителием, в состав которого входит четыре типа клеток. Основная клеточная форма — реснитчатый эпителий. Кроме него, в пласте эпителия залегают низкие базальные клетки, выполняющие камбиальную функцию, типичные бокаловидные клетки, секретирующие слизь, и цилиндрические клетки, похожие на бокаловидные, входящие в состав многоклеточных эндоепителиальных желез, вырабатывающих слизистый секрет. Экзоепителиальные железы есть только в начальных и конечных участках трахеи.

Собственная пластинка слизистой оболочки тонкая, образована рыхлой соединительной тканью с большим количеством эластических волокон, малым содержанием лимфоидных элементов; переходит в надхрящницу. В узких промежутках между хрящевыми кольцами собственная пластинка гораздо толще и содержит, кроме эластических, пучки коллагеновых волокон, огрубевающих с возрастом.

Хрящевая оболочка построена из гиалинового хряща, который с возрастом окостеневает. Раньше начинается и более интенсивно протекает окостенение хрящевых колец у водоплавающих птиц. В губчатом веществе новообразованной кости появляется костный мозг и образуются гранулоциты. Постепенно формируется пластинчатая костная ткань, а красный костный мозг частично преобразуется в желтый. По краям трахейных колец в течение всей жизни сохраняется хрящевая ткань. Снаружи трахея одета адвентицией, рыхло соединяющей ее с окружающими органами.

В полости тела перед впадением в легкие трахея делится на два *главных бронха*. Деление трахеи на главные бронхи называется *бифуркацией*. Каждый главный бронх состоит из 20—25 хрящевых полуколец, соединенных фиброзной тканью. Строение стенки главного бронха почти не отличается от строения трахеи. В них

меньше хрящевой ткани, желез и лимфоидных скоплений.

Нижняя (певчая) гортань — *syngx* (см. рис. 46) — голосовой орган птицы, образуется в месте бифуркации трахеи, лежит внутри грудной полости, окружена со всех сторон межключичным воздухоносным мешком. В ее образовании принимает участие как задний конец трахеи, так и начало обоих бронхов. 6—12 последних колец трахеи и 4—5 первых полуколец бронхов, срастаясь, образуют так называемый барабан. Между отверстиями, ведущими из конца трахеи в оба бронха, находится сагиттально поставленная костная пластинка — мостик, которая делит пополам концевой отдел трахеи. Мостик покрыт слизистой оболочкой, которая выступает в просвет трахеи в виде полулунной складки. К обеим сторонам мостика прикреплена эластическая *внутренняя барабанная мембрана*. Напротив внутренней мембраны от стенки бронха выступает подобная ей *наружная барабанная мембрана*. Барабанные мембраны соответствуют голосовым губам, а щель между ними — голосовой щели млекопитающих. Натяжение барабанных мембран осуществляется мышцами трахеи и нижней гортани, которые у певчих птиц сильно дифференцированы, а у домашних птиц развиты слабо или вовсе отсутствуют. Звук образуется при быстром прохождении воздуха через щель между напряженными барабанными мембранами как при вдохе, так и при выдохе. Для образования звука, кроме того, необходимо, чтобы давление в межключичном воздухоносном мешке было повышенным и уравновешивалось с давлением в бронхах.

Строение нижней гортани сильно различается у разных видов птиц из-за участия различного количества колец трахеи и полуколец бронхов, разной формы мостика, величины и формы барабанных мембран. Половые внутривидовые различия в строении нижней гортани слабо выражены, за исключением уток. У селезня имеется специальная резонаторная *барабанная полость*, образованная обширной выпуклостью основания трахеи с левой стороны и левого бронха. Изнутри полость пронизана эластическими мембранами. Дополнительными резонаторами у птиц являются гортанная, глоточная, носовая, ротовая полости и даже полость тела, воздухоносные мешки, особенно межключичный мешок.

Легкие — *pulmones* (рис. 47) — парный орган небольшого размера, ярко-розового цвета, губчатой консистенции. Легкие не делятся на доли и занимают верх-

нюю четверть полости тела, простираясь от первого ребра до начала почек. На них различают выпуклую дорсолатеральную — *реберную поверхность*, прилежащую к ребрам, слегка вогнутую *вентральную* — *диафрагмальную поверхность*, обращенную к сердцу; *медиальную* — *средостенную поверхность*, прилежащую к

вентральному гребню позвонков. Реберная поверхность глубоко проникает в межреберное пространство, в результате чего на ней образуются глубокие выемки, которые делят ее на сегменты. Со стенкой тела эта поверхность соединена адвентицией. Остальные по-

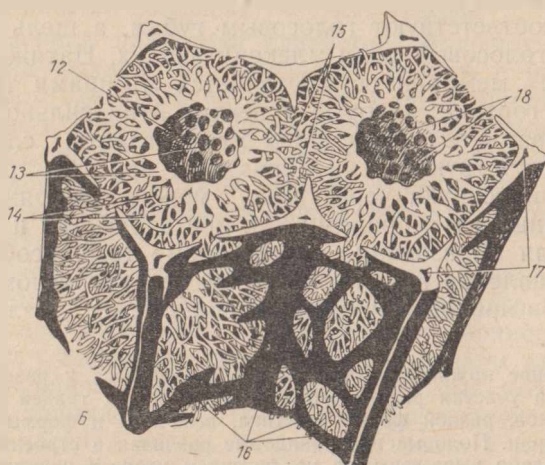
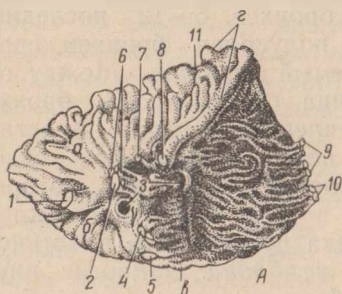


Рис. 47. Легкие (А — анатомическое строение, Б — гистологическое строение дольки легкого):

1 — отверстие шейного бронха; 2 — отверстие главного бронха; 3 — артерия и вены легочные; 4 — возвратные бронхи переднего грудного воздухоносного мешка; 5 — возвратный бронх межключичного воздухоносного мешка; 6 — отверстия межключичного мешка; 7 — канал, объединяющий межключичный и краниальный грудной воздухоносный мешки; 8 — отверстие переднего грудного мешка; 9 — возвратные бронхи брюшного мешка; 10 — возвратные бронхи заднего грудного мешка; 11 — реберные выемки; а — медиальная (средостенная) поверхность, б — вентральная (диафрагмальная) поверхность, в — острый край, г — тупые края; 12 — парабронх; 13 — атриум и их отверстия; 14 — воздушные капилляры; 15 — анастомозы между дыхательными капиллярами двух долек; 16 — междольковая соединительная ткань; 17 — междольковые кровеносные сосуды; 18 — внутридольковая соединительная ткань.

верхности гладкие, покрыты серозной оболочкой, которая на диафрагмальной поверхности соединяется с легочной диафрагмой. Реберная и диафрагмальная поверхности соединяются между собой в *острые края*, остальные края *тупые*.

Форма легких зависит от формы грудной клетки. У куриных легкие почти прямоугольные, с четырьмя выемками на дорсальном крае реберной поверхности, которые делят его на пять сегментов. Ширина легких в 2 раза короче длины и в 2—3 раза больше их толщины. Масса легких у кур составляет 7—9 г, а емкость их у петуха 70 мл, у курицы 35 мл. У гусиных легкие приближаются к треугольной форме с узкой верхушкой и широким основанием. На реберной поверхности у них пять выемок (у диких шесть) и шесть сегментов (у диких семь).

Легкие — компактный орган, воздухоносные пути которого представлены бронхами первого, второго и третьего порядков, а респираторные отделы — легочными дольками.

Воздухоносные пути. *Главный бронх* входит в легкое в верхней трети диафрагмальной поверхности у ее медиального края. При вступлении в паренхиму легкого главный бронх, который теперь называется *бронхом первого порядка*, теряет хрящи, ампулообразно расширяется, образуя *преддверие* длиной 6—7 мм. У куриных расширение едва заметное, у гусиных хорошо выражено. После преддверия бронх вновь сужается и под названием *мезобронха* пронизывает все легкое, выходя из его каудального конца отверстием в брюшной воздухоносный мешок. Бронх первого порядка магистрально ветвится на *бронхи второго порядка*, которые идут в трех направлениях: вентрально к диафрагмальной поверхности идут *вентробронхи*, дорсально к реберной поверхности — *дорсобронхи*, к острому краю — *латеробронхи*.

Вентробронхи (эктобронхи) в количестве четырех отходят от преддверия бронха первого порядка. Первый вентробронх разветвляется в переднем конце легких и открывается у куриных в шейный, а у гусиных, кроме того, и в межключичный воздухоносный мешок. Второй и четвертый вентробронхи не соединяются с воздухоносными мешками и разветвляются в медиальной и каудальной части легкого. Третий вентробронх разветвля-

ется в каудомедиальной области легкого и сообщается у куриных с межключичным и передним грудным, а у гусиных — только с передним грудным воздухоносным мешком. Позади преддверия от мезобронха один за другим с интервалами 2—3 мм отходит 6—12 дорсобронхов, разветвляющихся в краниомедиальной, медиальной и каудомедиальной областях легкого. Эти бронхи второго порядка не связаны с воздухоносными мешками, и поэтому их часто называют эндобронхами. Латеробронхи отличаются небольшим диаметром и в неопределенном количестве разветвляются в латерокраниальной, латеральной и латерокаудальной областях легкого. Второй латеробронх — наиболее крупный, проходит насквозь через паренхиму легкого и открывается в задний грудной воздухоносный мешок. Остальные бронхи не выходят за пределы паренхимы легкого.

Многочисленные ветви, отходящие от всех бронхов второго порядка, называются *бронхами третьего порядка* или *парабронхами*. Парабронхи отходят от бронхов второго порядка параллельно друг другу, образуя густую сеть горизонтально и вертикально направленных округлых трубочек диаметром 0,1—0,15 мм у куриных и 0,05—0,1 у гусиных. Они анастомозируют между собой и объединяют таким образом дорсальную, вентральную и латеральную бронхиальные системы в единое целое. Парабронхи являются конечным звеном воздухоносных путей.

Респираторные отделы. Отходящие во все стороны многочисленные *атрии* и *воздушные капилляры* являются респираторными отделами. Каждый парабронх является центром шестигранной дольки (см. рис. 52). В стенке парабронха имеется большое количество мелких отверстий, ведущих в небольшие вздутия воронковидной формы — *атрии*. Атрии оканчиваются мельчайшими трубочками диаметром 2—6 мкм — *дыхательными капиллярами*, стенки которых имеют альвеолообразные вздутия. Дыхательные капилляры могут слепо оканчиваться, а могут и анастомозировать друг с другом как в пределах одной дольки, так и между соседними дольками. Дольки отделены друг от друга тонкими прослойками соединительной ткани, в которых проходят сосуды, ветви легочных артерий и вены.

Легочная артерия, входя в легкое, не сопровождает, как у млекопитающих, бронхиальное дерево, а разветвляется в паренхи-

ме независимо от ветвления бронхов. В целом, однако, заметно, что главные ветви легочной артерии проходят выше бронхов первого порядка. Разветвляясь, артерии периферии долек распадаются на артериолы и капилляры. Последние проникают внутрь дольки и оплетают атрии и дыхательные капилляры. Здесь совершается газообмен. Венозные сосуды разветвляются параллельно артериальным, а крупные вены обычно проходят в легких глубже бронхов первого порядка и выходят в виде легочных вен, несущих артериальную кровь.

Гистологическое строение. Структура стенки бронхов при входе в легкое несколько изменяется по сравнению с главными бронхами. Слизистая оболочка покрыта многорядным мерцательным эпителием с бокаловидными клетками. В собственной пластинке слизистой оболочки залегают многочисленные слизистые железы. У куриных собственная пластинка образована рыхлой соединительной тканью, у гусиных в ней большое количество коллагеновых волокон. У всех птиц в соединительной ткани бронхов имеется хорошо развитая сеть эластических волокон. В бронхах первого и второго порядков, кроме того, имеется слой гладкомышечных клеток. По мере уменьшения диаметра бронхов уменьшается высота и количество рядов эпителия, увеличивается содержание бокаловидных клеток, снижается толщина слизистой оболочки и мышечного слоя, количество слизистых желез. В парабронхах эпителий становится однорядным кубическим или плоским, под которым лежит тонкий слой соединительной ткани, эластических волокон и маленькие пучки (в 3—5 клеток) гладкомышечных клеток. В атриях эпителий преимущественно плоский, но встречается и кубический. В воздушных капиллярах — плоский эпителий, клетки которого в безъядерных участках имеют толщину всего 20—30 нм. Изнутри эпителий воздушных капилляров покрыт осmioфильной пленкой толщиной 10—15 нм, вырабатываемой специальными клетками. Эта пленка увеличивает поверхностное натяжение стенок воздушных капилляров, препятствуя их сдавливанию и пропотеванию жидкости из кровеносных сосудов в воздушные (Л. А. Муртазаева, Д. Х. Хамидов, 1981). Эпителий подстилается базальной мембраной, непосредственно под которой залегают кровеносные капилляры. Эндотелий этих капилляров имеет такую же толщину, как и эпителий воздушных капилляров. В результате барьер, разделяющий воздух и кровь, в наиболее тонких участ-

ках не превышает 1 мкм, что позволяет кислороду и углекислому газу диффузно перемещаться по градиенту концентрации из одних капилляров в другие.

Нервный дыхательный центр расположен в продолговатом мозге. Активность его регулируется уровнем углекислого газа в крови: при повышении уровня углекислого газа в крови происходит самопроизвольный вдох, а при большом количестве углекислого газа во вдыхаемом воздухе — самопроизвольное сокращение мышц, сужающих дыхательные пути.

Воздухоносные мешки — *sacci pneumatici* (рис. 48) — это тонкостенные мешкообразные выросты некоторых бронхов (экзобронхов), находящиеся за пределами легких.

От правого и левого легкого отходит по пять воздухоносных мешков: шейный, межключичный, передний и задний грудные и брюшной. Некоторые из этих мешков (межключичные — всегда, шейные — часто) срастаются. Шейный, межключичный и брюшной мешки имеют вторичные воздушные полости — дивертикулы, отходящие от тела мешков. Передний и задний грудные и брюшной мешки связаны с легкими не только входным, но и выходным отверстиями, открывающимися в возвратные, или мешковые, бронхи. При этом входное отверстие имеет клапан, открывающийся в полость мешка, благодаря чему воздух из приносящего ветробронха не может при сдавливании мешка поступить обратно в него, а направляется по возвратным бронхам. Эти последние в паренхиме легкого объединены с помощью парабронхов с вентральной, дорсальной и латеральной системами, где и происходит газообмен.

Шейный воздухоносный мешок образуется при выходе первого ветробронха за пределы легкого. В месте перехода ветробронха в мешок в его стенке вновь появляются хрящевые кольца. Шейный воздухоносный мешок основной массой лежит на уровне ключицы между коракондными костями, распространяется как краниально, так и каудально. У кур краниально он доходит до двух последних шейных позвонков — *шейная часть*, каудально — от пятого грудного позвонка — *грудная часть*. Шейная часть проходит над трахеей и пищеводом, окружает шейные позвонки и проникает в них через межпозвоночные отверстия, образуя *дивертикулы* вокруг спинного мозга. Внутри позвоночного канала дивертикулы обоих шейных мешков про-

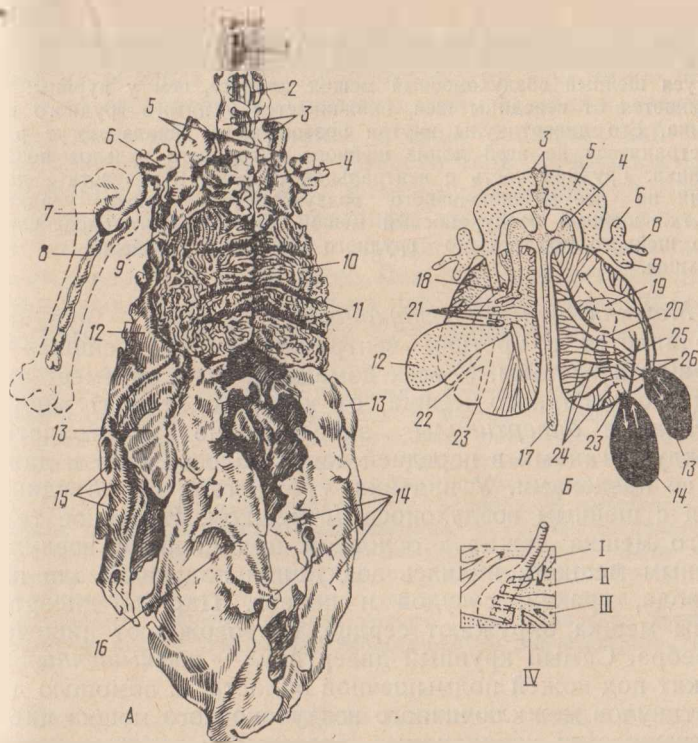


Рис. 48. Воздухоносные мешки (А — внешний вид, Б — связь с легкими):

1 — трахея; 2 — спинномозговой дивертикул шейного мешка; 3 — межпоперечный дивертикул шейного мешка; 4 — шейный мешок; 5 — межключичный мешок; 6 — подмышечный дивертикул межключичного мешка; 7 — пневматическое отверстие плечевой кости; 8 — плечевой дивертикул межключичного мешка; 9 — околосердечный дивертикул межключичного мешка; 10 — легкие; 11 — реберные вырезки; 12 — передний грудной мешок; 13 — задний грудной мешок; 14 — брюшной мешок; 15 — желудочный дивертикул брюшного мешка; 16 — поясничноподвздошный дивертикул брюшного мешка; 17 — грудная часть шейного мешка; 18 — главный бронх; 19 — преддверие; 20 — мезобронх; 21 — I-IV ветробронхи; 22 — отверстие заднего грудного мешка; 23 — отверстие брюшного мешка; 24 — дорсобронхи; 25 — латеробронхи; 26 — возвратные бронхи.

стираются до шестого шейного позвонка и часто сообщаются между собой. Каудальная (грудная) часть шейных мешков — единая, сросшаяся, проходит под позвоночником, образуя воздушную подушку для крупных сосудов (аорты и полых вен) и заходит в прудные позвонки, пневматизируя весь прудной отдел позвоночника.

У индейки шейный воздухоносный мешок распространяется так же, как у курицы, но при этом не только оба шейных мешка, но и межключичный воздухоносный мешок объединяются вместе. У гуся шейный воздухоносный мешок длиннее, чем у курицы: он начинается от середины шеи, оканчивается у пятого грудного позвонка. Его дивертикулы внутри позвоночного канала могут распространяться по всей длине шейного и грудного отделов позвоночника. Грудная часть с вентральной стороны в результате давления на нее межключичного воздухоносного мешка гладкая. У утки шейный воздухоносный мешок короткий — от предпоследнего шейного до третьего грудного позвонка, дивертикулы небольшие.

Межключичный воздухоносный мешок у куриных соединяется с третьим ветробронхом, у гусиных — с первым и третьим. У всех домашних птиц он имеет вид единого непарного мешка, от которого отходят многочисленные *дивертикулы*, заполняющие пространства между органами в передней части полости тела и даже за ее пределами. У индейки, кроме того, он объединяется с шейным воздухоносным мешком. Непарное тело этого мешка лежит в основном под шейным воздухоносным мешком, являясь воздушной подушкой для пищевода, трахеи, сосудов и нервов. Парные дивертикулы мешка окружают сердце, сопровождают пищевод и ребра. Самый крупный дивертикул — *подмышечный* — лежит под кожей подмышечной области. С помощью дивертикулов межключичного воздухоносного мешка пневматизируются коракоидные, плечевые и грудные кости. Форма и величина этого мешка и его дивертикулов имеют значительные видовые и индивидуальные различия.

Передний грудной воздухоносный мешок парный, не имеет дивертикулов. У куриных короткий, широкий, у гусиных удлинненно-яйцевидный. Отходит от третьего ветробронха вентрокаудально, прилегая к стенке тела, верхушке сердца и печени. Возвратные бронхи тонкие, немногочисленные.

Задний грудной воздухоносный мешок парный, обычно не имеет дивертикулов, левый мешок крупнее правого. У курицы левый мешок достигает седального отверстия, а правый — последнего ребренного сустава. У гуся левый мешок доходит до хвостовых позвонков. У утки — до запятого отверстия. С легкими он связан как входными, так и выходными отверстиями. Воздух к нему подходит от второго латеробронха. Рядом с входным отверстием на заднем конце острого края легкого

имеется выходное отверстие крупного возвратного бронха.

Брюшной воздухоносный мешок парный, начинается от мезобронха, который пронизывает все легкое, выходит за его пределы у заднего конца и расширяется в самый большой и длинный мешок, заполняющий все пространство задней части полости тела до клоаки. Его *дивертикулы* лежат между органами пищеварения, пневматизируют хвостовые позвонки, тазовые и бедренные кости. Двойное отверстие возвратного бронха лежит рядом с входным отверстием. Левый мешок меньше правого в результате давления на него крупного мышечного желудка, а у самок, кроме того, яичника и яйцевода.

Гистологическое строение. Стенка воздухоносных мешков состоит из слизистой оболочки с пучками гладкомышечных клеток и серозной оболочки, которая в местах соединения воздухоносных мешков с внутренними органами заменяется адвентицией. Слизистая оболочка в начальных участках воздухоносных мешков покрыта многорядным мерцательным эпителием, который затем переходит в двухрядный мерцательный, однорядный кубический и, наконец, в плоский однослойный эпителий. В рыхлой соединительной ткани собственной пластинки слизистой оболочки много эластических волокон, проходят кровеносные сосуды, образующие широкопетлистые сети, а у гуся — узкопетлистые. Сосудов в стенке воздухоносных мешков гораздо меньше, чем в долях легкого, поэтому в них не происходит сколько-нибудь значительного газообмена.

Функции воздухоносных мешков очень разнообразны:

они являются резервуарами, депоирующими воздух, благодаря чему емкость дыхательных путей у кур составляет 300 мл, у петухов — 550 мл;

способствуют повышению уровня газообмена, так как воздух, выходя при выходе из грудных и брюшных мешков, проходит по респираторным отделам легкого, где и совершается газообмен. Это так называемое двойное дыхание птиц приводит к интенсификации окислительно-восстановительных реакций и других обменных процессов в организме, которые оказываются более интенсивными, чем у млекопитающих. Этим же определяется их более высокая температура тела;

являются приспособлениями, способствующими интенсификации дыхания при полете, так как их сдвигание и расширение, особенно подмышечных дивертикулов межключичного мешка, работающими мышцами тела способствует более активному засасыванию воз-

духа в легкие при вдохе и нагнетанию его при выдохе;

участвуют в водном обмене, испаряя при выдохе излишки влаги со своей большой поверхности, что в значительной степени заменяет отсутствующие у птиц потовые железы;

участвуют в терморегуляции, понижая внутреннюю температуру тела при испарении воды со своей поверхности и благодаря постоянному поступлению в них новых порций атмосферного воздуха;

служат амортизационными подушками и мягкими эластичными стенками, предохраняющими внутренние органы от излишнего смещения и ударов при резких поворотах в полете, при взлете и посадке;

облегчают массу тела (при постоянном объеме), что снижает удельную массу тела и создает благоприятные аэродинамические условия, увеличивает подъемную силу;

вместе с жировыми подушками создают теплоизолирующую прослойку, позволяющую птицам плавать в холодной воде и ходить по холодной траве и снегу;

являются резонаторными камерами, особенно межключичный воздухоносный мешок, усиливающими голос.

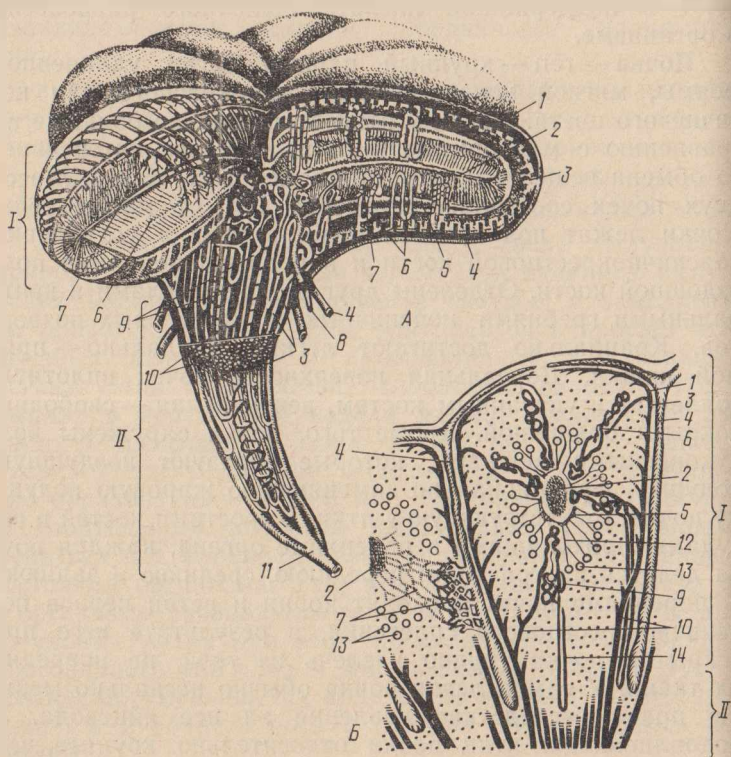
Дыхательная система не сразу после вылупления приобретает definitive черты. Под влиянием вылупления наблюдается расширение сосудов с замедлением кровотока в них, выход эритроцитов в просвет воздушных капилляров и кровоизлияния в паренхиму легких. Этим объясняется наибольший процент отхода цыплят в первые две недели жизни. Железистый аппарат и лимфоидная ткань легких достигают полного развития еще медленнее: железы к 2—3 мес, лимфоидные образования — к 5—6 мес. Состояние защитно-приспособительного аппарата дыхательных путей может меняться под влиянием внешних условий и внутреннего состояния организма. Так, при недостатке витамина А в организме развивается гипо- и авитаминоз А. В дыхательных путях при этом происходит преобразование многорядного эпителия в многослойный плоский ороговевающий, уменьшается количество железистых образований, а в области носа и гортани они полностью исчезают.

Органы мочевого выделения

Мочевыделительная система состоит только из почек и мочеточников, открывающихся в уростом клоаки. Мочашка, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал у птиц отсутствуют. Функция мочевыделительной системы состоит в удалении избытков воды и солей из организма и поддержании тем самым постоянства осмотического давления в тканях тела. Кроме того, через почки удаляются токсические вещества как эндо-, так и экзогенного происхождения, в том числе продукты азотистого обмена, мочевая кислота (до 78 % сухого вещества мочи), минеральные соли (ураты). Регулируя выделение кислых и щелочных элементов, почки участвуют в поддержании кислотно-щелочного равновесия в организме.

Почка — *gép* — крупный парный орган удлинённой формы, мягкой консистенции, темно-красного или коричневого цвета. Почки у птиц относительно большие по сравнению с млекопитающими из-за более интенсивного обмена веществ и отсутствия потовых желез. Масса двух почек составляет примерно 1 % от массы тела. Почки лежат под крышей полости тела в углублении поясничнокрестцовой кости и в подвздошной ямке подвздошной кости. Отделены друг от друга телами и вентральными гребнями поясничных и крестцовых позвонков. Краниально достигают легких, каудально — прямой кишки. Дорсальная поверхность почек вплотную прилегает к указанным костям, вентральная — свободна, покрыта брюшиной. Кроме того, почки окружены воздухоносными мешками, которые образуют воздушную подушку, функционально заменяющую жировую подушку почки, отсутствующую у птиц. Выростами костей и сосудами, проходящими в паренхиме органа, каждая почка делится на три доли: переднюю, среднюю и заднюю. В паренхиме почек проходят корни и ветви нервов пояснично-крестцового сплетения, в результате чего при вскрытии почки трудно извлечь из тела, не повредив их ткани. У самок левая почка обычно несколько меньше правой вследствие давления на нее яйцевода. У водоплавающих птиц почки относительно крупнее, чем у сухопутных.

Гистологическое строение (рис. 49). Почка—компактный орган, покрытый капсулой, а с вентральной стороны поверх капсулы имеется серозная оболочка. Соединительнотканная капсула отдает внутрь органа прослойки, делящие его на дольки. Дольки видны в виде возвышений величиной 1—3 мм на вентральной поверхности органа. Соединительной ткани немного, и границы долек видны благодаря крупным междольковым венам, проходящим в ней. Невооруженным глазом не заметно деление органа на корковое и мозговое вещество, тем не менее в каждой долке есть *корковая* и *мозговая* зоны. Корковая зона — мочесобразующая и состоит в основном из нефронов, мозговая — мочеотделительная, состоит из собирательных трубочек. Долька имеет форму пирамиды. Корковая зона шире, состо-



из нескольких участков и направлена к периферии, мозговая — более узкая, расположена в центре органа.

Нефрон — основная структурная и функциональная единица почки, в которой образуется моча. Они существенно различаются по структуре. Небольшое количество нефронов, расположенных в центре долек, имеет такое же строение, как у млекопитающих. Они состоят из двухслойной *капсулы нефрона*, *извитого проксимального канальца*, *длинной петли нефрона*, спускающейся в мозговую зону дольки, *извитого дистального канальца*, переходящего в *собирающую трубочку*. Такие нефроны обладают способностью к значительной реабсорбции воды и растворенных в ней веществ. По мере

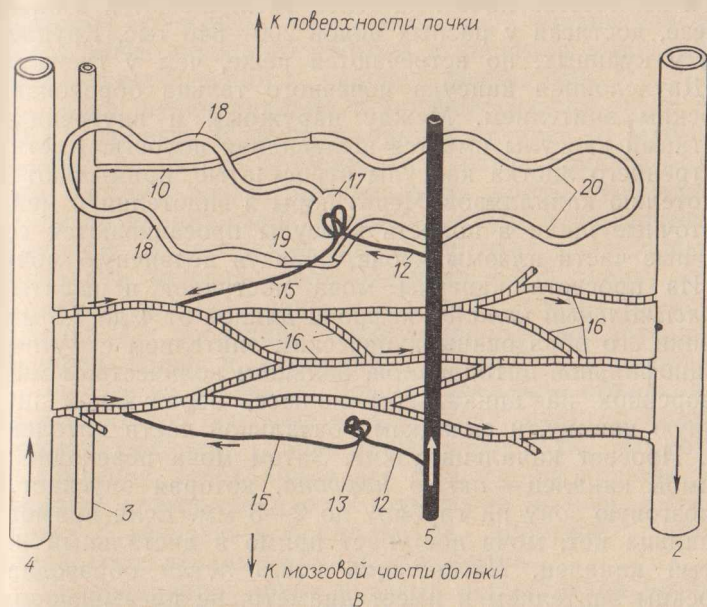


Рис. 49. Строение почечной дольки:

А — объемная реконструкция, Б — схема расположения элементов дольки, В — схема кровотока в дольке; 1 — корковая часть дольки; 11 — мозговая часть дольки; 1 — междольковая соединительная ткань; 2 — центральная вена дольки; 3 — междольковый собирательный проток; 4 — междольковая вена; 5 — внутридольковая артерия; 6 — периферический нефрон; 7 — сеть венозных капилляров; 8 — междольковая артерия; 9 — центральный нефрон; 10 — собирательные трубочки; 11 — третиная ветвь мочеточника; 12 — приносящая артериола; 13 — сосудистый клубочек; 14 — петля нефрона; 15 — выносящая артериола; 16 — сеть вокруг канальцевых венозных капилляров; 17 — почечное тельце; 18 — проксимальный извитый каналец; 19 — корковый промежуточный каналец; 20 — дистальный извитый каналец.

удаления от центра дольки петля нефрона укорачивается, в связи с чем реабсорбционная способность нефрона снижается. Большинство нефронов дольки короткие, не имеют петли. По структуре они соответствуют нефронам почки рептилий и не способны образовывать гипертоническую мочу.

Капсула нефрона имеет вид двустенной чаши, внутренний листок которой тесно спаян с капиллярами, образующими *сосудистый клубочек*. В сосудистом клубочке птиц капилляров меньше, чем у млекопитающих, и они слабо анастомозируют друг с другом. Капсула нефрона вместе с сосудистым клубочком формируют *почечное тельце*. Почечные тельца периферических нефронов в 1,5—2 раза мельче, чем центральных. Размеры и количество почечных телец увеличиваются в онтогенезе, достигая у разных видов 200—840 тыс. Крупнее они у куриных, но встречаются реже, чем у гусиных.

Двухслойная капсула почечного тельца образована плоским эпителием. Между наружным и внутренним листками капсулы имеется щелевидная полость. Клетки внутреннего листка капсулы отростчатые, примыкают к эндотелию капилляров. Через поры в эндотелии и межклеточные щели в полость капсулы просачиваются составные части плазмы крови, образуя первичную мочу.

Из просвета капсулы моча поступает в извитый *проксимальный канал* нефрона длиной от 4 до 7,5 мм. Стенки его образованы кубическим эпителием с мутной эозинофильной цитоплазмой, большим количеством микроворсинок на апикальном полюсе, образующих щеточную каемку, и складками базальной части цитолеммы. Просвет канальца узкий. Затем моча переходит в прямой канал — *петлю нефрона*, которая опускается в мозговую зону на глубину до 2—3 мм. Если прямого канальца нет, моча поступает прямо в дистальный извитый канал. *Нисходящая часть петли* образована плоским эпителием и имеет диаметр, не превышающий 20 мкм. *Восходящая часть петли* вновь поднимается в корковую зону, она толще (до 35 мкм), эпителий, образующий ее стенки, выше, просвет шире. Петля нефрона переходит в *дистальный извитый канал* длиной до 3 мм, после чего моча поступает в систему собирательных трубок.

Большинство нефронов расположено таким образом, что их дистальные канальцы лежат ближе к цент-

ру, а проксимальные — к периферии дольки. Почечные тельца находятся примерно в средних участках между центром и периферией.

Собираательные трубки — конечные разветвления мочеточника, т. е. начальные участки мочевыводящей системы. В мозговой зоне, выходя из дольки, они объединяются в более крупные междольковые собираательные протоки, которые идут в междольковой соединительной ткани. Междольковые собираательные протоки, в свою очередь, объединяются в третичные, затем во вторичные ветви мочеточника, а последние — в первичные ветви мочеточника, открывающиеся в мочеточник на разных уровнях его хода внутри почечной ткани. Первичных ветвей мочеточника обычно бывает 17. От краниальной доли почки отходит 10 ветвей, от средней — 5 более широких ветвей, от каудальной — 2 ветви. Собираательные трубочки выстланы однослойным кубическим эпителием, который по мере увеличения диаметра мочевыводящего протока становится выше, делается призматическим и, наконец, двурядным.

Почка функционально и морфологически тесно связана с кровью. В почку входят в отличие от млекопитающих не только артерии, но и вены, образуя воротную систему почки. Артериальная кровь поступает в почку по краниальной, средней и каудальной почечным артериям. В паренхиме органа артерии разветвляются сначала в междольковой соединительной ткани, затем входят в дольку в виде нескольких внутридольковых артерий. От последних отходят приносящие артериолы, несущие кровь к капиллярам сосудистых клубочков. По выходе из почечного тельца капилляры объединяются в короткую выносящую артериолу, диаметр которой заметно уже, чем у приносящей артериолы, что создает давление, необходимое для фильтрации плазмы. Выносящая артериола идет к периферии дольки и соединяется с венозными капиллярами воротной системы почки, оплетающими канальцы нефрона.

Иннервируется почка нервами вегетативной нервной системы в основном от надпочечного поперечного симпатического ствола.

Мочеточник — *uréter* — трубкообразный парный орган, лежащий на вентральной поверхности почки. В области краниальной доли мочеточник проходит внутри ткани почки, постепенно приближаясь к ее поверх-

ности. Выходит за пределы почки в области средней доли. Диаметр внепочечной части мочеточника около 2 мм и длина 5 см. Мочеточники идут в каудальном направлении медиальнее самяпроводов и слева от яйцевода, впадают в урореем клоаки близко друг от друга.

Носовая железа. В организме птиц существует еще один орган, способный удалять из организма соли, особенно хлориды. Это носовая солевая железа. Она лежит у основания клюва, в углублении лобной кости около медиального угла глаза, прилекая снаружи к боковой стенке носовой полости. Представляет собой сложную трубчатую железу небольших размеров и плоской формы. Имеется у куриных и гусиных, у голубя ее нет. Хорошо развита у морских птиц, у домашних птиц в норме железа находится в неактивном состоянии. При спавании гусям и уткам соленой воды железа активизируется, клетки ее концевых трубочек приобретают черты, сходные с эпителием почечных канальцев. Особенно значительные изменения происходят в носовой железе гусей. Установлено, что железа секретирует гипертонический раствор и служит для экстраренального (внепочечного) выделения из организма хлористого натрия, поскольку почки большинства птиц не приспособлены для продуцирования гипертонической мочи (А. Hanwell, et al., 1971). Секрет железы по протокам попадает в носовую полость, а оттуда — наружу. Значение этой железы у кур не установлено, так как у них не удалось вызвать секрецию хлористого натрия носовой железой.

Глава VI

Органы размножения

Система органов размножения обеспечивает продолжение вида. У сельскохозяйственных птиц она, кроме того, определяет яйценоскость. Эта система состоит из половых желез (семенников или яичников), в которых образуются половые клетки, и проводящих половых путей, по которым зрелые половые клетки передвигаются к органам совокупления. В результате совокупления самца и самки появляется возможность оплодотворения — слияния спермия с яйцеклеткой, образование зиготы и развитие нового организма.

Половые железы, кроме того, являются железами внутренней секреции, вырабатывающими половые гормоны. Половые гормоны определяют половое поведение птиц и их внешний облик, так как способствуют развитию вторичных половых признаков.

Половой диморфизм у разных видов птиц выражен в разной степени. Он может проявляться в величине тела (индюки в 1,5—2 раза больше индеек), в сильном развитии производных кожи головы (петухи, индюки), в различии оперения (петухи, селезни в брачный период), а также в строении некоторых внутренних органов (у самцов более развиты киль, нижняя гортань, сближены длинные кости по сравнению с самками).

Функция половой системы находится под контролем центральной нервной системы и регулируется гипоталамо-гипофизарной системой.

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА САМЦА

Половая система самца (рис. 50) состоит из двух семенников и их придатков, семяпроводов, открывающихся в уростом клоаки половыми сосочками, и полового члена (у некоторых видов). Добавочные половые железы отсутствуют. Придатки семенника слабо развиты в сравнении с млекопитающими. Половой член у многих видов отсутствует или рудиментарен.

Семенник — *testis* — парный орган овальной или бобовидной формы. Расположен в полости тела, подвешен на короткой связке, опускающейся с крыши полости тела между сердечной сумкой и почками. Семенники лежат на вентральной поверхности передних долей почек, в период половой активности закрывают собой надпочечники. Краниальный конец их доходит до легких, каудальный — прилежит к брюшному воздухоносному мешку. Вогнутые края, от которых отходят придатки семенников, обращены друг к другу.

У неполовозрелых особей или в период покоя семенники желтоватого или розоватого цвета. У молодых петушков и индюков краниальная часть семенников бывает сильно пигментирована. У половозрелых особей в период половой активности цвет семенников белый. У взрослых петухов семенники составляют 1—2 %, у индюков — 0,5—1, у гусей — 0,3, у селезней — 2—2,5 % массы тела. Левый и правый семенники у петуха различаются недостоверно, у самцов других видов домаш-

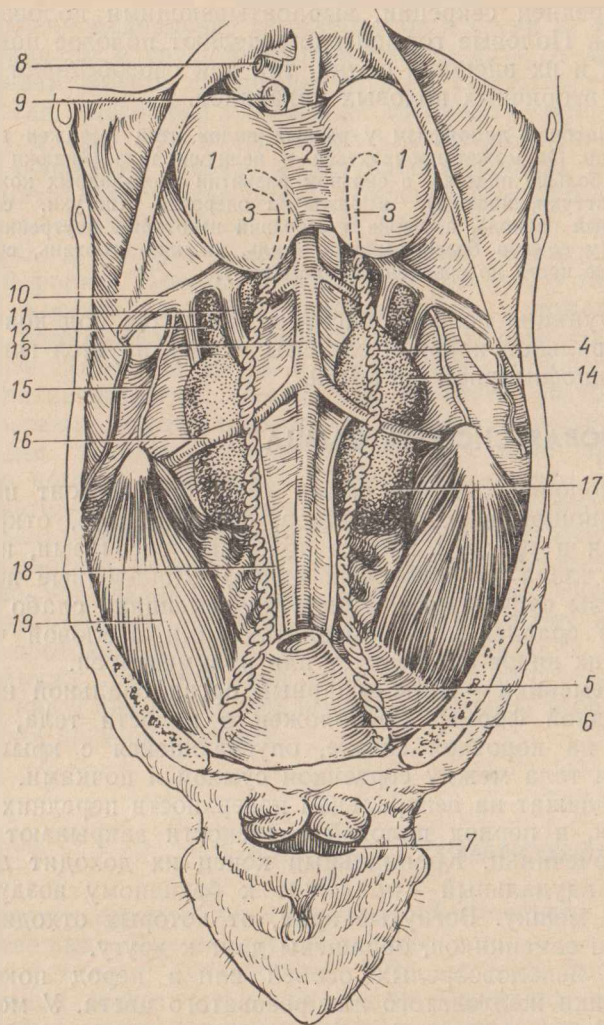


Рис. 50. Мочеполовая система петуха:

1 — семенник; 2 — связка семенника; 3 — придаток семенника; 4 — семяпровод; 5 — семяизвергательный канал; 6 — клоака; 7 — анус; 8 — крапильная брыжесная артерия; 9 — надпочечник; 10 — наружная подвздошная вена; 11 — внутренняя подвздошная вена; 12 — передняя доля почки; 13 — аорта брюшная; 14 — средняя доля почки; 15 — запирающий перья; 16 — седалищная артерия; 17 — задняя доля почки; 18 — мочеточник; 19 — внутренняя запирающая мышца.

них птиц левый семенник заметно больше правого (у индюка и селезня примерно в 2 раза).

Гистологическое строение (рис. 51). Семенник покрыт тонкой собственной соединительнотканной белочной оболочкой толщиной 36—60 мкм. Она содержит тонкие коллагеновые и эластические волокна и большое количество фибробластов. В белочной оболочке проходит большое количество сосудов. Внутри органа от капсулы септы почти не отходят, лишь очень тон-

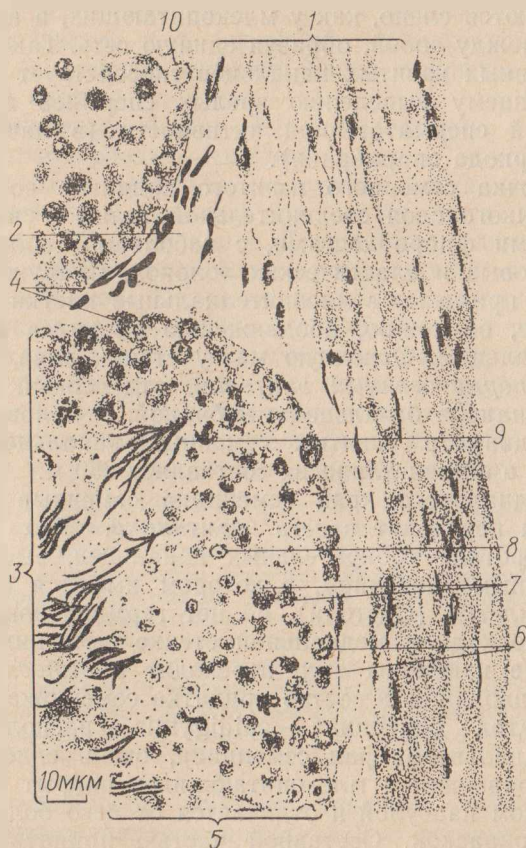


Рис. 51. Гистологическое строение семенника:

1 — белочная оболочка; 2 — кровеносный сосуд; 3 — участок семенного извитого канальца; 4 — собственная оболочка семенного извитого канальца; 5 — сперматогенный эпителий; 6 — сперматогоний; 7 — сперматоцит 1 порядка; 8 — сперматиды; 9 — спермий; 10 — фолликулярная сетка Сертоли.

кие соединительнотканые тяжи сопровождают сосуды, проходящие внутрь органа, в связи с этим у птиц в семеннике средостение не развито.

В соединительнотканых прослойках находятся *интерстициальные клетки (Лейдига)*, лежащие поодиночке или небольшими группами. Они полигональные, с округлыми ядрами и вакуолями в цитоплазме, синтезируют андрогены.

Основную массу органа образуют *семенные извитые каналы*, в которых происходит сперматогенез. Они не оканчиваются слепо, как у млекопитающих, а анастомозируют между собой, образуя единую сеть. Такое строение семенных извитых канальцев способствует полному и скорейшему выведению зрелых спермиев в период невысокой сперматогенной активности (в начале или конце периода спаривания).

Оболочка семенного извитого канальца состоит из очень тонкого слоя соединительной ткани с сильно уплотненными фибробластами, с небольшим количеством коллагеновых и эластических волокон. Снаружи к этому слою примыкают миоэпителиальные клетки, способствующие, возможно, продвижению спермиев по извитым канальцам. Основную массу стенки канальцев образует *сперматогенный эпителий*, отделенный от оболочки канальца базальной мембраной. У половозрелого петуха диаметр извитых семенных канальцев 250—300 мкм, а общая длина их составляет 250 м.

У медиального края семенника семенные извитые каналы переходят в *сеть семенника*. Это система очень коротких собирательных канальцев, выстланных однослойным эпителием, в котором имеются фолликулярные клетки (Сертоли), но нет герминативного эпителия. Подходя к медиальной стенке семенника, собирательные каналы сети переходят в *выносящие каналы*, входящие в состав придатка семенника.

Придаток семенника — *epidigymis* — расположен у дорсомедиального края семенника, очень слабо выражен в сравнении с млекопитающими, покрыт общей с семенником капсулой и отличается от него более яркой желтой окраской. Составной частью придатка семенника является сильно извитый проток придатка, в который на разных уровнях впадает до 7—10 выносящих канальцев. Некоторые выносящие каналы идут параллельно протоку придатка и впадают непосредственно в

семяпровод. Такое строение придатка обеспечивает быстрое перемещение семени в семяпровод не только при активном сперматогенезе, но и при его сезонном понижении.

Как анатомическое, так и гистологическое строение придатка семенника очень сильно зависит от активности сперматогенеза. В период гона значительно увеличивается длина и извитость выносящих канальцев и протока придатка, диаметр их достигает 500—700 мкм; стенка образована многорядным цилиндрическим эпителием с железистыми и мерцательными клетками.

В придатке семенника спермии не дозревают, как у млекопитающих, чем, возможно, объясняется быстрая гибель (в течение первого часа) спермиев птиц во внешней среде.

Семяпровод — ductus deferens (см. рис. 50) — парный трубкообразный извитый орган, в который переходит проток придатка на уровне каудомедиального края семенника. Диаметр его от 0,4 мм в начальном участке до 0,9 мм в конце. Тянется каудально по вентральной поверхности почек, располагаясь латерально от мочеточников. Перед впадением в клоак у семяпровода сначала выпрямляется, превращаясь в семяизвергательный канал, затем мешкообразно расширяется и, наконец, открывается *половыми сосочками* в уродсум клоаки латеральнее отверстия мочеточника. У петуха и индюка половые сосочки куполообразной формы, высотой 2—3 мм, у гусака и селезня — веретеновидной.

Гистологическое строение. Стенка семяпровода образована слизистой, мышечной и адвентициальной оболочками. Эпителий слизистой оболочки многорядный, высокопризматический; клетки его в определенные периоды проявляют признаки голокриновой секреции. Собственная пластинка слизистой оболочки образована плотной соединительной тканью. В ней имеются гладкомышечные клетки, которые могут собирать слизистую в невысокие продольные складки. Кроме того, гладкая мускулатура образует мышечную оболочку с нечетко дифференцированными кольцевым и продольным слоями. Диаметр семяпровода увеличивается в каудальном направлении не столько за счет большего просвета, сколько за счет утолщения слизистой и мышечной оболочек.

По семяпроводу сперма движется быстро благодаря сокращениям его стенок: за 3 ч спермии достигают его каудального конца, не успевая при этом дозреть. Семяпровод в краниальной трети часто имеет коллатерали — боковые ответвления, которые тянутся параллель-

но ему, заканчиваясь слепо или вновь впадая в семяпровод. Эти дополнительные каналы, видимо, существуют в качестве резервуаров для семени в период наивысшей половой активности, так как в это время они заполнены спермиями. В другое время залустевают и частично редуцируются.

Органы совокупления (рис. 52) располагаются в проктодеуме клоаки. У петуха они представлены тремя пенисными телами — медиальным (белым телом) величиной 2—3 мм в спокойном состоянии и двумя латеральными (овальными складками) диаметром по 3—4 мм, окружающими их лимфатическими складками и пещеристыми телами. Пенисные тела лежат на вентральной стенке проктодеума у входа в клоаку. У индюка медиальное пенисное тело не развито.

Органы совокупления получают кровь от срамной артерии. Капилляры срамных артерий и вены вместе с лимфатическими капиллярами и синусами образуют сосудистые тела, залегающие в стенке уродеума. При половом возбуждении кровь и лимфа при-

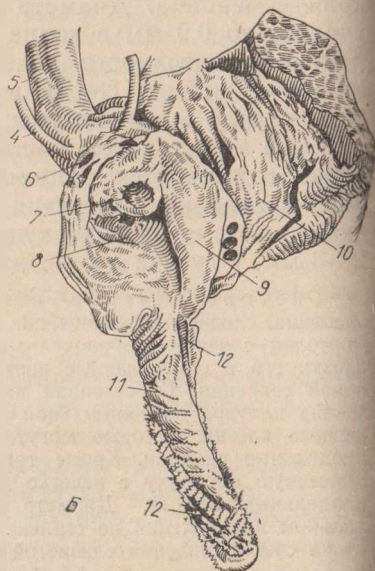
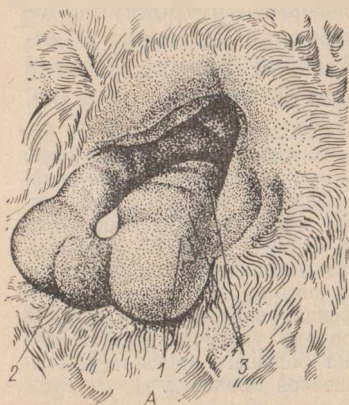


Рис. 52. Схема строения органов совокупления (А — индюка, Б — гуся):

1 — латеральное пенисное тело; 2 — медиальное пенисное тело; 3 — лимфатические складки; 4 — мочеточник; 5 — прямая кишка; 6 — отверстие мочеточника; 7 — копродеум; 8 — сосочек семяизвергательного канала; 9 — уродеум; 10 — проктодеум; 11 — половой член; 12 — эякуляторный желоб.

ивают к пещеристым полостям пенисных тел, они на-
прыгаются, между ними становится заметен эякулятор-
ный желоб, по которому стекает сперма.

При копуляции у куриных клоаки самца и самки тесно сопри-
касаются и сперма по эякуляторному желобу поступает во влага-
лище, минуя клоаку. При искусственном клоакальном осеменении
оплодотворяемость не превышает 12 %, тогда как при влагалищ-
ным достигает 95 %.

У гусиных, особенно у селезней, хорошо развит половой член —
penis. Он представляет собой складку слизистой оболочки вен-
тральной стенки клоаки, пронизанную пещеристыми телами. По его
поверхности винтообразно проходит, делая четыре оборота, эяку-
ляторный желоб. При эрекции половой член селезня может дости-
гать в длину 8 см, края эякуляторного желоба смыкаются, превра-
щая его в канал, по которому сперма попадает в яйцевод утки.
Такое строение пениса является приспособительной реакцией орга-
низма, направленной на сохранение семени при спаривании в воде,
что характерно для пластинчатоклювых. Через несколько секунд
после эякуляции кровь оттекает из пещеристых тел и половой
член втягивается обратно с помощью эластической связки и мышц
стенки клоаки.

Сперматогенез у птиц протекает, так же как у мле-
копитающих, в четыре стадии: размножения, роста, со-
зревания и формирования. Самые молодые герминатив-
ные клетки — *сперматогонии* — составляют наиболее пе-
риферический слой клеток. Они прилежат к базальной
мембране семенного извитого канальца. Это кубические
или эллипсоидно-уплощенные клетки с округлыми или
овальными ядрами. Делятся митотически. При делении
часть клеток отщесняется от базальной мембраны и в
дальнейшем проходит перечисленные стадии спермато-
генеза. Другая часть остается на прежнем месте и,
снова делясь, дает начало следующим поколениям спер-
матогоний.

Клетки, находящиеся в стадии роста — *сперматоциты*
порядка I — составляют следующий слой сперматогенного
эпителия. Это самые крупные клетки с крупным, округ-
лым ядром, в котором хорошо выражены ядрышко и
мелкая сеть хроматина.

Сперматоциты II порядка — клетки, вступившие в
стадию созревания, встречаются редко, так как после
первого деления созревания, в результате которого из
одного сперматоцита I порядка образуется два сперма-
тоцита II порядка, вскоре наступает второе деление соз-
ревания, в результате которого из каждого спермато-
цита II порядка образуется по две сперматиды. Спер-

матоциты II порядка по величине лишь слегка больше сперматогоний, с грубыми глыбками хроматина в ядрах.

Сперматиды — мелкие клетки со светлыми ядрами, вступают в стадию формирования, в процессе которой каждая сперматида преобразуется в спермий. При этом ядро приобретает палочковидную форму, пластинчатый комплекс располагается над ядром и принимает активное участие в образовании акросомы, центриоли смещаются к противоположному полюсу, расходятся друг от друга, оставаясь связанными осевой нитью. Между ними вокруг осевой нити скапливаются митохондрии в виде спиральной нити. Цитоплазма тонким слоем покрывает ядро, спиральную и осевую нити. Конечный участок осевой нити, одетый лишь цитолеммой, называется концевой нитью.

В сформированном таким образом *спермии* различают головку, шейку, связующий отдел (тело) и хвост. *Головка*, содержащая ядро и акросому, очень длинная (до 14 мкм) и узкая (ширина 0,5 мкм), содержит наследственный материал — ДНК и приспособление для проникновения в яйцеклетку (акросому, содержащую гиалуронидазу). *Шейка* очень короткая, бесструктурная, расположена между головкой и спиральной нитью, часто не обнаруживается. *Связующий отдел* включает в себя спиральную нить, ограничен центриолями, имеет длину около 4 мкм, является основным участком выработки энергии. *Хвост* имеет длину до 90 мкм при ширине около 0,3 мкм, содержит осевую нить и является аппаратом движения спермия.

В половых путях самки спермии движутся со скоростью несколько миллиметров в минуту. Воронки яйцевода, где происходит оплодотворение, они достигают через 24 ч. У птиц нет добавочных половых желез, вырабатывающих секрет. Их отсутствие компенсируется деятельностью эпителия извитых семенных канальцев, выносящих канальцев, придатка семенника, семяпровода и эякуляторного желоба.

Кроме сперматогенного эпителия в семенных извитых канальцах имеются *фолликулярные клетки*, или *клетки Сертоли (сустентоциты)*. Это очень крупные клетки с нечеткими границами или крупным, светлым овальным ядром. Ядра клеток Сертоли лежат в одном ряду со сперматоцитами I порядка, а цитоплазма про-

стирается во всю толщину стенки канальца. Клетки Сертоли выполняют трофическую опорную, фагоцитарную и секреторную функции.

Возрастные морфофункциональные изменения половой системы самцов. Гонады закладываются у кур на 3-й, у индеек, гусей и уток на 4—5-й день инкубации в виде небольшого валика в районе расположения первичной почки. Они активно заселяются первичными половыми клетками, проникающими сюда из внезародышевой бластодермы (желточной энтодермы). Первые несколько дней развития гонады индифферентны, с 7—8-го дня инкубации гонады начинают дифференцироваться по полу.

У суточного цыпленка семенники имеют массу 6—7 мг. В них узкие, короткие, не имеющие просвета семенные извитые канальцы разьединены широкими прослойками интерстициальной ткани. В течение первых 6 недель—в препубертатный период—у петушков семенники растут пропорционально росту тела и составляют около 0,02 % его массы. Рост осуществляется в основном за счет нарастания числа и длины семенных извитых канальцев. В семенных извитых канальцах в этот период активно дифференцируются клетки Сертоли, а герминативный эпителий представлен только сперматогониями. Затем в пубертатный период (от 6 до 15 недель) рост семенников начинает обгонять рост тела и к 3,5 мес достигает 0,2—0,4 % от массы тела. С этого времени рост его осуществляется в основном за счет увеличения длины и ширины извитых семенных канальцев. В них начинается активный сперматогенез. Клетки Сертоли вступают в тесную связь со сперматоцитами I и II порядков и сперматидами. У петухов—к 4, у индюков—к 6 мес появляются семенные колоски—группы зрелых спермиев, связанные с клетками Сертоли. В просвете канальцев семенника и семявыводящих путей видно значительное количество спермиев. Придатки семенника увеличиваются в размере, проток придатка и семяпровод утолщаются, увеличивается их извитость и количество коллатералей. Активный сперматогенез происходит не по всей длине извитых семенных канальцев одновременно, а в отдельных, перетсповидно расширенных участках их.

Исследования И. В. Кудрявцева (1973) на перепелах показали, что для полного сперматогенеза (для прев-

ращения сперматогония в зрелый спермий) необходимо 28—30 дней. При этом стадия размножения — сперматогониальный цикл — идет 5 дней, роста — 13—14 дней, созревания — 2 дня, формирования 8—9 дней и дозревание спермиев — около 5 дней. Тем не менее способность к оплодотворению появляется не раньше 5,5—6 мес. В период половой зрелости с 4 до 18 мес сперматогенез находится практически на одном уровне и составляет около 1 млрд. спермиев на 1 г ткани семенника. После двухлетнего возраста начинается угасание сперматогенеза с одновременной инволюцией структур семенника и его придатка.

Сезонные морфофункциональные изменения половой системы самца. В половой системе самцов происходят значительные сезонные перестройки. Весной, с увеличением длины светового дня, возрастает масса семенников у петухов на 10—20 %, индюков на 30—50 %, гусей — в 1,5—2 раза, селезней — в 22—25 раз. Семенные извитые канальцы достигают максимальных размеров, в них начинается активный сперматогенез: слой сперматогенного эпителия высокий, в нем просматриваются клетки на всех этапах развития, просветы извитых семенных канальцев, выносящих канальцев придатка и семяпровода заполнены спермиями. Период половой активности начинается с февраля и продолжается у петуха до июля, у индюка — до июня — июля, у гусака — до апреля, у селезня — до мая.

К концу периода половой активности снижается спермопродукция, увеличивается процент аномальных спермиев, незавершенного сперматогенеза. У петухов в период спада половой активности не происходит полного прекращения сперматогенеза, но заметно увеличивается процент мертвых и аномальных спермиев, незавершенного сперматогенеза. В просветах канальцев скапливаются не только спермии, но и сперматиды и даже сперматоциты, которые затем подвергаются дегенерации в придатках. В каналах придатков наблюдаются сосочкообразные разрастания слизистой оболочки, порой закрывающие просвет протоков. Часть этих разрастаний в дальнейшем не рассасывается, особенно при плохом содержании птицы, что снижает ценность производителей. У петухов половая активность при этом сохраняется в полной мере, хотя оплодотворяющая способность спермы резко падает. Сохранение половых

рефлексов у них объясняется постоянным поступлением в кровь половых гормонов, высвобождающихся при деградации сперматогенного эпителия.

У селезня спад спермопродукции и прекращение половой активности сопровождаются быстрым и массовым сморщиванием и удалением сперматогенного эпителия, атрофией интерстициальных клеток Лейдига, сползанием эпителия канальцев придатка, их сморщиванием и нарастанием, разрастанием соединительной ткани, затуханием половых рефлексов. Из герминативного эпителия сохраняются только сперматогонии.

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА САМКИ

Половая система самок (рис. 53) состоит из яичника и яйцевода.

В эмбриональный период закладываются два яичника и два яйцевода, но правосторонние органы рано отстают в развитии и редуцируются, а левосторонние достигают у половозрелых самок полного развития. Иногда могут быть развиты и правосторонние половые органы.

Яичник — *ovaria* (рис. 54 и см. рис. 53) — у половозрелых несушек — орган гроздевидной формы, массой 50—60 г, подвешен к верхней стенке полости тела на короткой *брыжейке*, по которой в яичник проходят сосуды и нервы, в ней же находится несколько первых ганглиев. Прилежит яичник к передней доле левой почки, полностью закрывая надпочечник.

Гистологическое строение. В яичнике различают две зоны: корковую и мозговую (см. рис. 54). В *корковой* зоне развиваются

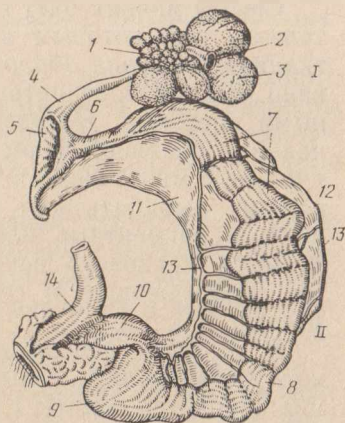


Рис. 53. Половая система курицы: 1 — фолликул яичника в стадии медленного роста; 2 — овулировавший фолликул; 3 — фолликул яичника в стадии быстрого роста; 4 — воронка; 5 — отверстие воронки; 6 — шейка воронки; 7 — белковый отток; 8 — перешеек; 9 — матка; 10 — влагалище; 11 — вентральная связка яйцевода; 12 — дорсальная связка яйцевода; 13 — клоака; 14 — клоака.

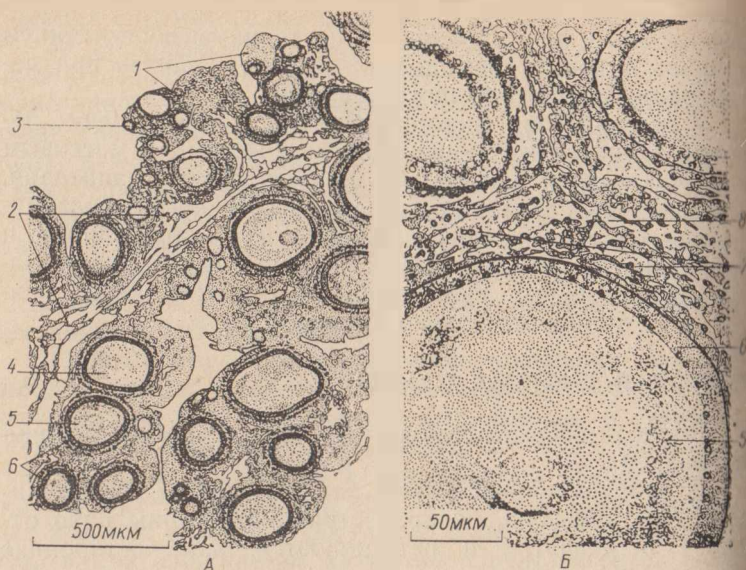


Рис. 54. Гистологическое строение яичника (А — малое увеличение, Б — большое увеличение):

1 — корковая зона; 2 — мозговая зона; 3 — первичные фолликулы; 4 — растущие фолликулы; 5 — ооцит; 6 — фолликулярные клетки; 7 — интерстициальные клетки; 8 — сосуд.

женские половые клетки — ооциты, в мозговой зоне проходит большое количество нервных волокон и сосудов, за что ее часто называют *сосудистой зоной*.

Сверху яичник одет однослойным покрывающим эпителием, под которым залегает тонкая соединительнотканная *белочная оболочка*. Коровое вещество образовано рыхлой соединительной тканью и интерстициальными клетками. *Интерстициальные клетки* полигональной или овальной формы, с округлыми или овальными ядрами, с многочисленными липидными каплями в цитоплазме, вырабатывают стероидные гормоны. Встречаются и пигментные клетки, содержащие гемосидерин. В массе коркового вещества располагаются *фолликулы*, заключающие в себе ооциты на разных стадиях роста.

В яичнике невооруженным глазом видно большое количество мелких белых или сероватых фолликулов, в них находятся ооциты I порядка в стадии малого и медленного роста и несколько крупных желтых фолликулов

ооцитами I порядка в стадии быстрого роста. Чем крупнее фолликул, тем сильнее он выступает за пределы корковой зоны. Самые крупные фолликулы подвешены на длинных ножках, соединяющих их с яичником. Граница между корковой и мозговой зонами неровная и нечеткая. Соединительная ткань мозговой зоны более плотная, с большим количеством коллагеновых волокон. Между их пучками залегают группы интерстициальных клеток, проходят сосуды разного диаметра — разветвления яичниковой артерии и первые венозные пучки, образующие у входа в яичник яичниковое сплетение. Сосуды и нервы из мозговой зоны переходят в корковую и разветвляются в стенках фолликулов.

Оогенез у птиц, как и у млекопитающих, идет в три стадии: размножения, роста и созревания. В стадии размножения половые клетки — *оогонии* — интенсивно делятся митозом. Количество оогоний увеличивается у кур до 13-го дня инкубации, после чего все большее число половых клеток прекращает делиться митозом, вступает в профазу мейоза, превращается в ооциты I порядка. У суточного цыпленка размножение оогониев прекращается, большинство половых клеток представлено *ооцитами I порядка* на разных этапах профазы мейоза. Они располагаются гнездами. Клетки одного гнезда развиваются синхронно вплоть до вступления в диплотенную стадию и формирования фолликула. К 15-дневному возрасту практически все ооциты находятся в диплотенной стадии профазы мейоза, имеют диаметр 10—11 мкм и ядро около 8 мкм. К концу третьей недели все ооциты окружены фолликулярными клетками.

С формированием фолликулов оогенез переходит из генеративной фазы в вегетативную. Синхронность развития половых клеток нарушается. В вегетативной фазе различают периоды малого, медленного и быстрого роста ооцита I порядка.

Фолликул — это многоклеточная структура, в виде мешочка одевает ооцит. Он выполняет опорную, трофическую, защитную и разграничительную функции. Стенка фолликула образована эпителиальной и соединительной тканями и усложняется по мере роста ооцита. Сначала в *первичном фолликуле*, когда ооцит находится в периоде малого роста, стенка фолликула состоит из слоя плоского *фолликулярного эпителия*. В это время рост

ооцита совершается за счет его собственной жизнедеятельности. Ооциты в первичных фолликулах неполовозрелой курицы могут достигать диаметра 60 мкм, имеют крупное ядро со спирализованными, слабоактивными хромосомами.

Постепенно клетки фолликулярного эпителия увеличиваются в размерах, становятся кубическими, а затем и высокопризматическими, в них повышается жизнедеятельность. Функция снабжения ооцита питательными веществами переходит к ним. Ооцит вступает в период медленного, или цитоплазматического, роста, фолликул становится растущим. Накопление питательных веществ в ооците приводит к преимущественному росту цитоплазмы. Диаметр ооцита увеличивается до 2500 мкм, ядра — до 230 мкм. У фолликулярных клеток на апикальном полюсе появляются микроворсинки, которые погружаются в цитоплазму ооцита, чем облегчается транспорт не только питательных веществ, но и органелл, таких, как митохондрии, рибосомы, элементы пластинчатого комплекса. Фолликулярный эпителий выполняет и барьерную функцию, избирательно пропускающая вещества в ооцит.

В результате деятельности ооцита и фолликулярных клеток в фолликуле, достигшем 3 мм в диаметре, образуется *желточная оболочка*, называемая также *блестящей зоной*, вокруг которой фолликулярные клетки располагаются в виде *лучистого венца*. В период активной деятельности фолликулярный эпителий у птиц приобретает вид ложномногоклеточного в результате неодинаковой высоты клеток и называется *гранулезным слоем*.

От окружающей соединительной ткани клетки гранулезного слоя отделяются *базальной мембраной*. Ткани яичника, прилежащие к фолликулярному эпителию, преобразуются в *текальную оболочку*, или *теку фолликула*.

В соединительной ткани теки разветвляется большое количество сосудов, имеются скопления интерстициальных (лютеальных) клеток, в сумме образующих текальные железы, вырабатывающие эстрогены.

По мере роста ооцита и утолщения стромы стенки фолликула он все больше выступает над поверхностью яичника и наконец в период быстрого или трофоплазматического роста (начинается с 3½—4 мес. по достижении ооцитом диаметра 6—9 мм) оказывается связанным с яичником лишь сравнительно тонкой ножкой, в

которой расположены тяжи гладкомышечных клеток, сосудов. Вителлиновые первые волокна. В период быстрого роста диаметр ооцита достигает 35—40 мм. Ядро из центра перемещается к анимальному полюсу, обращенному в сторону яичника, уплощается, приобретает вид линзы. Основную массу ооцита составляет желток. Накопление желтка в цитоплазме ооцита (вителинге) начинается еще в период медленного роста. В это время в ооците начинают накапливаться белый желток белковой природы.

В период быстрого роста ооцита, который длится 7—15 дней, накопление желтка идет очень интенсивно. За это время накапливается 90—95 % желточной массы ооцита. Это приводит к значительному растяжению стенок фолликула. Фолликулярная воронка при этом уплощается, микроворсинки исчезают, вителинге теряет активность: его резко снижается, межклеточные щели расширяются, образуя межклеточные каналы для быстрого накопления желтка.

Основная масса веществ, потребляемых ооцитом, начиная с 17-суточного возраста курицы синтезируется в печени и виде фосфолипидов, протепинов и ливетининов. Питательные вещества в готовом виде поступают в ооцит непосредственно из многочисленных сосудов текальной оболочки.

Сосуды теки в период большого роста расширены, и на стороне фолликула, противоположной его полюсу, становится хорошо видна белая полоса шириной 2 мм и длиной 20—25 мм, не содержащая сосудов, мышечных и эластических волокон, — *стигма* — место разрыва фолликула в момент овуляции.

Овуляция — разрыв фолликула и выход ооцита I порядка из желточной оболочки и небольшим количеством фолликулярных клеток, совершается у курицы через 10—30 мин после окончания предыдущего яйца, у гусыни — через 1—2 ч и результатом повышения давления внутри фолликула из-за быстрого нарастания массы желтка, а также набухания, напряжения и перистальтики стенок воронки, которая заранее раскрывается, резкого увеличения количества полостной жидкости в овариальном пакете (кайма), образумый органами, окружающими яичник). При этом выход ооцита из фолликула совершается за 1—1½ мин, поглощение воронкой яйцевода — за 5—7 мин.

К моменту овуляции прекращается стадия роста оогенеза и половая клетка вступает в *стадию созревания*. При этом разрушается оболочка ядра, образуется *миксоплазма*. Хромосомы сдвигаются к вершине анимального полюса. В период выхода ооцита и поглощения его воронкой происходит первое деление созревания с образованием *ооцита II порядка* и *первого редукционного тельца*. Редукционное тельце некоторое время сохраняется под желточной оболочкой, а потом дегенерирует и рассасывается. Второе деление созревания

происходит в воронке яйцевода, в результате чего образуется *зрелая яйцеклетка* и *второе редуционное тело*. Зрелая яйцеклетка содержит *женский пронуклеус* с гаплоидным набором хромосом, большое количество питательных веществ в виде желтка и поэтому называется *телолецитальной*, одета первичной и вторичной оболочками, в сумме называемыми желточной оболочкой.

Овулирующий фолликул сморщивается, стенки его утолщаются за счет мышечных и эластических элементов. При расправлении он напоминает чашку высотой 10—12 мм, шириной 5—7 мм и толщиной 3—4 мм с отверстием около 8 мм. Полость его заполняется фолликулярными и текальными клетками, которые становятся крупнее, в них появляются вакуоли, накапливаются липопротеины, триглицериды, холестерин, ферменты, свидетельствующие о синтезе стероидных гормонов.

Предполагают, что такие фолликулы продуцируют прогестерон. На 2—3-й день начинается регрессивное развитие овулирующего фолликула. Клетки, заполняющие его полость, дегенерируют, он уменьшается в размерах, втягиваясь в яичник, и через месяц трудно различить его следы в строении яичника.

В период активной яйцекладки в яичнике видно несколько крупных фолликулов, находящихся в периоде быстрого роста, несколько овулировавших фолликулов на разной стадии дегенерации, большое количество мелких фолликулов в периоде малого и медленного роста, а также атретические фолликулы, погибшие и подвергающиеся перерождению.

Гормональная функция яичника и ее регуляция. Оогенез, рост и созревание фолликулов, овуляция совершаются под регулирующим влиянием половых гормонов яичника и гонадотропных гормонов гипофиза.

Эстрогены вырабатываются интерстициальными клетками текальной оболочки растущих фолликулов и, возможно, эпителиальными клетками фолликула. Они повышают уровень общего белка и кальция в крови, синтез вителлогенина в печени, способствуют росту и развитию яйцевода и вызывают синтез овальбумина в нем.

Прогестерон, по-видимому, вырабатывается гранулезными клетками только что овулировавшего фолликула, влияет на созревание и скорость овуляции следующей яйцеклетки, на развитие и функции покровного эпителия.

Яйцевод — oviductus (см. рис. 53) — трубкообразный орган, в котором происходят созревание и оплодотворение яйцеклетки, формирование третичных яйцевых оболочек (белка, подскорлупных оболочек, скорлупы, надскорлупной оболочки), ранние стадии эмбриональ-

ного развития зародыша. Яйцевод песушки функционирует очень активно, так как за время пребывания в нем масса яйца по сравнению с массой яйцеклетки увеличивается в несколько раз.

Яйцевод расположен в левой половине брюшной полости. Подвешен на широких вентральной и дорсальной связках, протянувшихся от четвертого ребра до клоака.

В период полового созревания масса яйцевода равна 50—85 г, длина у курицы 40—60 см, у индейки 75—100, у утки 55—85, у гусыни 60—110 см. Ярко выражена складчатость органа, стенки утолщены за счет развития мышечных и железистых элементов. Хорошо выражено деление яйцевода на отделы: воронку, белковый отдел, перешеек, матку, влагалище. С прекращением яйцекладки происходит инволюция яйцевода, уменьшается его длина, толщина, масса, стираются различия между отделами. При следующей яйцекладке яйцевод вновь достигает полного развития.

Гистологическое строение. Стенка полноразвитого яйцевода образована слизистой, мышечной и серозной оболочками. Подслизистая основа не развита. Слизистая оболочка состоит из покровного эпителия и собственной пластинки, образованной рыхлой соединительной тканью. В покровном эпителии различают реснитчатые и бокаловидные клетки.

Реснитчатые клетки цилиндрические, с овальными ядрами, расположенными в средней или апикальной части. На апикальном полюсе имеются реснички, за что клетки получили свое название. Бокаловидные клетки имеют типичное строение. Вырабатывают они овомуцин. Клетки эпителия разных отделов отличаются размерами, длиной и количеством ресничек и микроворсинок, толщиной апикальной зоны. В собственной пластинке яйцевода много сосудов, встречаются плазматические клетки, лимфоциты, эластические волокна и мышечные клетки. В ней почти по всему яйцеводу, кроме собственно воронки и влагалища, залегают простые трубчатые железы, выделяющие секрет белкового характера по мерокриновому способу. Поверхность слизистой складчатая.

Мышечная оболочка образована гладкой мышечной тканью, состоит из двух слоев: внутреннего — кольце-

вого и наружного — продольного. Утоляется в каудальном направлении.

Серозная оболочка состоит из тонкого слоя соединительной ткани, покрытой однослойным плоским эпителием.

У кур и пидеек серозная оболочка в области воронки складчатая, у уток складки имеются и в перешейке, а у гусыни — по всему яйцеводу. Конечный отдел влагалища покрыт адвентицией.

Артериальная кровь к яйцеводу подходит по яичниковой, седалищной и внутренней подвздошной артериям. От этих артерий ответвляется соответственно передняя, средняя и задняя яичниковые артерии. Они на разных уровнях входят в яйцевод и разветвляются в его стенке, после чего собираются в несколько вен, отходящих от разных отделов яйцевода. Из всех отделов яйцевода наиболее васкуляризирована матка.

Иннервируется яйцевод вегетативной нервной системой. Ветви симпатических нервов идут к нему из яичникового и некоторых других сплетений. Парасимпатическая иннервация осуществляется в основном тазовым внутренностным нервом.

Воронка — *infundibulum* (см. рис. 53) — передний отдел яйцевода, который широким раструбом открывается в область овариального пакета. Этот отдел на основании морфофункциональных особенностей делят на *собственно воронку* и ее *шейку*. Собственно воронка тонкостенная, конусовидная, открытая в сторону яичника. Края воронки снабжены *бахромками* — *фимбриями*. Слизистая образует мелкие беспорядочные складки, не содержит желез. В покровном эпителии преобладают реснитчатые клетки. В мышечной оболочке нет четкого деления на слои.

В воронке половая клетка находится 20—30 мин. За это время яйцеклетка созревает. Зрелая яйцеклетка сохраняет способность к оплодотворению лишь 20 мин, поэтому встреча ее со спермием должна произойти также в воронке. В ямкообразных складках, на дне которых имеются железистые клетки, наблюдаются скопления спермиев. У кур и уток такие складки есть по всей воронке, у гусынь — в задних $\frac{3}{4}$, у индеек — в задней $\frac{1}{4}$ воронки.

Яйцеклетка быстро проходит через узкую воронковую шейку. Толщина стенки в этом участке равна 300—500 мкм, слизистая оболочка собрана в крупные ветвящиеся складки. На дне складок открываются простые трубчатые железы, выстланные кубическим эпителием, выделяющим белок, идущий на образование прадинок — халаз, отчего этот участок еще называют халазообра-

ающим участком воронки. Затем яйцевод расширяется и яйцеклетка попадает в белковый отдел.

Белковый отдел — *magnum* (см. рис. 53) — самый длинный и широкий отдел яйцевода, в котором образуется белок. Яйцо движется по нему 3—4 ч. Длина его у курицы и утки 25—40 см, у индейки 36—50, у гусыни 30—55 см, а толщина у разных видов птиц колеблется от 200 до 1000 мкм. Причем основная часть ее приходится на слизистую оболочку, толщина мышечной оболочки не превышает 40—300 мкм.

Слизистая оболочка образует 20—25 крупных продольных, слегка спиралеобразных складок высотой до 5 мм и шириной 2—3 мм. Они, в свою очередь, покрыты многочисленными вторичными и третичными складками. В покровном эпителии белкового отдела чаще, чем в других участках яйцевода, встречаются бокаловидные клетки.

На вершине складок высота реснитчатых и бокаловидных клеток покровного эпителия больше, чем на боковых сторонах и особенно у основания складок. Увеличивается высота клеток и к концу белкового отдела — от 13 до 30 мкм. До прохождения яйца бокаловидные клетки растянуты секретом, сдвигают реснитчатые клетки, и создается впечатление, что они преобладают. После прохождения яйца бокаловидные клетки заслоняются реснитчатыми. На самом деле бокаловидные клетки составляют примерно половину клеток покровного эпителия, количество их увеличивается к концу белкового отдела. Они вырабатывают овомуцин и выделяют его по мерокриновому и микроапкриновому способу.

На дне и боковых сторонах складок слизистой оболочки открываются многочисленные железы с разветвленными концевыми отделами. Они залегают так густо, что собственная пластинка слизистой у несушек почти не заметна. В собственно пластинке, образованной рыхлой соединительной тканью, встречаются скопления плазматических клеток и лимфоцитов, выполняющих защитную функцию. Железы образованы однослойным призматическим эпителием высотой 10—15 мкм.

В период накопления секрета ядро уплощается, оттесняется к базальному полюсу, всю цитоплазму заполняют крупные (до 2 мкм в диаметре) эозинофильные гранулы овальбумина — основного белка яйца. Границы между клетками не видны, просвет железы заполнен секретом, выведенным из клеток мерокриновым способом. При прохождении яйца опустошается $\frac{9}{10}$ всех желез. Диаметр их уменьшается с 50 до 25 мкм, просвет расширяется в 2—3 раза. Некоторое время после выведения секрета клетка находится в покое. Когда яйцо проходит по перешейку, ядра железистых клеток белкового отдела приобретают округлую форму, располагаются в центре клеток — начинается новый секреторный цикл.

К концу белкового отдела складки уменьшаются, затем исчезают, и яйцо попадает в узкий полупрозрачный переходный безжелезистый участок длиной 5—10 мм. Отложение белка в яйце прекращается.

Перешеек — *isthmus* (см. рис. 53) — отдел яйцевода, в котором образуются подскорлупные оболочки. Длина перешейка у курицы 10—12 см, у индейки 14—20, у утки 9—17, у гусыни 9—20 см. По внешнему виду и гистологическому строению перешеек очень похож на белковый отдел. Диаметр его меньше, но стенка несколько толще за счет утолщения мышечной оболочки до 100—700 мкм.

Складки слизистой оболочки перешейка продольные, ниже (до 4 мм) и тоньше (до 1,5 мм), чем в белковой части. Кaudальный отдел розового цвета, что говорит об интенсивной его васкуляризации. Покровный эпителий низкий. Реснитчатые и бокаловидные клетки встречаются в равных количествах. Железы расположены рыхло, диаметр железистых трубок несколько больше. Клетки содержат более крупные (диаметр до 2 мкм у кур, индеек и уток и до 4 мкм у гуся) и ярче окрашенные, чем в белковом отделе, гранулы трех типов, что, возможно, связано с их разной химической природой. Секрет в просвете желез образует нитчатые структуры кератиноидных белков, идущих на построение подскорлупных пленок. В перешейке, если произошло оплодотворение, происходит слияние мужского и женского пронуклеусов, образуется зигота и начинается дробление. В матку поступает зародыш на стадиях 2—8 бластомеров.

Без видимой границы перешеек переходит в матку. В переходной зоне есть железы, по структуре промежуточные между железами перешейка и матки.

Матка — *uterus*, или **скорлуповый отдел** (см. рис. 53) — самая широкая мешкообразная часть яйцевода. Длина ее у всех домашних птиц — 5—8 см, толщина до 4 мм. Почти половину по толщине составляет мышечная оболочка. Особенно хорошо развит внутренний кольцевой слой. Цвет матки розовый за счет интенсивного кровоснабжения.

Слизистая оболочка собрана в многочисленные (от 60 до 140) ориентированные продольно листообразные складки, на которых имеются вторичные складки. В покровном эпителии преобладают реснитчатые клетки,

которые на апикальном полюсе, кроме ресничек, несут микроворсинки. В них заметна секреторная деятельность. Предполагается, что они принимают участие в образовании белково-углеводного компонента органического матрикса скорлупы. Бокаловидные клетки секретируют кислые мукополисахариды. Предполагается, что их секрет образует кутикулу — надскорлупную оболочку.

В собственно пластинке слизистой оболочки залегает большое количество разветвленных трубчатых желез. Диаметр их не превышает 25 мкм. Клетки низкие призматические, с длинными микроворсинками, крупными, светлыми, круглыми, центрально лежащими ядрами, с бледной цитоплазмой, в которой видна очень мелкая зернистость. Считают, что эти клетки выделяют воду и неорганические составные части скорлупы, которые откладываются в виде кальциевых солей на органическом решетчатом матриксе.

Благодаря поступлению воды яйцо быстро набухает, увеличиваясь в объеме и массе вдвое. Кристаллизация кальциевых солей начинается через 4—6 ч после попадания яйца в матку и идет в несколько этапов. Попадая в матку, яйцо переворачивается таким образом, что его тупой конец лежит в концевой части матки. Железы расположены здесь более рыхло. Возможно, именно это способствует появлению крупных пор на тупом конце. Секрет, вырабатываемый задним участком матки, способствует расслоению подскорлупных оболочек в этом участке.

Перед переходом во влагалище матка сужается, образуется маточно-вагинальное сочленение, или шейка матки, длиной 1—3 см. Большую часть шейки матки занимает маточно-вагинальный сфинктер, напоминающий спираль, закрученную и сложенную гармошкой, надежно закрывающую выход из матки во влагалище и поддерживающую давление находящегося в матке яйца. Позади сфинктера находится участок длиной 2—5 мм, покрытый реснитчатыми клетками и содержащий спермонакопительные железы, благодаря чему у птиц сохраняется способность нести оплодотворенные яйца некоторое время после последнего спаривания. Движение ресничек задерживает спермии, создаст их «гнзда». Железы простые, трубчатые, в их просветах скапливается до 40 % спермисв. Спермии располагаются в железах хвостами паружу, головками к железистым клеткам.

В матке продолжается дальнейшее развитие зародыша.

Влагалище — *vagina* (см. рис. 53) — последний отдел яйцевода. Представляет собой мускульную трубку длиной у курицы и гуся от 3 до 8 см, у индейки и утки от 3 до 5 см, открывающуюся в уростом клоаки. Толщина стенки влагалища у разных видов — 2—5 мм, причем 90 % приходится на мышечную оболочку, в которой хорошо развиты и кольцевой и продольный слои.

Слизистая оболочка образует узкие продольные складки, на которых у всех домашних птиц, кроме индейки, имеются вторичные складки, покрытые высокопризматическим эпителием с преобладанием реснитчатых клеток. Собственно пластинка слизистой оболочки образована плотной неоформленной (у индейки рыхлой) соединительной тканью, не содержит желез. На границе между влагалищем и клоакой у молодой несушней птицы имеется запирательная пластинка, которая прорывается либо при снесении первого яйца, либо немного раньше.

Яйцо быстро проходит через влагалище, почти не касаясь его стенок, так как матка с готовым яйцом сильно выпячивается, проникая даже в клоаку. Мышцы влагалища произвольно сокращаются над выпяченной маткой, в результате чего яйцо попадает во внешнюю среду.

Морфофункциональные изменения половой системы самок в онтогенезе и в различные фазы репродуктивного цикла. У суточного цыпленка яичник имеет вид тонкой пластинки массой 0,03 г. Граница между корковым и мозговым веществом ровная и четкая. Половые клетки представлены ооцитами I порядка, расположенные гнездами по 8—32 клетки, окружены соединительной тканью. Формирование фолликулов начинается с 3-дневного возраста в центральных участках яичника, и постепенно процесс распространяется к периферии. К концу третьей — началу четвертой недели сформированы все фолликулы, корковое и мозговое вещество взаимно прорастают, теряется четкость границы между ними. Яйцевод развивается из мюллерова канала и до 2 мес у цыпленка имеет вид тонкого прозрачного прямого тяжа, не разделенного на отделы.

С 2 мес заметно увеличивается масса яичника, он

приобретает бугристый вид благодаря переходу части фолликулов в стадию медленного роста. Возрастают размеры яйцевода. Однако дифференцировка его еще слабая.

С трех месяцев возрастает уровень эстрадиола в крови. Начинается интенсивное развитие органов половой системы. В яичнике появляются крупные желтые фолликулы с ооцитами в стадии быстрого роста, увеличивается васкуляризация и количество интерстициальных клеток. В яйцеводе покровный эпителий дифференцируется на бокаловидные и реснитчатые клетки, железы увеличиваются в количестве и размерах, значительно возрастает васкуляризация, развивается мышечная оболочка, особенно интенсивно во влагалище и матке.

За период полового созревания (2—3 недели до спеления первого яйца) масса яичника возрастает в 10—15 раз, яйцевода — в 20 раз. В железистых клетках увеличивается число органелл, принимающих участие в синтезе секрета, но еще нет секреторных гранул.

На протяжении периода яйцекладки все структуры яичника и яйцевода находятся в активном состоянии. У несушек с возрастом снижается скорость накопления желтка, усиливаются процессы атрезии, замедляются овуляторные процессы, меняется гормональный спектр: в яйцеводе постепенно меняется качественный состав пластических и секреторных веществ: содержание растворимых белков увеличивается, а нерастворимых снижается; изменяется соотношение между ферментативными системами.

С прекращением яйцекладки в яичнике приостанавливается рост фолликулов, а вступившие в стадию быстрого роста фолликулы подвергаются атрезии. Масса яичника и яйцевода снижается в несколько раз. Железистые элементы яйцевода редуцируются, железы лежат рыхло, между ними видны широкие прослойки соединительной ткани, обильнейшей плазмодитами и лимфоцитами, железистые клетки уменьшаются в размерах, не содержат секреторных гранул, число и размеры органелл резко уменьшены, синтез нуклеиновых кислот снижается почти на 50 %. В железах матки мало кальция, но скапливаются липиды.

Структурные перестройки и изменение активности половой системы происходят под влиянием многих как внутренних, так и внешних факторов: породы, кормле-

ния, содержания, сезона года, температуры, освещения и т. д. Выяснено, что без стимуляции продуктивной системы эндогенными и экзогенными факторами куры реализуют потенциальные возможности яйцекладки лишь на 30 %, яйценоскость не превышает 100—120 яиц, причем ярко выражена сезонность яйцекладки.

При полноценном сбалансированном кормлении, содержании в условиях регулируемого микроклимата и длины дня, при направленной селекции яйценоскость может быть повышена до 260—300 яиц. Искусственная линька продлевает сроки использования несушек, увеличивает их суммарную яйценоскость на 30—70 %.

Характер яйцекладки имеет видовые особенности. Куры довольно мало сносят яиц в начальный период яйцекладки, но имеют высокий и продолжительный пик яйцекладки. Индейки, наоборот, до 30 % годового количества яиц сносят в начальный период яйцекладки. Утки имеют сглаженный, а гуси высокий, но непродолжительный пик яйцекладки.

При более быстром темпе развития, характерном для яичных пород в сравнении с мясными, закладываются в 2—3 раза больше ооцитов, оказывается больше быстрорастущих (овуляторных) фолликулов, хотя размеры их мельче, чем у мясных. В яйцевом яичных пород лучше развиты железистые элементы, в то время как у мясных заметнее выражена волокнистость соединительнотканых прослоек и лучше развита мышечная оболочка. Положительно сказывается и гибридизация, увеличивается содержание РНК в железистых клетках, а следовательно, и уровень белкового синтеза в сравнении с исходными линейными формами.

Глава VII

Система крово- и лимфообращения

Система крово- и лимфообращения включает в себя сердце, кровеносные и лимфатические сосуды, кровь и лимфу, а также органы кроветворения и иммуногенеза: красный костный мозг, селезенку, тимус, фабрициеву сумку. Значение этой системы чрезвычайно велико в связи с важностью и разнообразием выполняемых функций. Кровь, циркулируя по сердечно-сосудистой системе, разносит по организму кислород, питательные и

биологически активные вещества, определяя тем самым уровень обменных процессов в тканях и участвуя вместе с нервной и эндокринной системами в регуляции деятельности организма. Обладая большой теплоемкостью, участвует в перераспределении тепла, регуляции водно-солевого обмена, в защитных реакциях организма и выработке иммунитета. Кровь и лимфа удаляют из тканей продукты обмена и подводят их к депонирующим органам и органам выделения.

КРОВЬ И ЛИМФА

Кровь — жидкая ткань внутренней среды организма, относится к группе опорно-трофических тканей с ярко выраженной трофической функцией.

Общее количество крови в организме зависит от возраста, пола, вида птицы и, по данным разных авторов, составляет от 7 до 13 % от массы тела. Она состоит из форменных элементов и межклеточного вещества — плазмы. *Форменные элементы* крови составляют 30—40 %, остальное приходится на долю *плазмы*. Форменные элементы представлены эритроцитами, тромбоцитами и лейкоцитами (рис. 55).

Эритроциты — эллипсоидные клетки длиной 10—13 мкм и шириной 6—8 мкм, с овальными ядрами. Количество их в 1 мм³ крови составляет у взрослых кур в среднем 3,5 млн., у индеек 2,8—3,7, у гусей 2,3—3,5, у уток 3—3,5 млн.

Цитоплазма зрелых эритроцитов резко оксифильна, а ядро гиперхромно. Органеллы обычно отсутствуют. Продолжительность жизни эритроцита в периферической крови 20—30 дней. Наряду со зрелыми эритроцитами в крови птиц в раннем онтогенезе (у кур до 3 мес) присутствует до 14 % молодых форм — ретикулоцитов, с сетчатой цитоплазмой и небольшим количеством органелл.

Эритроциты содержат около 60 % воды и 40 % сухого вещества. 30 % сухого вещества составляет гемоглобин — хромопротеид, состоящий из белка глобина (96 %) и железосодержащего пигмента — гема (4 %). У самцов содержание гемоглобина выше, чем у самок. Эритроциты осуществляют дыхательную функцию, фагоцитоз, хотя и незавершенный: могут адсорбировать бактерии, транспортировать их к клеткам ретикулоэн-

дотелиальной системы, но не в состоянии переваривать. С эритроцитами у птиц связывают определение группы крови. У птиц нет регулярных естественных антител в сыворотке крови и группу крови определяют только на основании антигенного состава эритроцитов. В настоящее время у кур известно более 14 групп крови.

В эмбриональный период эритроциты дифференцируются раньше всего в мезенхиме желточного мешка. Затем эта функция переходит к печени, селезенке, ультимабронхиальным (зажаберным) тельцам и наконец к костному мозгу. У взрослой птицы эритроциты образуются в красном костном мозге, но при резкой кровопотере в эритропоэз могут включиться и перечисленные выше органы.

Лейкоциты — округлые клетки, способные к самостоятельному движению на основе хемотаксиса со ско-

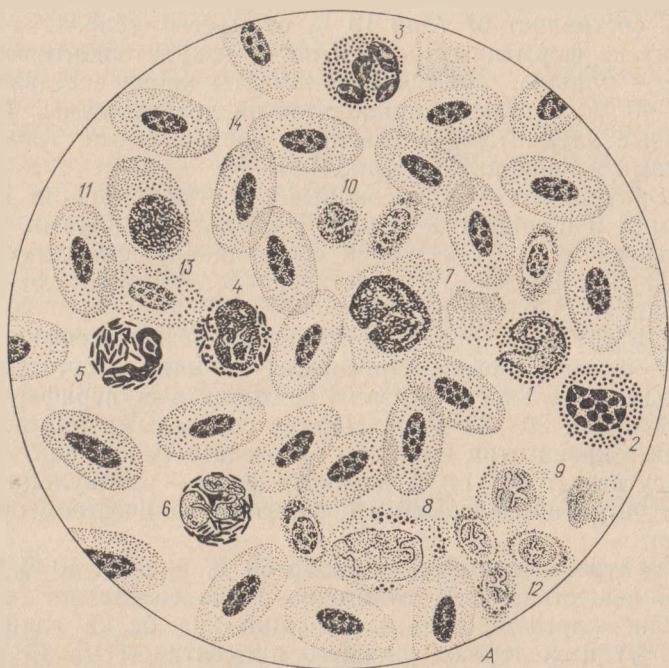


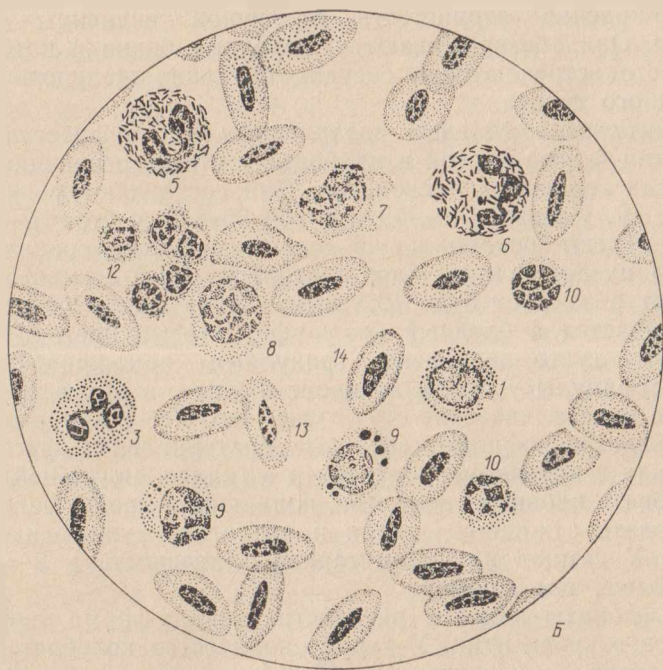
Рис. 55. Кровь (А — курицы, Б — гуся):

1 — базофильный гранулоцит; 2 — эозинофильный миелоцит; 3 — сегментоядерный псевдоэозинофильный гранулоцит; 4 — сегментоядерный псевдоэозинофильный гранулоцит; 5 — палочкоядерный псевдоэозинофильный гранулоцит; 6 — сегментоядерный псевдоэозинофильный гранулоцит; 7 — сегментоядерный псевдоэозинофильный гранулоцит; 8 — сегментоядерный псевдоэозинофильный гранулоцит; 9 — средний лимфоцит; 10 — малый лимфоцит; 11 — клетка Тюрка; 12 — клетка Тюрка; 13 — клетка Тюрка; 14 — клетка Тюрка.

ростью 2 мм/ч. Они выполняют защитную функцию. В 1 мм³ крови их насчитывается у кур 20—45 тыс., у индеек в среднем 34, у гусей 20—38, у уток 18—30 тыс. Срок жизни в крови от нескольких часов до нескольких дней.

Различают зернистые и незернистые формы лейкоцитов. К зернистым относят базофильные, эозинофильные и псевдоэозинофильные гранулоциты. Они образуются в красном костном мозге. Незернистые — лимфоциты и моноциты. Место их дифференцировки — лимфоидная ткань.

Базофильные гранулоциты составляют небольшой процент лейкоцитов: у кур 1,7—4,6, у индеек 2,8—4,8, у гусей 1,2—2,3, у уток 1,5—3. Это круглые клетки диаметром от 7 до 13 мкм. Ядро двухлопастное или овальное, лежит эксцентрично, просматривается плохо, так



1 — ядерный эозинофильный гранулоцит; 4 — псевдоэозинофильный миелоцит; 5 — ядерный псевдоэозинофильный гранулоцит; 7 — моноцит; 8 — большой лимфоцит; 12 — тромбоцит; 13 — полихроматофильный эритроцит; 14 — зрелый эри-

как его бледный розовато-фиолетовый цвет затушевывается гранулами различной величины, заполняющими цитоплазму. И цитоплазма и гранулы окрашиваются в фиолетово-синий цвет (по Романовскому), поэтому клетка выглядит однотонной.

Эти клетки выделяют вещества, угнетающие рост вирусов, содержат гепарин, активизируют обмен веществ в соединительной ткани, участвуют в реакциях иммунитета.

Эозинофильные гранулоциты встречаются в крови примерно с такой же частотой, как и базофильные: у кур 1,2—6 %, у индеек 1,2—3, у гусей 3—4,5, у уток 4,5—7 %. Это округлые клетки с диаметром от 8 до 10 мкм. В зрелых клетках ядро лежит эксцентрично, состоит чаще всего из двух сегментов, соединенных тонкой перемычкой, окрашивается в красно-фиолетовый цвет. На серо-голубом фоне цитоплазмы выделяется розово-красная зернистость различной величины и формы. Они обезвреживают чужеродные белки и потому часто встречаются в сосудах и тканях желудочно-кишечного тракта.

Псевдоэозинофильные гранулоциты — специфическая для птиц форма клеток и наиболее часто встречающаяся среди зернистых лейкоцитов. Они составляют у кур 28—40 %, у индеек 40—45, у гусей 35—43, у уток 37—40 %. Имеют неправильную округлую форму, средний размер их 8×13 мкм. Ядро состоит из 3—5 сегментов и имеет размер от 5 до 10,5 мкм; лежит эксцентрично, окрашивается в бледный красно-фиолетовый цвет. Цитоплазма густо заполнена гранулами ярко-красного цвета. Гранулы у гусиных короче и шире, в них встречаются кристаллические структуры, чего нет у куриных.

Псевдоэозинофилы — активные бактериальные фагоциты как в кровяном русле, так и в тканях, могут нейтрализовать ядовитые вещества, попавшие в кровь, фагоцитировать отжившие ткани и разлагать чужеродные белки. У самцов их фагоцитарная активность в 2—4 раза выше, чем у самок.

Лимфоциты — самая распространенная форма лейкоцитов в крови птиц. У кур их количество колеблется от 56 до 66 %, у индеек 45—47, у гусей 45—50, у уток 45—47 %. Известно три формы лимфоцитов: большие, средние и малые. Все они могут встречаться в периферической крови, но с разной частотой.

Большой лимфоцит — юная форма, редко встречается в кровеносном русле. Это округлая клетка диаметром 11—12,3 мкм, с крупным бледно окрашенным округлым или овальным, центрально расположенным ядром, узким слоем базофильной цитоплазмы, в которой просматриваются хорошо развитые органеллы общего значения.

Средний лимфоцит — молодая дифференцированная клетка. Она меньше юной формы — 6—9 мкм в диаметре, с более плотным ядром (4—8 мкм) и более узким ободком цитоплазмы. Электронная микроскопия показала наличие непостоянных псевдоподий и малое количество органелл.

Малый лимфоцит — зрелая клетка диаметром 5—8 мкм, с еще более плотным хроматином в ядре, чем у среднего лимфоцита. Цитоплазма лишь в виде очень тонкого ободка покрывает ядро, часто на мазках может быть не видна вовсе. Органеллы присутствуют, но в еще меньшем количестве, чем в среднем лимфоците.

Лимфоциты в кровеносном русле находятся очень короткое время — 2—6 ч. Активно выходя в окружающие ткани, они осуществляют там свои функции, проникая не только в соединительную ткань, но и между клетками эпителия. Они участвуют в реакциях специфического иммунитета, являются предшественниками антителообразующих клеток, носителями иммунологической памяти, участвуют в местных аллергических реакциях и реакциях отторжения. Принимают участие в белковом обмене. Существует мнение, что лимфоциты поддерживают нормальное функционирование тканей, определяют направленность и уровень их дифференцировки.

Такое многообразие выполняемых функций объясняется тем, что зрелые лимфоциты являются неоднородной, хотя морфологически и неразделимой группой. Различия между ними определяются иммунологическими и радиоизотопными методами. На этом основании их делят на тимусзависимые Т-лимфоциты и бурсазависимые В-лимфоциты. Образуются лимфоциты в костном мозге, селезенке, лимфоидных образованиях желудочно-кишечного тракта (особенно в пищеводной миндалине и миндалине слепой кишки), тимусе, фабрициевой сумке. Общее количество лимфоидной ткани достигает 1% от массы тела.

Моноциты — самые крупные клетки крови. Они составляют у курицы 2—7 %, у индейки 1—2, у гуся 5—8 % от лейкоцитов. Это круглые клетки диаметром 10—17 мкм, с крупными ядрами овальной, почковидной или подковообразной формы. Ядро окрашивается (по Романовскому) в красно-фиолетовый цвет, цитоплазма синева-серая. В цитоплазме часто видны 3—5 крупных круглых азурофильных гранул.

Моноциты образуются в селезенке и костном мозге. В крови бывают короткое время. Функцию свою осуществляют в тканях, где их накапливается в 25 раз больше, чем в крови. Выходя в ткани, превращаются в истинные макрофаги, способные к амёбодному движению. Они фагоцитируют и переваривают бактерии, чужеродные белки, отжившие клетки и их обломки. В отличие от других клеток зрелые моноциты способны делиться, особенно находясь в очаге воспаления.

Тромбоциты — особые клетки крови птиц, по функции аналогичные кровяным пластинкам млекопитающих, участвуют в свертывании крови; по происхождению и структуре резко отличаются от них. Тромбоциты образуются из тромбобластов в красном костном мозге. Количество их в крови сильно колеблется: у курицы от 30 до 100 тыс., у индейки от 25 до 100, у гуся от 50 до 200, у утки от 65 до 130 тыс. в 1 мм³.

Тромбоциты — мелкие овальные клетки диаметром 5—12 мкм с цитоплазмой, имеющей на мазках серовато-голубой цвет и тонкую сетчатую структуру. В цитоплазме хорошо развиты общие органеллы. Ядро округлое или овальное, с крупными глыбками хроматина. В мазках крови тромбоциты чаще лежат не поодиночке, а группами из 3—10 клеток. При кровотоке они в больших количествах скапливаются у края раны, набухают, склеиваются друг с другом и разрушаются. При этом освобождается тромбокиназа, которая вместе с тромбопластином и ионами Ca^{++} образует в плазме крови тромбин, который переводит фибриноген плазмы в фибрин. Тромбоциты вместе с фибрином образуют густую сеть, в которой осаждаются другие клетки крови и белки плазмы. Образуется тромб, закрывающий разрыв стенки сосуда. Кроме участия в свертывании крови, тромбоциты птиц осуществляют фагоцитарную функцию в кровеносном русле. Они обезвреживают бактерии, вирусы, чужеродные белки.

Плазма крови — жидкое межклеточное вещество. Оно представляет собой водную среду, в которой растворены и взвешены белки, жиры, углеводы, минеральные соединения и сложные комплексы этих веществ. Вода в плазме составляет 90—92 %, на долю сухих веществ приходится 8—10 %. Основную массу сухого вещества (5—7 %) составляют белки, минеральных веществ содержится 1 %, а углеводов и жиров по 0,1—0,2 %. В состав белков входят фибриноген, альбумин и глобулины.

Плазма крови без фибриногена называется *сывороткой*. Белки крови образуют сложные соединения с углеводами, липидами, электролитами и другими веществами, становясь при этом биологически активными (иммуноглобулины, трансферрины, лизоцимы и др.). Больше половины углеводов крови приходится на глюкозу: 150—280 мг%, что в 1,5—3 раза превышает ее уровень у млекопитающих. Выше у птиц и концентрация в крови таких электролитов, как Са, Na, K, P, Cl. Реакция крови несколько сдвинута в щелочную сторону (рН 7,4—7,6).

Лимфа — жидкая бесцветная, слегка мутноватая ткань, заполняющая лимфатические сосуды, пространства, полости, щели. Химический состав лимфы сходен с химическим составом плазмы крови.

Основной формой клеток лимфы являются лимфоциты (до 99 % клеточного состава). Эозинофилы составляют 2—3 % всех клеток лимфы, базофилы и моноциты встречаются лишь у молодых (до 3—4-месячного возраста) и перелетных (двухлетних) птиц. Встречаются в лимфе и эритроциты (до 24 тыс. в 1 мм³) и даже в большем количестве, чем у млекопитающих. В онтогенезе количество клеток, особенно лимфоцитов, в лимфе увеличивается.

ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ

Кровотворение начинается на ранних этапах эмбрионального развития. Первым органом кроветворения является *желточный мешок*. В его стенке из элементов мезенхимы одновременно с формированием сосудов образуются клетки крови.

В предплодный период (до 9—10-го дня инкубации) активную кроветворную функцию выполняют печень,

селезенка, тимус. В печени и селезенке образуются эритроциты и гранулоциты, в тимусе — лимфоциты. Во второй половине эмбрионального развития функция кроветворения постепенно переходит к костному мозгу. В нем у птиц в отличие от млекопитающих образуются все виды клеток крови. Наряду с костным мозгом в постнатальном онтогенезе кроветворную функцию выполняют селезенка, тимус, фабрициева сумка, лимфатические узлы. При кровопотере очаги кроветворения могут возникнуть практически в любом органе.

Костный мозг находится в полостях трубчатых костей и между перекладинами губчатого вещества почти всех костей скелета. В период интенсивного роста общее количество его (у 60-дневных цыплят) достигает 5,4 % от массы тела и до 40 % от массы скелета. В это время основное количество красного костного мозга сосредоточено в костях конечностей (свыше 70 % его массы), особенно в костях ног (до 55 %). В онтогенезе происходит постепенное перераспределение массы красного костного мозга между отдельными участками скелета. В трубчатых костях конечностей красный костный мозг рано замещается на желтый жировой мозг. Замещение начинается с центральных участков диафизов, в которых группы жировых клеток у утят появляются еще в эмбриональный период, у цыплят — в период вылупления.

В то же время начинается интенсивное нарастание массы красного костного мозга в позвонках и плоских костях осевого скелета. За первые 2 мес жизни масса его в осевом скелете увеличивается более чем в 2 раза. К году в нем сосредоточивается до 52 % массы красного костного мозга. Общее же количество мозга у взрослых птиц не превышает 2—2,5 % от массы тела и 22,5—23 % от массы скелета. У самок в период яйцекладки количество костного мозга уменьшается вдвое, по-видимому, вытесняясь медуллярной костью.

Гистологическое строение. Полости губчатого вещества кости обильно васкуляризированы, заполнены сетью ретикулярной ткани и содержат венозные синусы. Венозные синусы, так же как и окружающая ретикулярная ткань, заполнены форменными элементами крови на разных стадиях дифференцировки, жировыми, ретикулярными и стволовыми клетками.

Количество жировых клеток с возрастом увеличи-

пается, в связи с чем содержание липидов в костном мозге возрастает вдвое.

Ретикулярные клетки, соединенные друг с другом своими отростками, образуют микроокружение для клеток крови. Стволовые клетки — *гемоцитобласты* — родоначальные клетки крови, которые могут дифференцироваться в зависимости от нужд организма и влияния микросреды в клетки — предшественники лимфоцитов, гранулоцитов и моноцитов, эритроцитов, тромбоцитов.

Эритроциты и тромбоциты дифференцируются из гемоцитобластов, расположенных около стенок венозных синусов и находящихся в тесной связи с его эндотелием. Клетки эритроцитарного ряда составляют 28 % общего количества клеток костного мозга.

Гранулоциты образуются в ячеях ретикулярной ткани. Общее количество гранулоцитов костного мозга на разных стадиях развития составляет 48—50 % всех его клеток.

Моноцит и его молодая форма — промоноцит в костном мозге — встречаются редко, так как общее количество этих клеток не превышает 1 %.

Лимфоциты в костном мозге дифференцируются в лимфоидной ткани, диффузно располагающейся по ходу артерий и артериол в костномозговых полостях. Лимфоциты составляют только 7 % клеток.

В костном мозге встречаются и *плазматические клетки* на разных стадиях развития. Они составляют примерно 4 % всех клеток костного мозга.

Селезенка — lien — паренхиматозный орган округлой формы, массой 3—5 г. У гусиных красно-фиолетового, у куриных красновато-коричневого цвета. Примерно в 40 % случаев у птиц наряду с основной селезенкой обнаруживаются добавочные массой от 4 до 50 мг, расположенные либо в непосредственной близости к ней, либо удаленные и лежащие вдоль брюшной аорты.

Гистологическое строение. Селезенка одета соединительнотканной капсулой с примесью эластических волокон и гладкомышечных клеток. Сверху она покрыта серозной оболочкой — мезотелием брюшины. Соединительнотканная строма развита очень слабо. Трабекул нет, лишь по ходу крупных сосудов имеется небольшое количество волокнистой ткани. В ворота селезенки входит и в ней разветвляется селезеночная артерия (ветвь чревной артерии), которая морфо-

логически и функционально тесно связана с пульпой селезенки. Основу паренхимы селезенки образует ретикулярная ткань, в ячейках которой залегают клетки крови.

В зависимости от преобладания тех или иных клеток различают белую и красную пульпу. *Белая пульпа* — скопления лимфоцитов на разных стадиях развития. Развивается она в тесной связи со стенкой артерий и артериол; у молодых птиц имеет вид лимфатических фолликулов, характерных для селезенки млекопитающих. Со времени полового созревания лимфатические фолликулы постепенно исчезают и у взрослых птиц встречаются редко. Лимфоидная ткань у них диффузно окутывает сосуды, поэтому нет четкой границы между красной и белой пульпой. В *красной пульпе* из форменных элементов крови преобладают эритроциты, но встречаются также гранулоциты, особенно эозинофильные, плазматические клетки, макрофаги, лимфоциты и другие клетки периферической крови.

В эмбриональный период в селезенке происходит активный гранулопоэз и менее активный эритропоэз. К концу второй недели после вылупления гранулопоэз затихает. В постэмбриональный период селезенка является органом лимфоцитопоэза. В ней образуются как В-, так и Т-лимфоциты. Кроме того, она выполняет фильтрационную функцию: в ней разрушаются отжившие эритроциты, и продукты их распада поступают по селезеночной вене в воротную систему печени.

Тимус, или **зобная железа**, — *thymus* — парный многодольчатый орган. Лежит с двух сторон шеи под кожей, рядом с яремной веной и пищеводной артерией. На каждой стороне у куриных имеется 7—8 овальных асимметричных долей серовато-розового цвета. Начинается на уровне третьего шейного позвонка. Правая железа обычно больше левой. Последняя самая крупная доля заходит дальше щитовидной железы, достигая бифуркации плечеголового ствола. У гусиных тимус короче, компактной массой лежит в каудальной трети шеи и достигает уровня плечевого сустава.

Есть данные о том, что цыплята с хорошо развитым тимусом лучше растут и более жизнеспособны. Тимус вместе с фабрициевой сумкой являются центральными лимфоидными органами птиц.

Тимус рано дифференцируется и начинает функционировать с 12—14-го дня инкубации. Активно растет в

течение первых 3 мес, более замедленный рост продолжается до полового созревания. Масса его при этом может достигать у кур 7 г, у индеек — 12, у гусей — 16, у уток — 10 г. У самцов тимус крупнее, чем у самок. В период половой активности наступает быстрая инволюция железы и масса ее уменьшается в 10—15 раз. С прекращением яйцекладки и наступлением полового покоя масса тимуса вновь увеличивается, хотя и не достигает максимальных величин. Постепенно тимус все больше редуцируется, хотя и не исчезает совсем, так как даже у 6—8-летних уток и гусей масса его может достигать 1 г.

Гистологическое строение. Тимус — паренхиматозный лимфоэпителиальный орган. Каждая доля его одета капсулой, которая связана соединительной тканью с подкожной фасцией и окружающими жировыми прослойками. *Капсула* состоит из волокнистой соединительной ткани с небольшим количеством эластических волокон. Внутри доли от капсулы отходят соединительнотканые тяжи — *трабекулы*, делящие ее на дольки, не полностью отделенные друг от друга, так как трабекулы не доходят до центральных участков доли. В трабекулах проходят сосуды и нервы.

В каждой дольке различают корковое и мозговое вещество. Граница между ними нечеткая. Основу каждой дольки образует ретикулярная ткань.

Корковая зона густо заполнена лимфоцитами. Большие и средние лимфоциты локализованы в основном под капсулой, малые занимают основную площадь корковой зоны и лежат так плотно, что полностью загораживают ретикулярную основу. Здесь же имеются стволовые, эпителиальные клетки и макрофаги.

Мозговая зона светлее окрашена, ретикулярная основа ее более заметна, так как лимфоциты лежат не так густо. Здесь же встречаются тимусные тельца (Гассалья). Это узелки эозинофильных эпителиоидных и ретикулярных клеток, часть которых подвергается дегенерации. У водоплавающих структура их, как у млекопитающих. У куриных встречаются редко и нерезко выделяются из общей массы клеток.

В тимусе образуются так называемые Т-лимфоциты — популяция клеток, ответственных за клеточный иммунитет. Они участвуют в реакциях сенсибилизации, стимулируют образование иммунокомпетентных

клеток — В-лимфоцитов и плазмоцитов, обладают иммунологической памятью.

В период инволюции тимуса более активной редукции подвергается корковая зона. В ней, как и в мозговой зоне, появляется большое количество вакуолизированных гибнущих клеток, ретикулярный остов оголяется. Существует мнение, что редукция тимуса приводит к высвобождению из гибнущих лимфоцитов нуклеопротендов и глобулинов, которые используются в период активации половой функции и при стрессовой ситуации.

Клоакальная (фабрициева) сумка — *bursa cloacalis* — полостной орган, представляет собой округлый или овальный дивертикул дорсальной стенки проктодеума. Небольшим отверстием на расстоянии 4—6 мм от заднего прохода она сообщается с полостью клоаки. В то же время она, как и тимус, является лимфоэпителиальным органом. Имеется только у птиц. Для фабрициевой сумки характерно интенсивное развитие в период раннего онтогенеза и полная инволюция у взрослых птиц. Различают несколько стадий в развитии сумки: стадия роста (до 2-недельного возраста), зрелости (до 5—8 недель), ранней инволюции (до 9—15 недель), поздней инволюции (до 25—30 недель), остаточная стадия (после 30 недель) до полного исчезновения. У суточного цыпленка размеры клоакальной сумки не превышают горошины. В 3—4 мес по размерам она равна крупной вишне, а по массе достигает 3—4 г, после чего начинается постепенное уменьшение, а к 12 мес у кур, к 15 мес у гусей клоакальная сумка не обнаруживается.

Гистологическое строение. Стенка клоакальной сумки состоит из слизистой, мышечной и серозной оболочек. *Серозная оболочка* имеет обычное строение. *Мышечная оболочка* является продолжением мышечной оболочки клоаки и состоит из двух слоев мышечных пучков, направленных под углом друг к другу. *Слизистая оболочка* у кур образует 12—14 складок, заметных невооруженным глазом в период «расцвета» фабрициевой сумки. У уток имеются две крупные складки, почти заполняющие ее полость. Слизистая оболочка состоит из покровного эпителия и собственной пластинки, в массе которой залегают лимфоэпителиальные фолликулы. Покровный эпителий многорядный, цилиндрический, с неровным рельефом. Над фолликула-

ми эпителий ниже, чем в участках складок, свободных от фолликулов. Собственная пластинка слизистой оболочки образована сстью тонких коллагеновых и ретикулярных волокон, окружающих фолликулы. В петлях ретикулярной ткани находятся фибробласты, плазматические клетки, эозинофильные и псевдоэозинофильные гранулоциты, лимфоциты, макрофаги, тучные клетки.

В каждой складке слизистой оболочки залегает два ряда лимфоэпителиальных фолликулов. У месячных цыплят они лежат плотно, их общее число достигает 8—12 тыс. Каждый фолликул состоит из периферической корковой и центральной мозговой зон. Корковая зона представляет собой ретикулярную ткань, заполненную малыми и средними лимфоцитами, которые здесь образуются.

Мозговая зона светлее, образована эпителиальной тканью, которая приобрела вид сети. Здесь находятся большие и средние лимфоциты. Зоны разграничены капиллярной сетью и базальной мембраной, на которой виден слой клеток, являющихся продолжением покровного эпителия.

Клоакальная сумка вместе с тимусом, с которым они обмениваются клетками, является ключевым органом иммуногенеза. Полное развитие фабрициевой сумки совпадает с периодом становления иммунологической зрелости организма, инволюции — с периодом полового созревания, когда значительно повышается выработка половых гормонов.

СЕРДЦЕ

Сердце — сог (рис. 56) — мышечный орган конической формы, осуществляет циркуляцию крови по замкнутой системе кровеносных сосудов. Сердце у птиц относительно крупнее, чем у млекопитающих. Масса его у взрослых кур 7—10 г, у гусей 20—30, у уток 10—15 г. У самцов оно тяжелее и крупнее, чем у самок.

Продольная ось сердца лежит по средней сагиттальной линии в ventральной части передней трети полости тела, основание направлено краниодорсально, верхушка — каудовентрально. Основание сердца лежит на уровне 1—2-го ребра, верхушка достигает 5-го ребра у куриных и 6-го у гусиных и располагается между

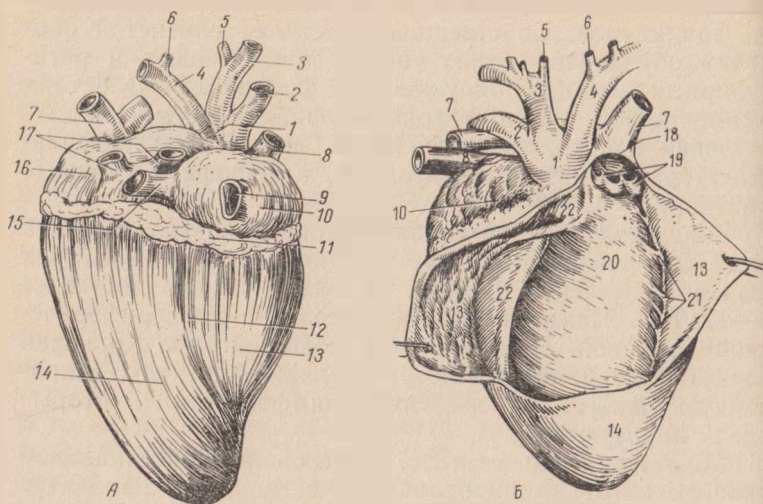


Рис. 56. Сердце (А — курицы, Б — гуся):

1 — аорта; 2 — дуга аорты; 3 — правая плечеголовная артерия; 4 — левая плечеголовная артерия; 5 — правый сонноспинной ствол; 6 — левый сонноспинной ствол; 7 — легочные артерии; 8 — правая краниальная полая вена; 9 — каудальная полая вена; 10 — правое предсердие; 11 — венозная борозда; 12 — продольная борозда; 13 — правый желудочек; 14 — левый желудочек; 15 — левая передняя полая вена; 16 — левое предсердие; 17 — легочные вены; 18 — отверстие легочного ствола; 19 — полулунный клапан; 20 — межжелудочковая перегородка; 21 — мышечные перекладки; 22 — правый атрио-вентрикулярный клапан.

долями печени. У птиц с хорошо развитым железистым желудком верхушка его немного отклонена вправо. Дорсальная поверхность сердца более уплощенная, вентральная округлая, левая выпуклая, правая слегка вогнутая. Над сердцем проходит пищевод, трахея, находятся нижняя гортань и легкие, сзади и по бокам — печень и желудок, вентральная поверхность сердца обращена к пупине.

От окружающих органов сердце отгорожено легочной и брюшной диафрагмами и окружено межключичным, шейным и передними грудными воздухоносными мешками. Мешки вокруг сердца образуют подушку, охлаждающую сердце благодаря циркуляции воздуха в них и предохраняющую его от резких толчков.

Сердце одето сердечной сумкой, которая состоит из париетального листка перикарда, фиброзного листка внутрисердечной фасции и перикардальной плевро.

дечная сумка связками соединена с брюшной диафрагмой, воздухоносными мешками и грудиной, не давая сердцу смещаться при резких поворотах тела. Между сердцем и сердечной сумкой находится щелевидная перикардальная полость, содержащая несколько капель серозной жидкости, которая снижает трение сердца при работе.

Сердце — полостной орган, стенка которого состоит из трех слоев: наружного — эпикарда, среднего — миокарда, внутреннего — эндокарда.

Эпикард представляет собой висцеральный листок серозной оболочки (перикарда), одевающий сердце. Он образован мезотелием и подстилающей его тонкой пластинкой соединительной ткани.

Миокард образован сердечной поперечнополосатой мышечной тканью, имеющей такое же строение, как у млекопитающих.

Эндокард, выстилающий сердечные полости, — продолжение внутренней оболочки сосудов. Состоит из эндотелия и подстилающей его пластинки рыхлой соединительной ткани.

Сердце птиц четырехкамерное. На правую и левую половины оно делится межпредсердно-желудочковой перегородкой. Правая половина содержит венозную кровь, левая — артериальную. Каждая половина состоит из предсердия и желудочка, сообщающихся между собой. Граница между предсердиями и желудочками проходит по поперечной, или венечной, борозде.

Предсердия образуют расширенное основание сердца. Оба предсердия имеют выпячивания — *ушки*. Стенка предсердий довольно тонкая. Эндокард и эпикард содержат большое количество эластических волокон. Миокард имеет разную толщину. Там, где толщина его больше, мышечные пучки образуют гребешковые мышцы. Особенно заметны они в области ушек. В межпучковых прослойках соединительной ткани много эластических волокон.

Правое предсердие более объемистое, чем левое. В участок правого предсердия, называемый *венозным синусом*, близко друг от друга впадают правая и левая крапильные и каудальная полые вены. *Гребешковые мышцы* формируют у основания вен складки, препятствующие обратному току крови. Несколько ближе к венечной борозде в правое предсердие впадают вены,

собирающие кровь с сердца, — большая и средняя сердечные вены. Отверстие между правым желудочком и предсердием имеет полулунную форму и закрывается правым *атриовентрикулярным клапаном*. Он представляет собой мышечную пластинку, отходящую от наружной стенки основания желудочка и по форме соответствующую отверстию. Навстречу клапану от межпредсердной перегородки отходит небольшая складка.

Левое предсердие меньше, но миокард его толще, гребешковые мышцы расположены гуще. В него впадают одним отверстием две легочные вены. У места их впадения мышцы утолщаются, формируя валик, препятствующий обратному току крови. Левое предсердие с желудочком сообщается округлым отверстием. Оно закрывается двух- трехстворчатым фиброзным *атриовентрикулярным клапаном*.

На уровне венечной борозды между предсердиями и желудочками в стенке сердца залегают *фиброзные кольца*, особенно выраженные у водоплавающих, в результате чего мускулатура предсердий не переходит в мышцы желудочков.

Желудочки составляют основную массу сердца. Они разделены *межжелудочковой перегородкой*, которая сильно выпячивается в полость правого желудочка. Снаружи по межжелудочковой перегородке идет слабо-заметная *продольная борозда*, в которой лежат сосуды сердца. Левый желудочек имеет форму конуса благодаря тому, что межжелудочковая перегородка выпирает в правый желудочек, полость его на поперечном сечении округлая, а вершина образует верхушку сердца.

Правый желудочек в виде дуги охватывает левый желудочек, его полость в поперечном сечении имеет полулунную форму. Она на $\frac{1}{3}$ длины сердца не доходит до верхушки. В эндокарде и эпикарде эластических волокон в отличие от предсердий мало, коллагеновых много. У взрослой птицы, особенно семейства куриных, в эпикарде в области венечной борозды скапливается жир.

Миокард образован мощными мышцами, особенно в левом желудочке. Наиболее мощные тяжи их образуют *мышечные перекладки*. *Атипичные мышечные* волокна встречаются в основном по периферии миокарда. Миокард обильно васкуляризируется ветвями четырех

коронарных артерий. Стенка правого желудочка более гладкая, перекладки выражены слабо. Атриовентрикулярный клапан связан со стенкой желудочка с помощью мембран в виде паруса. От правого желудочка отходит легочный ствол, в основание которого заложены три *полулунных (кармашковых) клапана*. В стенке легочного ствола хорошо развита фиброзная ткань, которая с возрастом превращается в хрящ.

Стенка левого желудочка в 3—4 раза толще, чем правого. Мышечные перекладки хорошо выражены на его наружной стенке. К створкам левого атриовентрикулярного клапана от стенок желудочка тянутся *сосочковые мышцы*. Створки клапана прикрепляются к ним *сухожильными сердечными струнами*. Из левого желудочка выходит аорта, в основании которой имеется трехстворчатый кармашковый клапан, а в стенке — фиброзное кольцо.

Кровоснабжение сердца. От аорты отходят *правая и левая коронарные (венечные) артерии* — *a. coronaria dextra et sinistra*. Они лежат в борозде, разветвляясь, питают все ткани сердца. Поверхностные ветви артерий развиты довольно слабо, глубокие — мощно. Система правой коронарной артерии обычно развита лучше, чем левой. Венозная кровь с сердца собирается в большую и среднюю сердечные вены — *v. cordis magna, v. cordis media*, которые впадают в венозный синус правого предсердия.

Иннервация сердца. Сердце иннервируется симпатическими и парасимпатическими нервами. Симпатическая иннервация осуществляется парным сердечным нервом, отходящим от первого грудного ганглия пограничного симпатического ствола. Правый сердечный нерв обычно сильнее развит, чем левый. Парасимпатическая иннервация осуществляется блуждающим нервом.

Кроме того, сердце имеет собственную систему регуляции сокращений — так называемую проводящую систему сердца. Она состоит из двух узлов: *синусного и атриовентрикулярного*. Первый из них является ведущим. От второго отходит пучок (Гисса) нервных волокон (Пуркине), разветвляющихся в межжелудочковой перегородке и других участках стенки сердца и вступающих в связь с атипичными мышечны-

ми волокнами. Проводящая система сердца у птиц развита сильнее, чем у млекопитающих. Она руководит автоматизмом и ритмичностью сердечных сокращений.

КРОВЕНОСНЫЕ СОСУДЫ

Кровеносные сосуды принято делить на артерии и вены по отношению к сердцу. Все сосуды, несущие кровь от сердца независимо от ее состава, называются *артериями* — *arteriae*, а сосуды, несущие кровь к сердцу, — *венами* — *venae*. При разветвлении уменьшается диаметр и видоизменяется структура стенки сосудов. По диаметру принято различать крупные, средние и мелкие артерии и вены. Мелкие сосуды ветвятся на *артериолы* и *венулы*, а те на *капилляры*. Толщина стенки артерии и количество в ней эластических волокон всегда больше, чем в вене соответствующего калибра. Просвет же, наоборот, шире у вен. Так, у взрослых птиц отношение толщины стенки артерии среднего калибра к диаметру ее просвета равно 1:4, в венах среднего калибра — 1:20.

Стенки артерий и вен состоят из трех оболочек: внутренней, средней и наружной.

Внутренняя оболочка — *t. intima* — состоит из эндотелия, выстилающего просвет сосуда, и тонкого слоя подэндотелиальной рыхлой соединительной ткани.

Средняя оболочка — *t. media* — самая толстая. Она составляет от $\frac{2}{3}$ до $\frac{4}{5}$ толщины стенки сосуда и образована эластической или мышечной тканью. В венах всегда меньше эластических волокон, чем в артериях, встречаются вены безмышечного типа, в тонкой средней оболочке которых преобладает фиброзная соединительная ткань.

Наружная оболочка — *t. adventitia* — образована рыхлой соединительной тканью. По мере уменьшения диаметра сосуда толщина оболочек уменьшается. В капиллярах остается только один слой эндотелия. Васкуляризация сосудов осуществляется артериями и венами, залегающими в наружной оболочке и называемыми *сосудами сосудов*. Иннервируются сосуды симпатическими и парасимпатическими нервами, волокна которых обнаруживаются во всех трех оболочках.

КРУГИ КРОВООБРАЩЕНИЯ

Кровь в замкнутой сердечно-сосудистой системе движется по двум кругам кровообращения: малому и большому. Малый круг кровообращения начинается крупным легочным стволом, отходящим от правого же-

лудочка и несущим венозную кровь. Подходя к легким, он раздваивается и разветвляется в легких до капилляров. В кровеносных капиллярах, тесно примыкающих к воздушным капиллярам легких, происходит газообмен, и кровь, насыщенная кислородом, поступает в венозную систему малого круга кровообращения, собирается в легочные вены, которые открываются в левое предсердие одним отверстием.

Из левого предсердия кровь поступает в левый желудочек, а оттуда в аорту — основную артерию большого круга кровообращения. Артерии, отходящие от аорты, разносят кровь по всему организму. Из капилляров, в которых происходит обмен веществ с окружающими тканями, кровь поступает в вены, оттуда в вены, и наконец венозная кровь подходит к правому предсердию по трем полым венам. Из правого предсердия кровь поступает в правый желудочек, а оттуда в легочную артерию, переходя таким образом из большого в малый круг кровообращения.

Кровь в артериях движется под влиянием систолического давления сердца и давления со стороны стенок артерий. В крупных артериях давление крови высокое: в сонной артерии индейки оно достигает 300 мм рт. ст., в большеберцовой артерии — 285 мм рт. ст. По мере ветвления артерий давление падает, в капиллярах оно невелико. Еще ниже давление в венах. Здесь кровь течет пассивно, без участия стенок вен в ее продвижении. Движение крови в венах осуществляется благодаря пульсу артерий, сокращениям окружающих скелетных мышц, напряжению фасций и присасывающему действию сердца в фазе диастолы. Кроме того, для препятствия обратному току крови в венах имеются кармашковые клапаны, представляющие собой двусторонние выступы внутренней оболочки в просвет вены.

Ветвление сосудов в организме подчиняется определенным закономерностям. Крупные сосуды ветвятся обычно мажистально: по ходу сосуда от него отходят боковые ветви. Средние и особенно мелкие ветвятся по дихотомическому и рассыпному типу. При дихотомическом ветвлении сосуд делится на две ветви, которые, в свою очередь, опять могут делиться на две ветви и т. д. При рассыпном ветвлении сосуд распадается сразу на несколько мелких ветвей, что характерно для капиллярных сетей. Для ускоренного продвижения крови по какому-либо участку тела имеются артериовенозные анастомозы, когда артериола непосредственно переходит в венулу, минуя капиллярную сеть.

Малый круг кровообращения

Легочный ствол—*truncus pulmonalis* — отходит от правого желудочка и тут же делится на правую и левую легочные артерии, которые на своем пути обгибают

ушки сердца и идут к легким. **Правая и левая легочные артерии** — *a.a. pulmonales dextra et sinistra* — входят в соответствующее легкое и делятся на три ветви: краниальную, каудомедиальную и каудолатеральную, разветвляются в соответствующих участках легкого. После газообмена кровь собирается в каудальный и краниальный корни легочной вены. Оба корня у выхода из легких объединяются в правую и левую легочные вены — *v. v. pulmonales dextra et sinistra*. Вены у самого сердца объединяются и единым отверстием открываются в левое предсердие.

Большой круг кровообращения

Артерии ствольного отдела тела. Аорта — *aorta* (рис. 57, 58) — основной сосуд системного круга кровообращения. Выходит из левого желудочка и тут же отдает правую и левую коронарные артерии. Сама же поворачивает вправо, образуя *правую дугу аорты* — *arcus aortae*, отдает две *плечеголовые* (безымянные) *артерии* и, обогнув сверху правый бронх, идет назад между пищеводом и правым легким под названием *нисходящая аорта* — *aorta descendens*. Достигнув

позвоночного столба на уровне 4-го грудного позвонка у кур, 5-го у индеек и уток, 6-го у гусей, *нисходящая, или грудобрюшная, аорта* идет под тала-

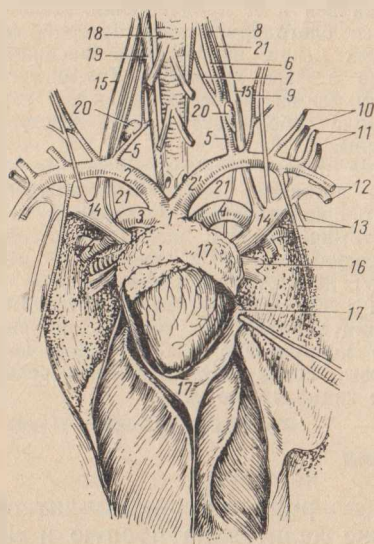


Рис. 57. Артерии и вены грудного отдела гуся:

1 — аорта; 2 — правая плечеголовая артерия; 2' — левая плечеголовая артерия; 3 — дуга аорты; 4 — легочная артерия; 5 — сонно-позвоночный ствол; 6 — общая сонная артерия; 7 — позвоночная артерия; 8 — артерия, сопровождающая вагус; 9 — грудноклюничная артерия; 10 — подмышечная артерия и вена; 11 — наружная дорсальная грудная артерия; 12 — наружная вентральная грудная артерия и вена; 13 — внутренняя грудная артерия и вена; 14 — правая полая вена; 14' — левая полая вена; 15 — яремная вена; 16 — легочная вена; 17 — перикард; 18 — трахея; 19 — пищевод; 20 — щитовидная железа; 21 — блуждающий нерв.

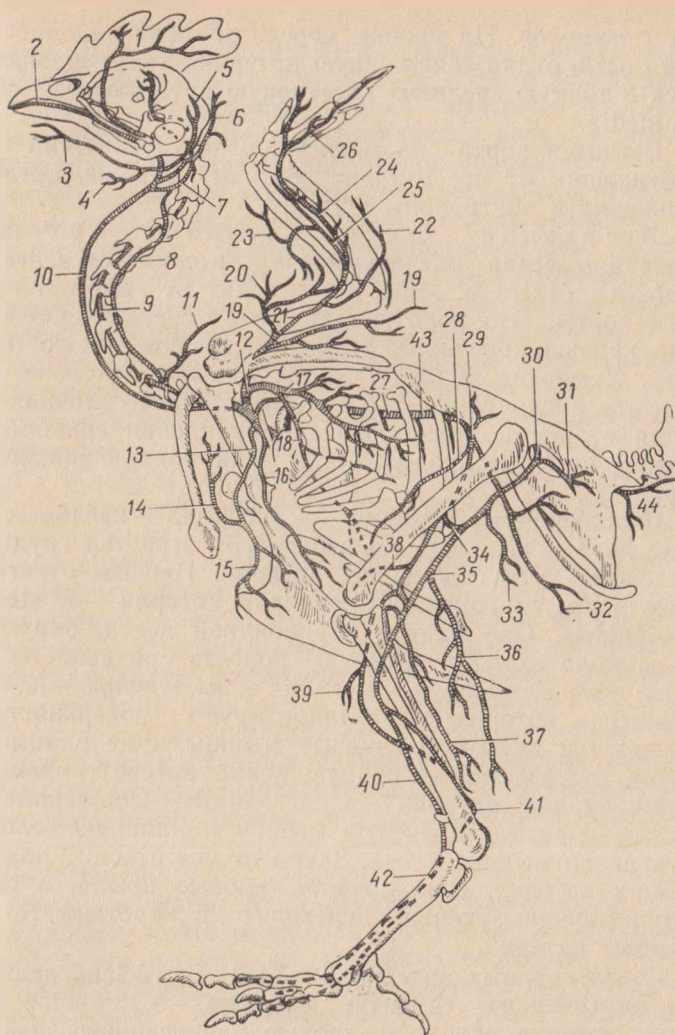


Рис. 58. Артериальная система кровообращения курицы:

1 — лицевая; 2 — нёбная; 3 — подъязычная; 4 — нисходящая пищеводная; 5 — подъязычная кость; 6 — затылочная; 7 — внутренняя сонная; 8 — сопровождающая вагус; 9 — позвоночная; 10 — левая общая сонная; 11 — акромияльная; 12 — подключичная; 13 — грудинноключичная; 14 — ключичная; 15 — грудничная; 16 — глубокая грудная; 17 — поверхностная грудная; 18 — вентральная поверхностная грудная; 19 — глубокая плеча; 20 — окружающая краниальная плеча; 21 — плечевая; 22, 23 — мышечные ветви; 24 — локтевая; 25 — лучевая; 26 — пальцевые ветви локтевой; 27 — межреберные; 28 — окружающая бедра; 29 — бедренная; 30, 35 — седалищная; 31 — мышечные ветви; 32 — тазовая; 33 — глубокая бедра; 34 — нутритивная бедренной кости; 36 — каудальная бедра; 37 — каудальная большеберцовая; 38 — нисходящая коленная артерия; 39 — медиальная большеберцовая; 40 — краниальная большеберцовая; 41 — латеральная большеберцовая; 42 — общая дорсальная плюсневая; 43 — нисходящая аорта; 44 — срамная.

ми позвонков. На уровне середины поясничнокрестцовой кости, отдав седалищную артерию, аорта превращается в тонкую среднюю крестцовую артерию — *a. sacralis media*.

Ветвится аорта по магистральному типу: на всем протяжении от нее отходят сосуды к коже, органам движения и внутренним органам.

Ветвление плечеголовной артерии
Правая и левая плечеголовые артерии — *a. a. brachiocephalica dextra et sinistra* — отходят от самого начала дуги аорты. Это короткие крупные сосуды, снабжающие кровью крылья, летательные мышцы, шею и голову. У многих видов птиц их диаметр больше, чем диаметр нисходящей аорты. Каждая плечеголовая артерия отдает в краниальном направлении соннопозвоночный ствол и продолжается как подключичная артерия.

Подключичная артерия — *a. subclavia* — изгибается в виде дуги и доходит до реберного отростка грудины. На своем пути отдает ряд артерий. Первым ответвлением является **грудинноключичная артерия** — *a. sternoclavicularis*. Она идет к коракоидной кости, окружает ее и около входа в грудную полость разделяется на **грудинную артерию** — *a. sternalis* и **ключичную** — *a. claviculâris*, которые васкуляризируют поверхностную большую и глубокую грудные мышцы. Еще одним сосудом, отходящим от подключичной артерии, является **акромиальная артерия** — *a. acromialis*. Она снабжает кровью коракоидоплечевую мышцу и длинную головку трехглавой мышцы плеча. Затем от нее отходит подмышечная артерия, снабжающая кровью крыло, а сама подключичная артерия переходит в короткий ствол грудных артерий.

Ствол грудных артерий — *truncus thoracicus* делится на **внутреннюю грудную артерию** — *a. thoracica interna*, которая снабжает кровью внутреннюю поверхность грудной клетки, и **наружную грудную артерию** — *a. thoracica externa*, которая васкуляризирует наружную поверхность грудной клетки, летательные мышцы и кожу. Обе эти артерии имеют дорсальные и вентральные ветви, которые могут отходить и самостоятельно от ствола грудных артерий. Между ветвями грудных артерий имеются анастомозы.

Артерии шеи и головы. К голове кровь на-

придается по парному соннопозвоночному стволу — *Truncus caroticovertebralis*. От начального участка ствола, когда он лежит еще в полости тела, отходит хорошо развитая **бронхопищеводная артерия** — *a. bronchooesophageus*, которая направляется назад и питает гортань, пищевод, нижнюю гортань, бронхи, сердечную сумку и железистый желудок. Для легких она является **нутритивной артерией**. На уровне первого грудного позвонка у куриных, последнего шейного позвонка у гусиных соннопозвоночный ствол отдает ряд артерий к коже, органам (пищеводу, тимусу, трахее, нижней гортани, зобу) и мышцам и делится на общую сонную и позвоночную артерии. Все они направлены краниально.

Позвоночная артерия — *a. vertebralis* — входит в позвоночный канал через поперечное отверстие предпоследнего шейного позвонка (13-го у кур, 14-го у уток, 17-го у гусей) и последнего (14-го позвонка у индеек). Выходит из позвоночного канала через поперечное отверстие третьего позвонка у куриных и первого у гусиных и вливается в затылочную артерию под атлантозатылочным суставом. В каждом сегменте она отдает дорсальные и вентральные ветви к мышцам шеи и спинномозговые ветви, которые, объединяясь в позвоночном канале, образуют спинномозговую артерию, участвующую в питании спинного и головного мозга.

В каудальном направлении от позвоночной артерии отходит ветвь к грудным позвонкам, которая доходит до 4—5-го грудного позвонка, отдавая в каждом сегменте дорсальные (к коже и мышцам спины), вентральные (к ребрам и межреберным мышцам) и спинномозговые веточки.

Правая и левая общие сонные артерии — *a. a. carotis communis dextra et sinistra* — у гусиных лежат рядом на вентральной поверхности шейных позвонков, у куриных из-за узости желоба лежат друг на друге, причем правая глубже, левая поверхностней. У всех прикрыты длинной мышцей шеи и на своем пути к голове отдают веточки к органам, лежащим в области шеи. Около головы они расходятся друг от друга и на уровне атланта делятся на наружную и внутреннюю сонные артерии.

Наружная сонная артерия — *a. carotis externa* — направляется к квадратнонижнечелюстному суставу и отдает ряд ветвей. Одной из них является **затылочная артерия** — *a. occipitalis*. Она питает кожу, мышцы и

кости затылочной области головы и верхней области шеи и сливается с позвоночной артерией. Кроме того, от наружной сонной артерии отходят ветви к подъязычной кости, языку, клюву, слюнным железам, мышцам межчелюстного пространства, гортани, трахее, пищеводу. Продолжаясь в краниальном направлении, наружная сонная артерия отдает нижнечелюстную, внутреннюю челюстную (нёбную) и переходит в лицевую артерию.

Нижнечелюстная артерия — *a. mandibularis* — идет под ветвью нижней челюсти и снабжает мышцы межчелюстного пространства, слюнные железы, слизистую оболочку ротовой полости и сережки.

Внутренняя челюстная (нёбная) артерия — *a. palatina* — крупный сосуд, расположенный сначала между жевательными мышцами, а затем под слизистой оболочкой нёба. Направляется к концу клюва, васкуляризируя крышу ротовой, дно носовой полости и носовые раковины.

Лицевая артерия — *a. facialis* идет с медиальной стороны квадратной кости, проходит через большую жевательную мышцу к медиальному углу глаза и лицевой части черепа. Сильно ветвится и на своем пути питает железу угла рта, все три века, лобную, теменную и затылочную кости, кожу головы и ее производные (гребень, кораллы и т. д.).

Внутренняя сонная артерия — *a. carotis interna* — поднимается к основанию черепа, отдает через сонное отверстие ветвь в затылочную кость и в орбиту глаза, погружается в специальный сонный канал клиновидной кости, по которому попадает внутрь черепной коробки. Там разветвляется как на поверхности, так и в глубине вещества мозга, васкуляризируя как сам мозг, так и его оболочки. Часть ветвей направляется к глазу и в носовую полость. Ветви внутренней сонной артерии часто анастомозируют между собой.

Артерии туловища (ветвление грудобрюшной аорты). Грудобрюшная аорта на своем протяжении отдает ряд парных и три непарных артерий. На уровне шестого грудного позвонка около правого переднего края железистого желудка от аорты отходит первая крупная непарная артерия — **чревная артерия** — *a. coeliaca*, которая отдает 1—2 ветви к пищеводу и делится на правое и левое ответвления.

Левое ответвление делится на несколько артерий, которые снабжают кровью селезенку, печень, мышечный и железистый желудок.

Правое ответвление тоже включает несколько артерий, разветвляющихся в печени, желчном пузыре, поджелудочной железе, двенадцатиперстной, тощей, подвздошной и слепых кишках.

Второй непарный сосуд — краниальная брыжеечная артерия — *a. mesenterica cranialis* — отходит от аорты позади чревной артерии. Осуществляет кровоснабжение всей тощей кишки, отдавая к ней у кур 8—18 ветвей, у гусей и уток 21—29 ветвей, части подвздошной и слепых кишок, переднюю половину прямой кишки.

Третий непарный сосуд — каудальная брыжеечная артерия — *a. mesenterica caudalis* — сравнительно слабая. Отходит от аорты в области таза между каудальными долями почек. Делится на две ветви, из которых одна васкуляризирует прямую кишку, а вторая — клоаку.

Поднявшись к позвоночнику на уровне 4—6-го грудного позвонка, аорта отдает в каждом грудном сегменте по паре дорсальных, вентральных и спинномозговых ветвей: спинномозговые входят в позвоночный канал и снабжают кровью спинной мозг, дорсальные питают мышцы и кожу спины, вентральные в виде межреберных артерий — *a. a. intercostales* (две пары у индеек, три у кур и четыре у гусиных) — снабжают кровью стенку грудной клетки, начиная от 5-го межреберного промежутка. К первым четырем ребрам и межреберным промежуткам кровь идет по позвоночным артериям.

На уровне последнего грудного — первого поясничного позвонка от аорты у самцов отходит парный ствол, который включает краниальную почечную и семенную артерии. Краниальная почечная артерия — *a. renalis cranialis* — делится на много ветвей, снабжающих кровью почки и надпочечники. Семенная артерия — *a. spermatica* — идет к семеннику. У самок нет правой семенной артерии, а вместо левой семенной артерии мощно развиты яичниковая артерия — *a. ovarica* — и яйцеводная артерия — *a. oviducta*, васкуляризирующие соответствующие органы.

В поясничнокрестцовой области от грудобрюшной аорты отходит 6 пар поясничнокрестцовых артерий,

которые, как и межреберные, делятся на спинномозговые, дорсальные и вентральные ветви.

Продолжением грудобрюшной аорты после отхождения от нее седалищной артерии является средняя крестцовая артерия. От седалищной артерии ответвляются средняя и каудальная почечные артерии. Средняя крестцовая артерия идет каудально, отдавая по ходу 7 пар поясничнокрестцовых артерий и после отхождения внутренней подвздошной артерии превращается в среднюю хвостовую артерию.

Внутренняя подвздошная артерия — *a. iliaca interna* — отходит от средней крестцовой артерии под первым хвостовым позвонком, идет каудолатерально вдоль мышц (опускателей) хвоста и отдает ветви в эти мышцы, клоаку, круговой сфинктер ануса и кожу этой области.

Средняя хвостовая артерия идет каудально под хвостовыми позвонками до кончика пигостиля. По ходу отдает у куриных 7, у гусиных 6 парных боковых ветвей к окружающим мышцам, коже, копчиковой железе и фабрициевой сумке.

Артерии грудной конечности. **Подмышечная (подкрыльцовая) артерия** — *a. axillaris*, отходящая от подключичной артерии, — основной сосуд, несущий кровь к грудной конечности. За первыми слабыми ветвями, отходящими от подмышечной артерии, следует подлопаточная и коракоидноплечевая артерии, после чего она переходит в плечевую артерию.

Подлопаточная артерия — *a. subscapularis* — разветвляется в подлопаточной и зубчатой вентральной мышцах. **Коракоидная артерия** — *a. coracoidalis* — снабжает кровью коракоидноплечевую, малую круглую мышцы и плечевой сустав.

Плечевая артерия — *a. brachialis* — идет в области плеча между трехглавой и двуглавой мышцами. В средней трети плеча от нее отходят глубокая и краниальная окружная артерии плеча.

Глубокая артерия плеча — *a. profunda brachii* — снабжает кровью трехглавую мышцу плеча и заднюю летательную перепонку и отдает ветви к дистальному концу плеча, которые питают мышцы (сгибатели и разгибатели) локтевого сустава, кожу этой области и фолликулы маховых перьев.

Краниальная окружная артерия плеча — *a. circum-*

flexa humeri cranialis — васкуляризирует двуглавую мышцу плеча и переднюю летательную перепонку. У дистального конца плечевой области плечевая артерия разделяется на **лучевую артерию** — *a. radialis* и **локтевую артерию** — *a. ulnaris*. Обе они идут параллельно до запястья, где лучевая артерия распадается на мелкие веточки, а более мощная локтевая продолжается дальше и васкуляризирует кисть. На своем пути лучевая и локтевая артерии отдают ветви к костям, мышцам, коже и летательной перепонке.

Артерии тазовой конечности. К тазовым конечностям птиц от грудобрюшной аорты отходит две артерии: наружная подвздошная и седалищная.

Наружная подвздошная артерия — *a. iliaca externa* — отходит от аорты на уровне 2—3-го поясничнокрестцового позвонка, около латерального края подвздошной кости отдает несколько ветвей и переходит в краниальную артерию бедра.

Ветви наружной подвздошной артерии снабжают кровью задние участки мышц брюшной стенки, запирательную, ягодичные, четырехглавую, приводящую, двойничные мышцы, кости и кожу крестца и бедренной области и яйцевод.

Краниальная артерия бедра — *a. femoris cranialis* — разветвляется в напиргателе широкой фасции бедра, четырехглавой, портняжной, стройной мышцах.

Седалищная артерия — *a. ishiadica* — самая мощная артерия тазовой конечности. Ее диаметр превышает диаметр наружной подвздошной артерии у индеек в 2 раза, у кур, гусей и уток в 3 раза. Она отходит от аорты на уровне тазобедренного сустава, проходит между средней и задней долями почки и через седалищное отверстие выходит из тазовой полости. В области таза от нее отходят артерии к почкам, яйцеводу и запирательной мышце. В области бедра отдает ряд ветвей к костям и мышцам, переходит на плантарную поверхность и на уровне подколенной ямки, после ответвления глубокой бедренной артерии, переходит в подколенную артерию.

Подколенная артерия — *a. poplitea* — на своем пути последовательно отдает каудальную артерию бедра к мышцам-сгибателям и коже голени, среднюю большеберцовую — к дорсальным мышцам голени, заднюю большеберцовую — к плантарным мышцам голени и

наиболее сильную ветвь — переднюю большеберцовую артерию. Большеберцовые артерии участвуют в образовании плюснозаплюсневой сети. Из сети выходит несколько плюсневых артерий, из которых самая крупная — дорсальная плюсневая артерия, которая, разветвляясь на стопе, васкуляризирует дистальный отдел конечности вплоть до пальцев.

Главнейшие вены большого круга кровообращения. У птиц три полых вены: правая и левая передние и задняя.

Правая и левая крапильные полые вены — *v. v. cavae craniales dextra et sinistra* — возникают из слияния яремной и подключичной вен своей стороны.

Яремные вены — *v. v. jugulares* — собирают кровь с головы и шеи и у основания головы анастомозируют. Они лежат поверхностно под кожей по обеим сторонам трахеи рядом с блуждающим нервом. Правая яремная вена несколько крупнее левой. **Позвоночная и подключичная вены** идут рядом с соответствующими артериями и собирают кровь с шеи (позвоночная вена), с грудной конечности (**подмышечная вена** — *v. axillaris*) и крапильной части тела (**грудные вены** — *v. v. thoracicae*). Подмышечная и грудные вены объединяются в подключичную.

В каудальную полую вену собирается вся кровь из каудального отдела тела, задних конечностей (по седалищной вене) и внутренностей. Вены обычно идут рядом с артериями и носят те же названия.

В теле птиц имеется две воротные системы: почек и печени.

В почке, кроме **выносящей вены** — *v. renalis efferentes*, существует **приносящая вена** почки — *v. renalis afferentes*, в которую кровь поступает из наружной и внутренней подвздошных и седалищной вен. Внутри каждой почки венозная кровь из указанных вен сливается в воротные вены. Воротные вены обеих почек анастомозируют друг с другом, образуя единую воротную систему. В паренхиме органа вены почечной воротной системы разветвляются между дольками и идут рядом с междольковыми артериями. От междольковых вен внутрь дольки отходят многочисленные капилляры синусоидного типа, оплетающие каналцы нефронов, анастомозирующие с выносящими артериолами. Эти вены объединяются в конечном счете в почечную вену. По-

чечная вена направляется краниально, анастомозирует с наружной подвздошной веной и переходит в каудальную полую вену.

Воротная вена — *v. portae*, впадающая в печень, собирает венозную кровь с желудочно-кишечного тракта, поджелудочной железы, селезенки и частично воздухоносных мешков. Вены указанных органов сливаются в единый ствол, а перед впадением в печень делятся на два сосуда — правую и левую воротные вены, которые входят в соответствующую долю печени. Разветвляясь параллельно системе печеночной артерии, воротная вена вступает в тесную функциональную связь с эпителием печени, после чего объединяется в систему печеночных вен, которые несколькими стволами выходят из печени и впадают в каудальную полую вену.

ЛИМФАТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Лимфатическая система выполняет дренажную и защитную функции, участвует в обмене веществ и кроветворении. В лимфатической системе тканевая жидкость (лимфа) циркулирует в системе замкнутых трубок — лимфатических сосудов и капилляров. Стенки лимфатических сосудов гораздо тоньше, чем у кровеносных сосудов, благодаря чему обмен тканевой жидкости между ними и окружающими тканями доступен в большей степени, чем в кровеносной системе. Просвет их также невелик.

В подавляющем большинстве лимфатические сосуды следуют за кровеносными, причем, как правило, артерию и вену сопровождают несколько лимфатических сосудов. Большинство лимфатических сосудов впадает в грудной проток — *ductus thoracicus*. Исключением являются лимфатические сосуды головы, сердца, легких и частично желудка, которые впадают непосредственно в венозную систему.

В грудном протоке различают грудную и поясничную части, которые образуются около аорты в результате слияния крупных лимфатических сосудов. В грудную часть грудного протока впадают лимфатические сосуды области шеи, тимуса, щитовидной железы, стенки грудной клетки, грудной конечности, почти всего желудочно-кишечного тракта, органов дыхания, медиальной поверхности бедра. Лимфа из грудной части

протока поступает в яремные и краниальные полые вены.

В поясничную часть лимфатического грудного протока стекает лимфа из лимфатических сосудов поясничнокрестцовой и тазовой областей, хвостовых позвонков, прямой кишки, клоаки, каудального отрезка яйцевода, половых желез, почек, надпочечников, из каудальной половины стенки тела и тазовых конечностей. Грудная и поясничные части грудного протока соединяются друг с другом и несут лимфу в краниальные полые вены в месте впадения в них яремных вен.

Кроме сосудов, к лимфатической системе можно отнести межклеточные лимфатические щели, периваскулярные и периневральные лимфатические пространства и различные серозные и синовиальные полости на том основании, что в них циркулирует тканевая жидкость.

Лимфатические узлы у птиц развиты очень слабо. Они есть у гусиных, и то лишь две пары: шейногрудной и поясничной.

Шейногрудной парный узел лежит на дорсальной поверхности яремной вены в углу, образованном яремной и позвоночной венами. Длина его в среднем 10—15 мм, но может достигать и 30 мм.

Поясничной парный узел веретеновидной формы, лежит вдоль аорты между наружной подвздошной и седалищной артериями. У молодых птиц строение лимфатических узлов такое же, как у млекопитающих. У половозрелых птиц ткань лимфоузла так обогащается лимфоцитами, что центральный синус не виден, а в периферической зоне в больших количествах появляются псевдоэозинофильные лейкоциты, моноциты, плазматические клетки и даже эритроциты.

Отсутствие лимфатических узлов у большинства видов птиц компенсируется широким распространением лимфоидной ткани в стенках лимфатических сосудов в виде многочисленных лимфатических узелков длиной 0,1—2,5 мм, лежащих цепочкой на одной стороне сосуда. Особенно много узелков в лимфатических сосудах шеи, передних и задних конечностей.

Лимфоидная ткань в виде скоплений лимфоцитов различных размеров, сформированных в фолликулы или разбросанных диффузно, инфильтрирует буквально все органы птиц. В раннем онтогенезе инфильтрация эта незначительна, с 3 мес заметна, еще более усили-

нается к периоду полового созревания. Кроме лимфоцитов, в этих скоплениях встречаются ретикулярные, тучные, плазматические клетки. Наиболее богаты лимфоидной тканью органы пищеварения, особенно начальные участки пищевода и слепые кишки, где она формирует соответствующие миндалины, а также область носа и глаз. Из других органов следует назвать почки, трахею, легкие, эндокринные и половые железы, периферические нервы, кожу.

У старых птиц наблюдается уменьшение лимфоидной ткани.

Глава VIII

Железы внутренней секреции

Железы внутренней секреции, или эндокринные железы, — компактные органы, вырабатывающие биологически активные вещества — гормоны, которые поступают из клеток желез непосредственно в кровь.

Гормоны, разносясь с кровью по всему организму, регулируют все основные процессы жизнедеятельности: обмен веществ, дифференцировку тканевых элементов, рост и развитие организма, активность функционирования органов. Такая регуляция называется гуморальной.

Железы внутренней секреции функционируют взаимосвязанно и объединены в единую эндокринную систему. Эндокринная система и прежде всего гипофиз, в свою очередь, находится под влиянием нервной системы.

Промежуточным звеном, преобразующим первые импульсы в гормональные вещества, является участок промежуточного мозга — гипоталамус. В гипоталамусе находится несколько десятков скоплений нервных клеток — ядер, которые вырабатывают нейросекреторные вещества гормональной природы, регулирующие работу эндокринной системы.

Гипофиз — hypophysis (рис. 59) — центральная железа внутренней секреции. Лежит под основанием мозга позади зрительного перекреста на клиновидной кости в ямке турецкого седла, покрыт твердой мозговой оболочкой. Имеет удлиненную форму: у курицы длина равна 2—3 мм, масса 0,01—0,03 г. С мозгом соединяется с помощью воронки в области дна третьего мозгового

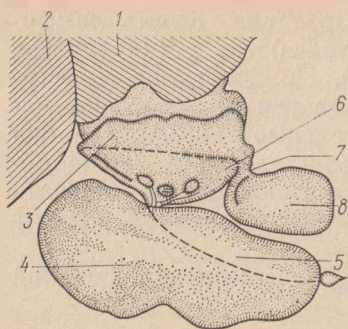


Рис. 59. Гипофиз:

1 — зрительный тракт; 2 — перекрест зрительных нервов; 3 — туберальная часть; 4 — головная (цефальная) зона передней доли гипофиза; 5 — задняя (каудальная) зона передней доли гипофиза; 6 — срединное возвышение; 7 — ножка воронки; 8 — задняя (нервная) доля гипофиза.

желудочка. Состоит гипофиз из двух частей разного происхождения и строения: аденогипофиза и нейрогипофиза. Аденогипофиз развивается из дорсальной стенки эпителиальной закладки ротовой полости, из так называемого кармана Ратке. Нейрогипофиз является выпячиванием вентральной стенки третьего мозгового желудочка. Оба выпячивания дорастают друг до друга и тесно соединяются между собой. Затем между ними прорастает соединительная ткань, отделяя их друг от друга.

Аденогипофиз состоит из нескольких частей, образованных эпителиальной тканью. Основной частью аденогипофиза является передняя доля. Она образована многочисленными клеточными тяжами, оплетенными широкими синусоидными капиллярами и разделенными тонкими нежными прослойками соединительной ткани. Клетки, образующие тяжи, неоднородны.

По характеру окрашивания цитоплазмы различают базофильные, оксифильные и хромофобные аденоциты. Базофильные аденоциты имеют сродство к основным красителям, оксифильные аденоциты — к кислым, цитоплазма хромофобных аденоцитов не воспринимает красителей. Клетки неравномерно распределены в передней доле гипофиза, в связи с чем в ней различают головную (цефалическую) и заднюю (каудальную) зоны. В головной зоне преобладают базофильные клетки, клеточные тяжи в ней лежат плотно, соединительнотканых прослоек почти не видно. В каудальной зоне преобладают оксифильные клетки, клеточные тяжи лежат более рыхло, с заметными соединительноткаными прослойками между ними. Среди базофильных аденоцитов в настоящее время различают четыре типа клеток.

Самые крупные клетки гипофиза — тиреотропоциты, или δ -клетки. Это овальные клетки с крупным эксцент-

ричным ядром и сине-фиолетовыми гранулами в цитоплазме при окраске альдегидфуксином. Они вырабатывают тиреотропный гормон, стимулирующий деятельность щитовидной железы. У кур локализуются в головной зоне, у гусей встречаются по всей передней доле.

В непосредственной близости к капиллярам, тесно примыкая к их стенкам, встречаются два вида *гонадотропоцитов* — фолликулостимулирующие и лютеинизирующие. *Фолликулостимулирующие гонадотропоциты*, или β -клетки, у куриных встречаются по всей передней доле, у гусиных — в головной зоне. Они булавовидной формы, с крупным ядром и большим количеством ШИК-положительных гранул гликопротеидной природы. С началом яйцекладки гранулы выводятся из цитоплазмы и в дальнейшем не успевают накапливаться. Эти клетки вырабатывают фолликулостимулирующий гормон, способствующий росту фолликулов и сперматогенного эпителия. *Лютеинизирующие гонадотропоциты*, или γ -клетки, встречаются у куриных по всей передней доле, у гусиных — в каудальной зоне. Это мелкие, округлые клетки с крупным ядром и с мелкой кирпичнокрасной зернистостью в цитоплазме. Эти клетки вырабатывают лютеинизирующий гормон, способствующий овуляции и активности сперматогенеза. Нарушение деятельности гонадотропоцитов приводит к развитию желточных перитонитов вследствие расстройства овуляции и двигательной активности яйцевода.

В головной зоне передней доли гипофиза иммуногистохимическими методами обнаружены *адренокортикотропоциты* — клетки, вырабатывающие адренокортикотропный гормон. Они располагаются тяжами вблизи капилляров и содержат ШИК-положительные гранулы, что позволяет отнести их к базофильным аденоцитам.

Среди оксифильных аденоцитов различают два вида клеток: *соматотропоциты* и *лактотропоциты*. *Соматотропоциты* расположены в каудальной зоне передней доли гипофиза. Это большие овальные или округлые клетки с мелкими темными ядрами и ярко-оранжевой цитоплазмой (при окраске альдегидфуксиноранжем *g*). Клетки и их ядра сильно увеличиваются в период интенсивного роста. Эти клетки вырабатывают сомато-

тропный гормон, стимулирующий ростовые процессы в организме.

Лактотропоциты встречаются преимущественно в головной зоне. Это овальные или полиморфные клетки средних размеров с оранжевыми секреторными гранулами. Число и размеры этих клеток возрастают после световой стимуляции и убывают после удаления надпочечников и кастрации. Предполагают, что они стимулируют работу интерстициальных клеток семенников и яичников.

Около $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ всех клеток аденогипофиза не воспринимает красителей. Это хромофобные аденоциты. Среди этой группы клеток встречаются молодые малодифференцированные клетки — источник пополнения рядов хромофильных аденоцитов, как оксифильных, так и базофильных. Среди хромофобных аденоцитов оказываются и дегранулированные хромофильные аденоциты, или клетки в состоянии покоя, которые по морфологическим признакам становятся неотличимы от хромофобов.

Нейрогипофиз лежит позади и выше аденогипофиза, состоит из нескольких частей, основной из которых является задняя, или нервная, доля. Эта доля нейроглиального происхождения, уплощенная в дорсо-вентральном направлении, сердцевидной формы. У птиц глубоко в нейрогипофиз проникает полость третьего желудочка. В нервной доле третий желудочек образует карманообразные впячивания, выстланные несколькими слоями нейроглиальных клеток. Остальную массу задней доли составляют питуициты и нервные волокна нейросекреторных гипоталамических нейронов, разделенные прослойками соединительной ткани на вторичные дольки.

Питуициты — крупные многоотростчатые нейроглиальные клетки неправильной формы со светлой цитоплазмой и крупным круглым ядром. В заднюю долю по аксонам и нейросекреторных нейронов стекает нейросекрет. Депонированный нейросекрет виден по ходу нервных волокон, в выстилке третьего желудочка, в виде скоплений во вторичных дольках задней доли, называемых *тельцами Герринга*. Нейросекрет содержит окситоцин и антидиуретический гормон. Эти гормоны повышают тонус гладкой мускулатуры, увеличивая тем самым давление крови, перистальтику кишечника и

яйцевода, снижая мочеотделение. Количество нейросекрета увеличивается у птиц в период половой активности.

На внешние воздействия и регуляторные импульсы со стороны нервной системы гипофиз реагирует изменением количества и размеров аденоцитов, выраженностью прорастания их цитоплазмы, что приводит к изменению уровня секреции того или иного гормона гипофиза. Это, в свою очередь, является причиной структурных перестроек и изменения уровня функциональной активности периферических гипофиззависимых эндокринных желез. Периферические эндокринные железы влияют на гипофиз по принципу отрицательной обратной связи.

Эпифиз — *epiphysis cerebri*, или шишковидное тело небольшой пирамидной формы железа, у кур высотой 2—3 мм и шириной 1—1,5 мм, лежащая в треугольном пространстве между полушариями большого мозга и мозжечком. Сверху железа покрыта соединительнотканной капсулой, от которой внутрь отходят нежные прослойки, делящие орган на дольки. В прослойках соединительной ткани проходят сосуды и нервы. Паренхима образована нервной тканью, в которой встречаются клетки нескольких типов. Основной клеточной формой являются *пинеалоциты* (пинеоциты) — видоизмененные нейроны. Это крупные клетки булавовидной формы. На апикальном более узком полюсе имеется укороченный дендрит, а от базального полюса отходит аксон, в котором можно видеть синаптические пузырьки. Эти клетки вырабатывают такие биологически активные вещества, как серотонин и мелатонин.

Остальные клетки нейроглиальной природы. Они выполняют опорную и трофическую функции. У молодых птиц пинеалоциты вместе с поддерживающими их нейроглиальными клетками образуют фолликулоподобные структуры — псевдофолликулы. Ко времени полового созревания клетки в эпифизе лежат более плотно, псевдофолликулы, как правило, исчезают. Наибольшей функциональной активностью эпифиз обладает в раннем онтогенезе. В процессе роста и полового созревания функциональная активность железы снижается, но не исчезает до конца жизни. У взрослых птиц эпифиз имеет структуру, характерную для активно функционирующей железы. Гормоны, вырабатываемые эпифизом,

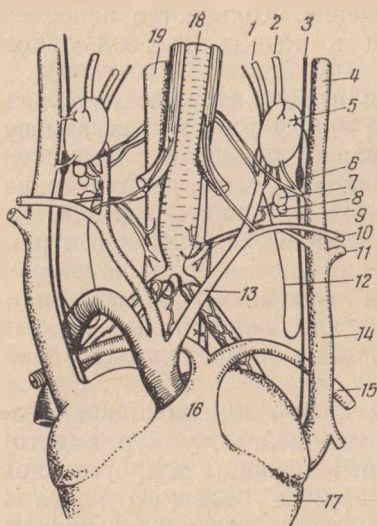


Рис. 60. Расположение эндокринных желез бранхиогенной группы у курицы:

1 — внутренняя сонная артерия; 2 — позвоночная артерия; 3 — блуждающий нерв; 4 — левая яремная вена; 5 — щитовидная железа; 6 — дистальный ганглий блуждающего нерва; 7 — краниальная парашитовидная железа; 8 — клуадальная парашитовидная железа; 9 — ультимабранхиальное тельце; 10 — подключичная вена; 11 — подключичная артерия; 12 — возвратный нерв; 13 — левая плечеголовая артерия; 14 — левая краниальная полая вена; 15 — легочная артерия; 16 — легочный ствол; 17 — сердце; 18 — трахея; 19 — пищевод.

действуют угнетающе на гипоталамус и гипофиз, затормаживая тем самым функционирование периферических желез внутренней секреции, особенно гонад.

Щитовидная железа — *glandula thyreoidea* (рис. 60) — парный орган овальной формы, сплюснута в дорсовентральном направлении, бледно-красного, иногда желтоватого цвета. Лежит в нижней части шеи при входе в полость тела по обе стороны от трахеи, тесно примыкая к общим сонным артериям около их разделения на переднюю шейную и позвоночную артерии. Правая щитовидная железа обычно лежит ниже левой. Размеры у взрослых кур составляют в среднем $8 \times 5 \times 2$ мм, масса 100—300 мг. Размеры и масса железы сильно варьируют в зависимости от сезона, породы, физиологического состояния птицы. У самок она несколько крупнее.

Гистологическое строение щитовидной железы такое же, как у млекопитающих. Это компактный орган, одетый соединительной капсулой, от которой в глубь органа отходят тончайшие прослойки рыхлой соединительной ткани. В этих прослойках в глубь органа проникают сосуды и нервы. Паренхима железы образована *фолликулами*. Они лежат так плотно друг к другу, что орган на дольки не делится. Фолликулы — пузырьки округлой, овальной или несколько неправильной формы, стенки которых образованы однослойным эпителием. Полость фолликула заполнена *коллоидом*, в

состав которого входят йодсодержащие гормоны, вырабатываемые фолликулярными клетками: тироксин и трийодтиронин.

Гормоны щитовидной железы повышают уровень окислительных процессов в тканях; обладают катаболическим действием, стимулируя процессы диссимиляции, ускоряют дифференцировку тканей и органов, способствуют смене оперения. Размеры фолликулов и высота клеток фолликулярного эпителия, качество и количество коллоида сильно варьируют в зависимости от функционального состояния железы.

В нормально функционирующей щитовидной железе взрослой птицы фолликулы округлой формы, 50—150 мкм в диаметре. В центре железы они мельче, чем на периферии. Между ними видны кровеносные сосуды и небольшие скопления интерфолликулярных клеток — источник образования новых фолликулов. Стенки фолликулов образованы кубическим эпителием высотой 5—8 мкм. Коллоид светло-розового цвета, в нем видны резорбционные вакуоли — показатель активности выведения гормонов в кровь.

В процессе роста и развития птицы структура и функциональная активность щитовидной железы непостоянны. Наиболее интенсивный рост всех структурных элементов железы с высокой ее активностью происходит в первые 2 мес жизни, обуславливая дифференцировку, быстрые темпы роста организма, ювенальную линьку и развитие дефинитивного оперения. Размеры фолликулов продолжают увеличиваться в течение всего первого года, высота фолликулярного эпителия — лишь несколько первых месяцев.

В период активного роста гонад и полового созревания активность щитовидной железы несколько снижается и вновь повышается в период интенсивной яйцекладки. Следующее замстное повышение активности щитовидной железы происходит во время линьки.

Зимой активность щитовидной железы высокая, летом понижается, что может явиться фактором, лимитирующим яйценоскость кур.

Паращитовидная железа — *glándula parathyreoidea*, или эпителиальные тельца (см. рис. 60), лежат позади щитовидной железы по два с каждой стороны тела. Развиваются из эпителия третьей и четвертой пар жаберных карманов. Ближайшее к щитовидной железе

тельце часто заключено в общую с ней капсулу и анатомически неотделимо.

Тельце, расположенное каудальнее, имеет шаровидную форму, серовато-розовый цвет, массу 5—50 мг и 2—3 мм в диаметре. У самок железы крупнее, чем у самцов, и значительно изменяются в зависимости от сезона: летом в несколько раз больше, чем зимой. Иногда пара желез каждой стороны заключена в общую капсулу.

По гистологическому строению парашитовидная железа — компактный орган, одетый капсулой, от которой в глубь органа проходят тончайшие прослойки соединительной ткани. Паренхима образована беспорядочными тяжами эпителиальных клеток, разделенными синусоидными капиллярами. Эпителиальные клетки в парашитовидной железе птиц одного типа — *главные*. Оксифильные клетки не обнаружены. В зависимости от фазы секреции и функционального состояния железы клетки имеют разный вид, их высота колеблется от 10 до 20 мкм. В состоянии покоя — это узкие клетки с темной цитоплазмой, плотно лежащими органеллами. В активном состоянии клетка и ее ядро увеличиваются в размерах, цитоплазма становится светлой, почти бесцветной. Иногда у взрослых птиц эпителий формирует фолликулоподобные структуры, заполненные гомогенным коллоидом. Парашитовидные железы вырабатывают паратгормон, участвующий в регуляции обмена кальция. Активность железы и содержание паратгормона в крови увеличиваются в период линьки и яйцекладки. В это время возрастает ее масса и число светлых клеток.

Ультимобранхиальные тельца (см. рис. 69) — скопления эпителиальной ткани, образованные из эпителия пятого жаберного кармана. Расположены позади парашитовидных желез. Они не оформлены в виде компактного органа, в результате чего тельца пронизаны жировыми и соединительнотканными прослойками из окружающих тканей. В ультимобранхиальных тельцах встречаются эпителиальные секреторные клетки нескольких типов. Наиболее распространены тяжи *c-клеток*, продуцирующих кальцитонин; встречаются скопления парашитовидных клеток, вырабатывающих паратгормон. Эти тельца активно функционируют в период активации репродуктивных органов, участвуя в регуляции кальциевого обмена.

Надпочечник — *glandula suprarenales* — парная железа, лежащая с вентральной стороны краинальной доли почек, по обе стороны от каудальной полой вены, примыкая к легким и семенникам. У самок левый надпочечник прикрыт яйчником. Форма надпочечников неправильно овальная, пирамидальная или треугольная; цвет от желтого до буро-коричневатого; масса 150—500 мг. Размеры и масса железы зависят от возраста, породы, состояния здоровья и воздействия внешних факторов.

Надпочечники — компактный орган, покрытый сверху плотной фиброзной капсулой, наиболее плотной у индейки. У куриных под капсулой встречаются скопления лимфоидной ткани. От капсулы внутрь органа отходят соединительнотканые прослойки. В них идут сосуды и нервы. Паренхима железы представлена корковым и мозговым веществом. Поскольку у птиц нет зональной четкости в расположении этих двух видов тканей, предложено называть корковое вещество интерреналовой тканью, а мозговое — супрареналовой или хромаффинной тканью.

В надпочечниках преобладает корковое вещество, которое составляет 65—70 % массы железы. Однако соотношение между супра- и интерреналовой тканями может меняться.

Корковое вещество (интерреналовая ткань) состоит из тяжей эпителиального происхождения. Тяжи, лежащие на периферии органа, формируют петли, ориентированные перпендикулярно капсуле. Глубже лежащие тяжи переплетаются и анастомозируют между собой. Каждый тяж состоит из двух рядов светлых высокоцилиндрических клеток — *адренокортикоцитов* с центрально расположенными мелкими ядрами. К ним тесно примыкают капилляры синусоидного типа. Эпителий отграничен от капилляров базальной мембраной. Среди адренокортикоцитов встречаются более крупные клетки со светлой, пенистой цитоплазмой, заполненной липидами, и более мелкие, темные клетки, не содержащие липидов, но с хорошо развитыми органеллами. Считается, что в темных клетках активно синтезируются кортикостероидные гормоны, в результате чего их предшественники в виде липидов не успевают накапливаться.

Кортикостероидные гормоны имеют широкий спектр действия. Они регулируют углеводный, белковый и жи-

ровой обмены, фильтрацию воды почками, поддерживая водный обмен, способствуют адаптации к меняющимся условиям, подавляют воспалительные реакции. Интерреналовая ткань, кроме того, вырабатывает в небольших количествах и половые гормоны. Соотношение темных и светлых клеток и общее содержание интерреналовой ткани в надпочечнике меняются как в онтогенезе, так и под влиянием различных факторов.

Мозговое вещество (супрареналовая, или хромафинная, ткань) нервного происхождения, расположено между тяжами интерреналовой ткани в виде скоплений от 2 до 40 клеток. В центральных участках органа эти скопления крупнее, чем в периферических. Хромафинные клетки крупные, полигональные с базофильной цитоплазмой и более крупным и светлым ядром, чем в клетках коркового вещества. Между клетками мозгового вещества встречаются ганглионарные клетки и нервные стволы. Хромафинные клетки неоднородны. При специальной окраске удается различить среди них *адреноциты*, вырабатывающие гормон адреналин, и *норадреноциты*, вырабатывающие норадреналин. Эти гормоны влияют на работу сердца (адреналин усиливает, норадреналин угнетает), на тонус гладкой мускулатуры сосудов (повышают) и кишечника (снижают), участвуют в регуляции углеводного обмена, стимулируя превращение гликогена в глюкозу.

В процессе онтогенеза в ответ на различные воздействия изменяется активность и соотношение адреноцитов и норадреноцитов.

Глава IX

Нервная система

Нервная система — интегрирующая и регулирующая система. Элементы нервной системы пронизывают все органы и ткани организма, обеспечивая его целостность, функциональную взаимосвязь органов и связь с внешней средой. Нервную систему делят на центральную и периферическую. К центральной нервной системе относят головной и спинной мозг, к периферической — ганглии, нервы, нервные сплетения и нервные окончания. В связи с особенностями строения и функционирования нервную систему делят на соматическую,

которая иннервирует в основном скелет, мышцы, кожу, а также осуществляет связи с внешней средой, и вегетативную, которая иннервирует внутренние органы, эндокринную и сердечно-сосудистую системы, регулирует обмен веществ в организме.

ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Головной мозг — *encephalon* (рис. 61) — состоит из большого и ромбовидного мозга. Большой мозг делится на конечный, промежуточный и средний, а ромбовидный — на мозжечок и продолговатый мозг. Масса головного мозга у кур в среднем 3—4 г, у гусей 9—11 г.

Конечный мозг — *télencephalon* — самый крупный отдел головного мозга, серовато-красного цвета; состоит из полушарий, разделенных срединной продольной щелью. Спереди и сбоку полушария сдавлены крупными глазными яблоками, в результате чего приобретают форму треугольника, основанием направленного назад, и состоят из плаща, обонятельного мозга, полосатых тел и базальных ганглиев.

Плащ тонким слоем покрывает полушария сверху. Поверхность плаща гладкая. Лишь параллельно продольной щели идет неглубокая пологая борозда, отграничивая теменную долю от лобной и височной. Поперек, отделяя лобную долю от височной, проходит боковая, или Сильвиева, борозда. Борозды лучше выражены у гусиных и едва намечены у куриных.

По гистологическому строению плащ птиц примитивнее, чем у млекопитающих. Наряду с новой корой в состав плаща входит и старая кора (первичный плащ). В коре птиц меньше слоев нейронов и менее сложные переплетения нервных волокон. Здесь можно видеть 3—4 слоя: самый наружный — *молекулярный слой* — состоит в основном из отростков нижележащих клеток; второй слой — *слой мелких пирамид*; третий — *слой больших пирамид*; четвертый — *слой полиморфных клеток*. Нейроны второго и четвертого слоев ассоциативные. Большие пирамиды являются двигательными нейронами. Кроме коры, скопления нейронов встречаются в виде *подкорковых ядер*. Строение нейронов такое же, как у млекопитающих. В сером веществе, кроме нейронов и безмиелиновых волокон, присутствует нейроглия. Белое вещество образовано миелиновыми во-

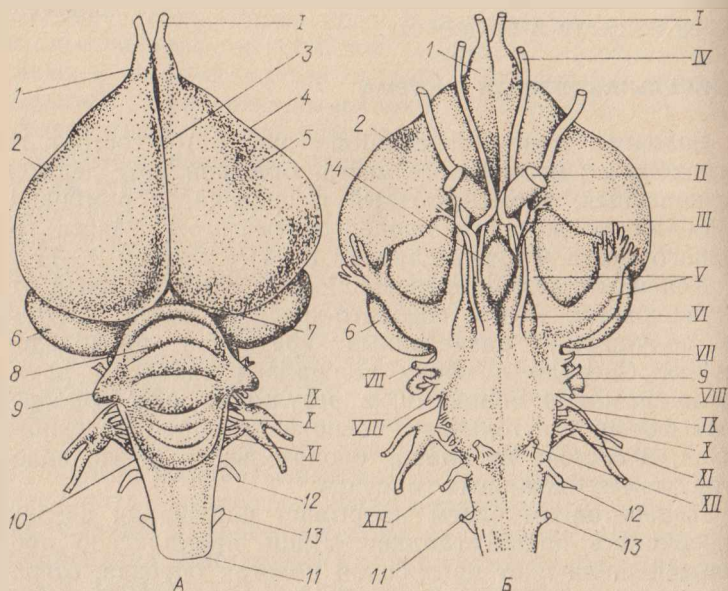
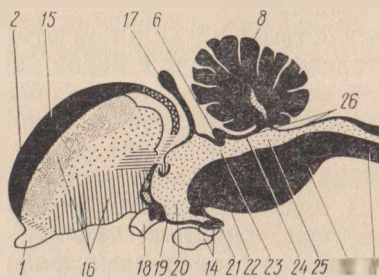


Рис. 61. Головной мозг (А — с дорсальной поверхности, Б — с базальной поверхности, В — сагиттальный разрез):



1 — обонятельная луковица; 2 — полушарие конечного мозга; 3 — продольная щель; 4 — боковая (Сильвиева) борозда; 5 — продольная борозда; 6 — зрительный холм (двуххолмие); 7 — поперечная щель; 8 — червь мозжечка; 9 — ушко мозжечка; 10 — продолговатый мозг; 11 — спинной мозг; 12 — 1-й шейный спинномозговой нерв; 13 — 2-й шейный спинномозговой нерв; 14 — гипофиз; 15 — плаш; 16 — полусчатое тело; 17 — эпифиз; 18 — хиазма; 19 — гипоталамус; 20 — третий мозговой желудочек; 21 — воронка; 22 — ножки большого мозга; 23 — мозговой (Сильвиев) водопровод; 24, 26 — паруса моз-

жечка; 25 — четвертый мозговой желудочек; I — обонятельный нерв; II — зрительный нерв; III — глазодвигательный нерв; IV — блоковый нерв; V — тройничный нерв; VI — отводящий нерв; VII — лицевой нерв; VIII — слуховой (статоакустический) нерв; IX — языкоглоточный нерв; X — блуждающий нерв; XI — добавочный нерв; XII — подъязычный нерв.

люкнами и элементами пейроглии, здесь могут быть соединительнотканые прослойки, сопровождающие сосуды.

Обонятельный мозг развит сравнительно слабо. К нему относятся *обонятельные луковицы, обонятельные тракты и грушевидные доли*. Обонятельные луковицы выступают за пределы плаща с базальной стороны, к ним подходят обонятельные нервы. Остальные отделы анатомически слабо отделены от других участков конечного мозга.

Основную массу ткани конечного мозга составляют *полосатые тела* — высший ассоциативный центр птиц, а также двигательный центр координированных движений (бег, полет, плавание), безусловных рефлексов и регуляции мышечного тонуса. Сильно развиты и *базальные ганглии* — высший двигательный центр. Между плащом, полосатым телом и базальным ганглием в каждом полушарии находится *боковой желудочек*. Полость его сильно сдавлена выступающим со дна базальным ганглием.

Полушария связаны между собой проводящими путями, которые в отличие от млекопитающих не образуют истинного мозолистого тела, а имеют вид тонкой пластинки, состоящей из небольшого количества поперечных нервных пучков.

Промежуточный мозг — *diencephalon* — небольших размеров, находится позади конечного мозга, отделен от него поперечной щелью и сверху прикрыт полушариями. Составные части промежуточного мозга окружают целевидный третий мозговой желудочек: сверху — надбугорье (эпиталамус), по бокам — зрительные бугры (таламус), снизу — подбугорье (гипоталамус). С боковыми желудочками третий желудочек связан *межжелудочковым отверстием*. В состав *эпиталамуса* входит сосудистая покрывка желудочка и нейроэндокринная железа — эпифиз.

Зрительные бугры у птиц не соединяются и развиты меньше, чем у млекопитающих. Состоят из большого количества ядер серого вещества, которые являются чувствительными центрами головного мозга и содержат проводящие пути в кору головного мозга.

Гипоталамус образует основание промежуточного мозга. Это центр вегетативной деятельности, который содержит свыше 30 ядер серого вещества. От гипотала-

муса вниз отходит *воронка*, к которой подвешена эндокринная железа — *гипофиз*. Сосцевидное тело не развито. Впереди гипофиза к наружной поверхности гипоталамуса примыкает *перекрест зрительных нервов*, из которого выходят зрительные тракты и направляются к среднему мозгу.

Средний мозг — *mesencephalon* — находится позади промежуточного мозга. Сверху прикрыт полушариями, виден с базальной стороны мозга, а у куриных и с дорсальной стороны позади полушарий. Основную часть среднего мозга составляет *двуххолмие* (вместо четверохолмия, характерного для млекопитающих) — два зрительных холма, в которых заканчиваются зрительные тракты. С базальной стороны к двуххолмию примыкают *ножки большого мозга*. Между двуххолмием и ножками большого мозга имеется широкий *мозговой (Сильвиев) водопровод*, который соединяет третий и четвертый мозговые желудочки.

В среднем мозге птиц хорошо развиты участки, связанные со зрением и статикой и слабо связанные с обонянием. По важности они равны конечному мозгу. В нем имеется большое количество ядер серого вещества, в которых сосредоточены координационные, оптические, акустические и вестибулярные центры, управление голосовым аппаратом, движениями тела, проходят афферентные и эфферентные проводящие пути, соединяющие большой мозг с ромбовидным и спинным мозгом. От среднего мозга отходят III и IV пары черепномозговых нервов.

Мозжечок — *cerebellum* — у птиц чрезвычайно сильно развит. Расположен позади среднего мозга и сверху продолговатого, спереди достигает полушарий большого мозга. Состоит из крупной средней части — *тела*, или *червя*, и небольших *ушек*, или *клочков*, отходящих по бокам от тела. Серое вещество располагается в нем поверхностно, образуя складчатую кору мозжечка, изрезанную поперечными бороздами; в глубине оно представлено ядрами. Белое вещество, проникая в глубь борозд, формирует «древо жизни». В центр мозжечка проникает четвертый мозговой желудочек.

Гистологически в коре мозжечка различают три слоя: *молекулярный*, *ганглионарный* и *зернистый*. В ганглионарном слое находятся грушевидные клетки (Пуркине), дендриты которых разветвляются в молеку-

лярном слое, а аксоны формируют все эфферентные волокна мозжечка, выходящие за пределы коры и образующие проводящие пути белого вещества. Остальные нейроны коры мозжечка (корзинчатые, звездчатые, клетки-зерна) являются ассоциативными. Их отростки, разветвляясь во всех трех слоях, контактируют с грушевидными клетками, усиливая как афферентные, так и эфферентные сигналы. Со средним и продолговатым мозгом мозжечок соединен проводящими путями — ножками мозжечка, передним и задним парусами. Как центр координации движений и поддержания равновесия мозжечок соединен афферентными путями с вестибулярным аппаратом и другими органами чувств, с рецепторами кожи и скелетной мускулатурой, а эфферентными путями — с моторными нейронами черепномозговых нервов.

Продолговатый мозг — *medulla oblongata* — самый задний участок головного мозга длиной около 1 см, колбообразной формы, лежит под мозжечком, является прямым продолжением ножек мозга. При переходе в спинной мозг сужается, особенно заметно у гусиных. Сверху в продолговатом мозге имеется *ромбовидная ямка*. Прикрытая мозжечком и его парусами, она становится *четвертым мозговым желудочком*. С впереди лежащим третьим желудочком он соединен мозговым водопроводом, а каудально переходит в спинномозговой канал.

Серое вещество в продолговатом мозге представлено большим количеством ядер, от которых отходят черепномозговые нервы с V по XII пары. Белое вещество формирует проводящие пути, соединяющие вышележащие отделы со спинным мозгом. В продолговатом мозге осуществляется управление движениями, которые служат для приема, механической обработки и транспортировки пищи, дыхательным механизмом, сердцебиением, а также общей моторикой тела, регулируемой через стато-акустический аппарат.

Спинной мозг — *medulla spinalis* (рис. 62) — двусторонне-симметричный тяж нервной ткани длиной у кур 26—29 см, заполняющий почти всю длину позвоночного канала. Начинается он от первого шейного позвонка, постепенно утончаясь, продолжается до 5—7-го хвостового позвонка, где переходит в концевую нить, не образуя конского хвоста, характерного для млекопитаю-

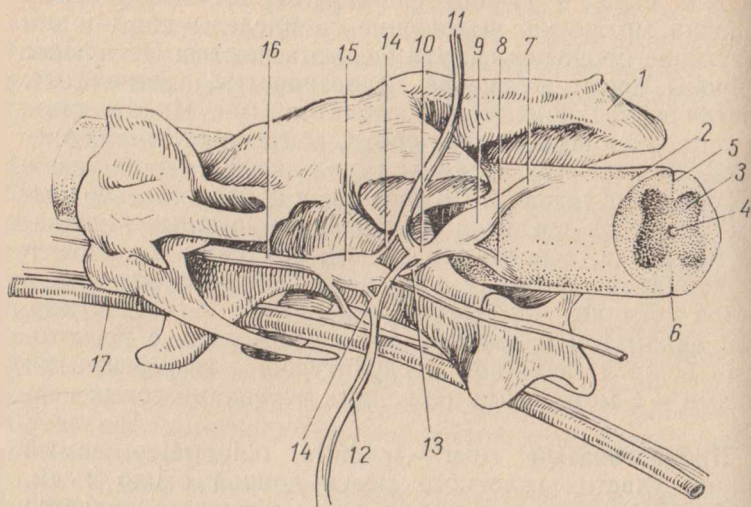


Рис. 62. Спинной мозг и отходящие от него нервы:

1 — шейный позвонок; 2 — белое вещество спинного мозга; 3 — серое вещество спинного мозга; 4 — спинномозговой канал; 5 — дорсальная продольная борозда; 6 — вентральная продольная щель; 7 — дорсальный корешок спинномозгового нерва; 8 — вентральный корешок спинномозгового нерва; 9 — спинномозговой ганглий; 10 — спинномозговой нерв; 11 — дорсальная ветвь спинномозгового нерва; 12 — вентральная ветвь спинномозгового нерва; 13 — белая соединительная ветвь; 14 — серая соединительная ветвь; 15 — симпатический позвоночный ганглий; 16 — пограничный симпатический ствол; 17 — общая сочная артерия.

ших. Соответственно отделам позвоночника спинной мозг делят на шейный, грудной, поясничнокрестцовый и хвостовой отделы. От каждого из этих отделов отходит определенное число спинномозговых нервов. На своем протяжении спинной мозг имеет два утолщения: *шейное и поясничнокрестцовое*, где отходят нервы к конечностям. Особенностью поясничнокрестцового утолщения птиц является наличие в нем нейроглиального, богатого гликогеном ядра неизвестной функции — *кликотенового тела*, которое значительно увеличивает размеры утолщения.

По дорсальной поверхности спинного мозга проходит продольная борозда. От нее в глубь мозга проникает *дорсальная перегородка*, состоящая из нейроглии. По вентральной поверхности мозга проходит *вентральная продольная щель*. Серое вещество расположено внутри спинного мозга в виде четырехгранного столба вокруг спинномозгового канала.

В нем различают *дорсальные, вентральные рога* и соединяющую их *серую спайку*. В дорсальных рогах находятся пучковые и комиссуральные ассоциативные нейроны, к которым подходят в форме дорсальных корешков спинномозговых нервов аксоны чувствительных нейронов. Пучковые нейроны передают возбуждение в разные участки одной половины мозга, комиссуральные — в противоположную половину спинного мозга. Вентральные рога более широкие, в них залегают скоплениями крупные мультиполярные двигательные нейроны, аксоны которых, выйдя из спинного мозга, формируют вентральные корешки спинномозговых нервов.

Латеральные рога у птиц не развиты. Нейроны симпатической нервной системы расположены в центральных участках серого вещества вокруг спинномозгового канала.

Рогами серого вещества, дорсальной перегородкой и вентральной щелью белое вещество, лежащее на периферии спинного мозга, делится на *дорсальные, латеральные и вентральные канатики*. В белом веществе идут проводящие пути разной длины и сложности. Короткие проводящие пути (собственные проводящие пути) связывают различные участки спинного мозга, длинные — связывают спинной мозг с головным. Чувствительные пути сосредоточены в дорсальных и латеральных, двигательные — в вентральных и латеральных канатиках.

Оболочки мозга. Головной и спинной мозг окружен тремя оболочками: твердой, паутинной и мягкой.

Твердая мозговая оболочка — *dura mater* — образована плотной фиброзной соединительной тканью, плотно прирастает к костям черепа. С головным мозгом она связана в местах серповидной связки (продольной складки, проходящей между полушариями), мозжечкового намета (поперечной складки, отделяющей полушария от мозжечка), а также в области зубовидных связок, отходящих от мозга через определенные интервалы. В позвоночном канале между его стенкой и твердой мозговой оболочкой имеется *эпидуральное пространство* с прослойками соединительной и жировой тканей, с лимфатическими щелями.

Паутинная оболочка — *tunica arachnoidea* — образована рыхлой соединительной тканью с малым количеством сосудов. Между ней и твердой мозговой оболочкой

есть *субдуральное пространство* со спинномозговой жидкостью.

Мягкая оболочка — *pia mater* — образована тонким слоем соединительной ткани с большим количеством сосудов. Она плотно прирастает к головному и спинному мозгу, проникая во все изгибы и образуя сосудистые сплетения и покрывающие желудочков мозга. Между ней и паутинной оболочкой имеются *прерывистые щелевидные субарахноидальные пространства* со спинномозговой жидкостью.

ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Периферическая нервная система образована нервами, отходящими от центральной нервной системы. Это парные черепномозговые и спинномозговые нервы. Каждый спинномозговой нерв смешанный, так как он состоит из чувствительных (афферентных), двигательных (эфферентных) и симпатических нервных волокон. В черепномозговых нервах могут отсутствовать те или иные волокна.

Черепномозговые нервы отходят (кроме I и IV пары) от базальной стороны мозга. Их 12 пар (рис. 63).

Обонятельный нерв (I пара) — *n. olfactorius* — чувствительный. Начинается в обонятельном эпителии дорсальной носовой раковины. Афферентные волокна из носовой полости направляются по дорсомедиальному краю орбиты и лобной кости к продырявленному отверстию решетчатой кости. Проникают в него в виде единого тяжа и входят в обонятельные луковицы.

Зрительный нерв (II пара) — *n. opticus* — чувствительный. Образован нейритами мультиполярных нейронов сетчатки глаза. Из орбиты оба зрительных нерва выходят через непарное зрительное отверстие, перекрещиваются у основания промежуточного мозга, образуя перекрест зрительных нервов, и направляются в виде зрительных трактов к двухолмию.

Глазодвигательный нерв (III пара) — *n. oculomotorius* — двигательный. Начинается от ядер среднего мозга (ножек большого мозга) выходит из черепномозговой полости вместе со II, IV и VI парами через зрительное отверстие, входит в орбиту и иннервирует мышцы глаза. В своем составе имеет вегетативные волокна, иннер-

вирующие слезную железу, радужную оболочку и ресничное тело глаза.

Блоковый нерв (IV пара) — *p. trochlearis* — двигательный, самый слабый из черепномозговых нервов. Отходит от заднего края двухолмия, входит в орбиту и иннервирует косую мышцу глаза.

Тройничный нерв (V пара) — *p. trigeminus* — смешанный, самый мощный черепномозговой нерв. Начинается от ядер продолговатого мозга двумя корнями (чувствительным и двигательным), образующими общий ствол. Отходит от латеральной поверхности продолговатого мозга и быстро делится на три ветви: **глазничный нерв** — *p. ophthalmicus* — чувствительный. Выходит из черепной коробки через зрительное отверстие, идет по медиальной стенке глазницы в носовую полость, где и разветвляется; **верхнечелюстной нерв** — *p. maxillaris* — чувствительный. Выходит через отверстие в кли-

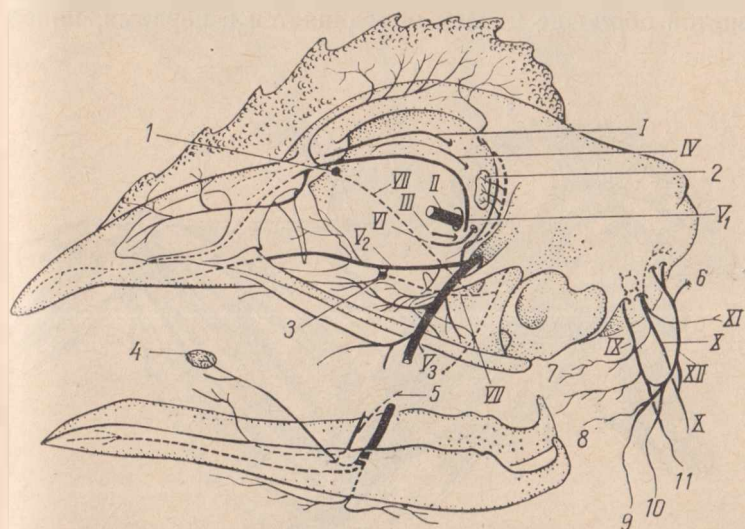


Рис. 63. Черепномозговые нервы:

I — обонятельный; II — зрительный; III — глазодвигательный; IV — блоковый; V — тройничный; VI — отводящий; VII — лицевой; VIII — слуховой (стато-акустический); IX — языкоглоточный; X — блуждающий; XI — добавочный; XII — подъязычный; 1 — решетчатый ганглий; 2 — слезная железа; 3 — клиновидный ганглий; 4 — слюнная железа угла рта; 5 — барабанная струна; 6 — первый шейный спинномозговой нерв; 7 — язычный нерв; 8 — гортанноязычная ветвь; 9 — трахейная ветвь; 10 — нисходящие шейные ветви; 11 — нисходящий пищеводный нерв.

новидной кости, разветвляется в слизистой нёба, верхней части клюва. Содержит вегетативные волокна, иннервирующие слезную и слюнные железы; *нижнечелюстной нерв* — *n. mandibularis* — смешанный. Выходит через отверстие в височной кости, иннервирует жевательные мышцы, слизистую оболочку и кожу нижней части клюва, подъязычные мышцы и слюнные железы. В его состав входят вегетативные ветви, иннервирующие эти же органы.

Отводящий нерв (VI пара) — *n. abducens* — двигательный. Начинается в ядрах продолговатого мозга, из черепной коробки выходит через зрительное отверстие, иннервирует латеральную прямую мышцу глаза и мышцы мигательной перепонки.

Лицевой нерв (VII пара) — *n. facialis* — смешанный, сравнительно слабый из-за отсутствия мимических мышц. Начинается от продолговатого мозга, выходит через отверстие в височной кости, разветвляется в слизистой оболочке нёба и объединяется с нервами, иннер-

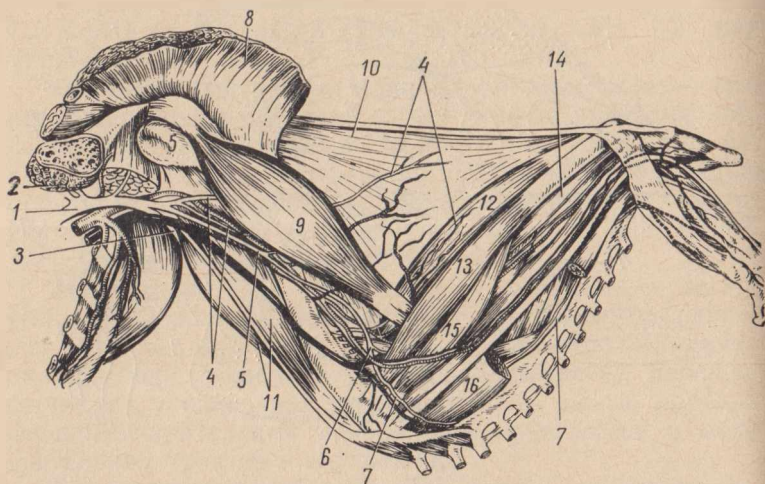


Рис. 64. Нервы плечевого сплетения:

1 — плечевое сплетение; 2 — каудальные грудные нервы; 3 — дорсальный грудной нерв; 4 — лучевой нерв; 5 — срединнолоктевой нерв; 6 — локтевой нерв; 7 — срединный нерв; 8 — поверхностная грудная мышца; 9 — двуглавая мышца плеча; 10 — передняя летательная перепонка; 11 — трехглавая мышца плеча; 12 — лучевой разгибатель запястья; 13 — короткий пронатор; 14 — боковой разгибатель III пальца; 15 — длинный пронатор; 16 — локтевой сгибатель запястья.

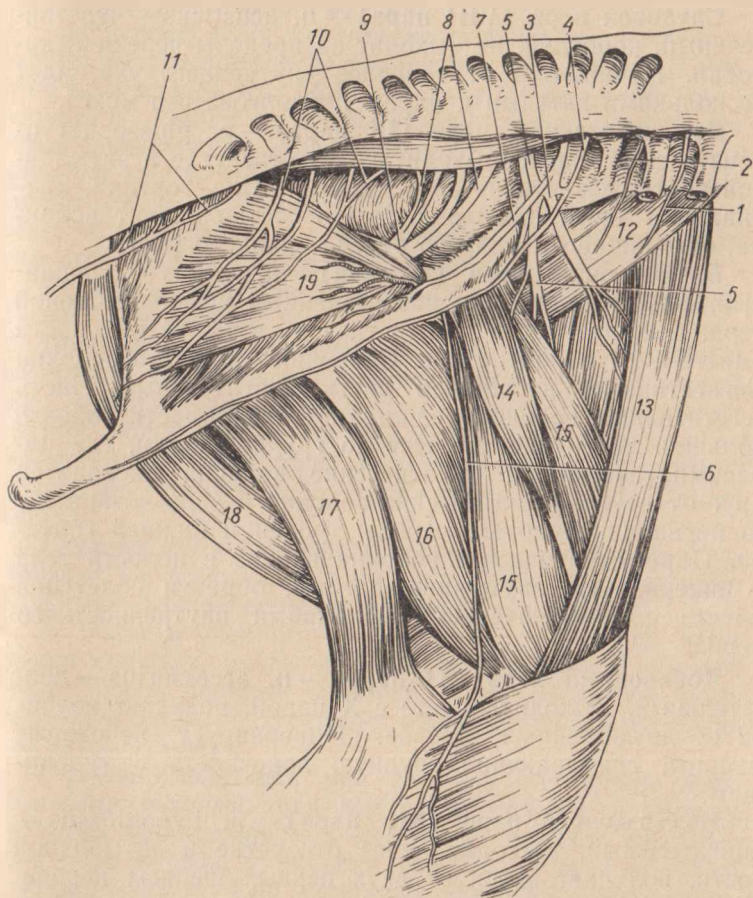


Рис. 65. Нервы поясничнокрестцового сплетения:

1 — подвздошноподчревный нерв; 2 — подвздошнопаховый нерв; 3 — поясничное сплетение; 4 — кожный латеральный нерв бедра; 5 — бедренный нерв; 6 — ясный нерв (подкожный бедра и голени); 7 — запряательный нерв; 8 — крестцовое сплетение; 9 — седалищный нерв; 10 — срамное сплетение; 11 — хвостовые нервы; 12 — поверхностная ягодичная мышца; 13 — портняжная мышца; 14 — гребешковая мышца; 15 — четырехглавая мышца бедра; 16 — приводящая мышца; 17 — стройная мышца; 18 — полуперепончатая мышца; 19 — внутренняя запряательная мышца.

вирующими кожу и мышцы нижней челюсти, подъязычной кости и шеи. Имеет в своем составе вегетативные волокна.

Слуховой нерв (VIII пара) — *n. acusticus* — чувствительный, короткий, не выходит за пределы черепной коробки. Начинается от ганглиев внутреннего уха, идет несколькими ветвями к ядрам продолговатого мозга.

Языкоглоточный нерв (IX пара) — *n. glossopharyngeus* — смешанный, выходит через отверстие в затылочной кости, разветвляется в языке, глотке, гортани, крапильной части пищевода. В его состав входят волокна, отходящие от шейного отдела спинного мозга.

Блуждающий нерв (X пара) — *n. vagus* — смешанный, самый длинный и разветвленный черепномозговой нерв. Выходит через отверстие в затылочной кости вместе с XI парой нервов. Основная масса его волокон вегетативные, небольшая часть двигательные. Часть вегетативных волокон разветвляется в области головы, большая часть идет по шее до грудной кости, где парасимпатические и соматические волокна расходятся друг от друга. Соматические волокна в виде возвратного нерва иннервируют мышцы трахеи и нижней гортани. Парасимпатические волокна входят в полость тела и иннервируют внутренние органы, образуя сплетения вместе с симпатическими волокнами внутрипозвоночного нерва.

Добавочный нерв (XI пара) — *n. accessorius* — двигательный. Выходит вместе с X парой, получает волокна от двух шейных нервов. Иннервирует некоторые мышцы, связывающие грудную конечность с туловищем.

Подъязычный нерв (XII пара) — *n. hypoglossus* — двигательный. Выходит через отверстие в затылочной кости, получает ветви от двух первых шейных нервов. Иннервирует мышцы языка, трахеи и нижней гортани.

Спинномозговые нервы (рис. 64, 65). От спинного мозга на уровне каждого костного сегмента отходит по паре спинномозговых нервов, которые выходят через межпозвоночные отверстия. Каждый нерв образован двумя корешками — вентральным (двигательным), отходящим от вентральных рогов серого вещества спинного мозга, и дорсальным (чувствительным), подходящим к дорсальным рогам. На дорсальном корешке каждого нерва находится спинномозговой ган-

тлий. Каждый спинномозговой нерв смешанный, так как включает в себя двигательные и чувствительные соматические и симпатические волокна.

Для нервов птиц характерно сильное развитие эпинеурия, четкое выделение перинеурия и диффузное строение эндонеурия, что обуславливает их компактность и прочность. Выйдя из позвоночного канала, спинномозговой нерв делится на дорсальную, вентральную и возвратную (оболочечную) ветви. *Возвратная ветвь* иннервирует оболочки спинного мозга, *дорсальная ветвь* — кожу и дорсальные мышцы, *вентральная ветвь* — вентральные мышцы, стенки тела и кожу этих областей.

Различают шейные, грудные, поясничнокрестцовые и хвостовые нервы.

Шейных нервов на одну пару больше, чем шейных позвонков. Их дорсальные ветви иннервируют дорсальную мускулатуру, вентральные — вентральную мускулатуру, кожу, стенки тела. Дорсальные ветви развиты гораздо слабее вентральных. От первых семи шейных нервов идут веточки к блуждающему и языкоглоточному нервам.

Грудных спинномозговых нервов у куриных 7, у гусиных 9. Их дорсальные ветви иннервируют спину, вентральные — межреберные и брюшные мышцы.

В области шейного и поясничнокрестцового утолщения спинного мозга образуются плечевое и поясничнокрестцовое нервные сплетения. Два последних поясничнокрестцовых и хвостовые нервы иннервируют мышцы ануса и хвоста.

Плечевое сплетение (см. рис. 64) образовано вентральными ветвями трех последних шейных и первого грудного спинномозговых нервов (у курицы это 13—16-я пара нервов, у индейки 14—17-я, у гуся 17—20-я, у утки 15—18-я). Как у куриных, так и у гусиных нервы из плечевого сплетения выходят компактной массой. Большая группа нервов, выходящих из плечевого сплетения, иннервирует мышцы, соединяющие плечевой пояс с туловищем, и кожу этой области. К ним относятся: **дорсальные грудные нервы** — *n. n. thoracici dorsales* — иннервируют трапециевидную, ромбовидную, поверхностную зубчатую, широчайшую мышцы; **вентральные грудные нервы** — *n. n. thoracici ventrales* — иннервируют грудинокорактоидную, большую грудную мышцы; **краниальные грудные нервы** — *n. n. thoracici craniales* — ин-

нервируют грудинокоракоидную и глубокую грудную мышцы; **каудальные грудные нервы** — *n. n. thoracici caudales* — иннервируют коракоидоплечевую и грудные мышцы.

Другая группа нервов, выходящих из плечевого сплетения, иннервирует мышцы, кости и кожу свободной конечности. **Подлопаточный нерв** — *n. subscapularis* — иннервирует подлопаточную, переднюю и заднюю лопаткоплечевые мышцы. **Подмышечный нерв** — *n. axillaris* — иннервирует дельтовидную мышцу. **Мышечно-кожный нерв** — *n. musculocutaneus* — иннервирует коракоидоплечевую и двуглавую мышцы плеча. **Лучевой нерв** — *n. radialis* — сильно развитый, отходит от краниального края сплетения, имеет несколько ветвей, распространяющихся по латеральной поверхности до конца конечности. Иннервирует разгибатели, супинаторы и абдукторы конечности (трехглавую мышцу плеча, лучевой и локтевой разгибатели запястья, супинатор, общие и специальные разгибатели пальцев, напрягатель летательной перепонки и др.).

Срединный нерв — *n. medianus* — отходит от каудального края сплетения, распространяется по медиальной стороне конечности до ее дистального конца. Иннервирует мышцы — сгибатели и пронаторы областей локтя, пясти, запястья и пальцев (локтевой и лучевой сгибатели запястья, круглый пронатор, поверхностный и глубокий сгибатели пальцев и др.). **Локтевой нерв** — *n. ulnaris* — отходит от каудального края сплетения вместе со срединным нервом, иннервирует локтевой и пальцевые сгибатели.

Поясничнокрестцовое сплетение (см. рис. 65) образовано вентральными ветвями от первого до десятого спинномозговых нервов и распадается на поясничное, крестцовое и срамное сплетения.

Из поясничного сплетения выходят: **подвздошноподчревный нерв** — *n. iliohypogastricus*; **подвздошнопаховый нерв** — *n. ilioinguinalis* — иннервирует мышцы брюшной стенки; **кожный латеральный нерв бедра** — *n. cutaneus femoris lateralis* — разветвляется в коже латеральной поверхности бедра; **краниальный ягодичный нерв** — *n. gluteus cranialis* — иннервирует среднюю и глубокую ягодичную мышцы; **запирательный нерв** — *n. obturatorius* — иннервирует наружную и внутреннюю запирающие мышцы и аддукторы тазобедренного сустава;

бедренный нерв — *p. femoralis* — самый мощный нерв поясничного сплетения. Он распадается на несколько ветвей, иннервирующих квадратную мышцу бедра, на-прягатель широкой фасции, стройную мышцу. От него отходит **ясный (подкожный бедра и голени) нерв** — *p. saphenus* — подкожный нерв медиальной стороны бедра и голени.

Из крестцового сплетения выходят: **каудальный ягодичный нерв** — *p. gluteus caudalis* — иннервирует поверхностную ягодичную и двуглавую мышцу бедра; **кожный каудальный нерв бедра** — *p. cutaneus femoris caudalis* — разветвляется в двуглавой мышце бедра и полусухожильной; **седалищный** — *p. ischiadicus* — самый крупный нерв тазовой конечности. Его ветви иннервируют почти всю конечность. На уровне середины бедра он делится на **большеберцовый нерв** — *p. tibialis* и **малоберцовый нерв** — *p. fibularis*, иннервирующие кожу и мышцы дистальных звеньев конечности, начиная от плюсны.

Срамное сплетение образовано 10—12 пояснично-крестцовыми спинномозговыми нервами. К ним добавляются симпатические ветви от тазового сплетения. Срамные нервы иннервируют яйцевод или семяпровод.

ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Вегетативная нервная система делится на симпатическую и парасимпатическую части. Принцип строения, структурные и функциональные различия между ними такие же, как у млекопитающих.

Симпатическая нервная система (рис. 66) имеет *центры* в средней части серого вещества спинного мозга по обеим сторонам спинномозгового канала на протяжении от последнего шейного до 1—2-го поясничнокрестцового сегмента. *Преганглионарные волокна* идут в составе вентральных корешков спинномозговых нервов, от которых они вскоре отделяются и в виде *белой соединительной ветви* направляются к позвоночным ганглиям, связывая их в парный **пограничный симпатический ствол**, который тянется от основания черепа до хвоста. В нем различают головной, шейный, грудной, поясничнокрестцовый и хвостовой отделы. В области 4—5-го хвостового позвонка правый и левый стволы соединяются в непарном хвостовом ганглии.

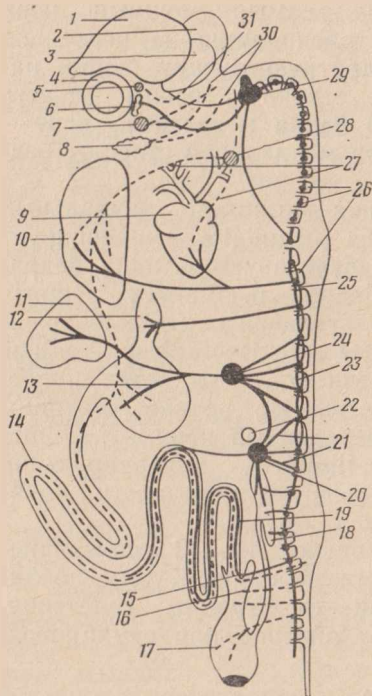


Рис. 66. Схема вегетативной системы птиц:

1 — большой мозг; 2 — мозжечок; 3 — зрительный холм; 4 — глаз; 5 — ресничный ганглий; 6 — слезная железа; 7 — клиновидный ганглий; 8 — слюнная железа; 9 — сердце; 10 — легкие; 11 — печень; 12 — железистый желудок; 13 — мышечный желудок; 14 — тонкий кишечник; 15 — слепые кишки; 16 — прямая кишка; 17 — клоака; 18 — почка; 19 — кишечный нерв; 20 — краниальный брыжесный ганглий; 21 — малый внутренностный нерв; 22 — надпочечник; 23 — большой внутренностный нерв; 24 — чревной (внутренностный) ганглий; 25 — сердечный нерв; 26 — пограничный симпатический ствол; 27 — блуждающий нерв; 28 — грудной ганглий; 29 — краниальный шейный ганглий; 30 — слюноотделительные пути; 31 — слезоотделительный путь.

От ганглиев в виде ссрой соединительной ветви отходят *постганглионарные волокна*, иннервирующие органы. В головном отделе имеется **краниальный шейный ганглий** размером 2×5 мм,

овальной формы. Он расположен у основания черепа возле наружного слухового прохода между сонной артерией, языкоглоточным и блуждающим нервами, с которыми он связан многочисленными ветвями. Постганглионарные волокна от него направляются к голове, достигают тройничного, лицевого, языкоглоточного, блуждающего и подъязычного нервов и разветвляются с их ветвями, а также спускаются по шее.

В шейном отделе ганглии имеются во всех сегментах, кроме первого и второго. Это небольшие (до 2 мм) веретеновидные скопления нервных клеток, тесно прилежащие к вентральным ветвям спинномозговых нервов и соединенные между собой пограничным симпатическим стволом. У водоплавающих птиц симпатические ганглии часто соединяются со спинномозговыми, у куриных они всегда разделены. Постганглионарные симпатические нервы разветвляются в стенках артерий, вен, крупных лимфатических протоков, посылают волокна в сосуды пищевода, зоба, трахен, бронхов.

В грудном отделе количество позвоночных ганглиев соответствует числу костных сегментов: у куриных 7, у гусиных 9. 3, 4 и 5-й узлы сливаются со спинномозговыми ганглиями. Остальные лежат рядом, но не слиты. Серая и белая соединительные ветви почти не видны. Между собой узлы соединяются пограничным симпатическим стволом, который в грудном отделе с каждой стороны двойной. От последнего шейного, первого и второго грудных сегментов (у голубя) или только от первого грудного сегмента (у курицы) отходят преганглионарные волокна, формирующие сердечный нерв. Он идет рядом с краниальной полой веной, получает парасимпатические ветви от вагуса и образует несколько нервных сплетений в сердце, перикарде, бронхах и легких. Правый сердечный нерв развит сильнее левого.

В поясничнокрестцовом отделе число ганглиев соответствует числу сегментов. Они не сливаются со спинномозговыми ганглиями. Между собой соединены очень короткими нераздвоенными межузовыми сегментами пограничного симпатического ствола.

Кроме позвоночных ганглиев, лежащих на пограничном стволе, в состав симпатической нервной системы входят ганглии, расположенные возле и внутри стенок органов. Самый крупный из них — **чревный ганглий**, расположенный около чревной артерии и группы краниальных и каудальных брыжеечных ганглиев у корней брыжейки. От пограничного симпатического ствола отходит ряд преганглионарных волокон, формирующих большой и малый внутренностные нервы. Эти нервы заканчиваются в чревном, брыжеечных и других ганглиях. От этих ганглиев отходят постганглионарные волокна, образующие сплетения в сосудах и органах.

Особенностью вегетативной нервной системы птиц является **крупный кишечный нерв**. Анатомически он выявляется около дистального конца каудальной брыжеечной артерии, идет по брыжейке вдоль кишечника в краниальном направлении, иннервируя его от клоаки до двенадцатиперстной кишки. В своем составе он имеет от 30 до 50 ганглиев и содержит не только симпатические, но и парасимпатические волокна, отходящие к нему от блуждающего нерва и крестцового центра. От ганглиев отходят постганглионарные волокна к кишеч-

нику. Хвостовой отдел короткий, имеет 4—5 узлов, последний узел непарный, общий для правой и левой сторон пограничного ствола. Межузловые сегменты пограничного ствола часто раздваиваются.

Парасимпатическая нервная система (см. рис. 63, 66) имеет центры в среднем и продолговатом мозге и в крестцовом отделе спинного мозга. В головном отделе преганглионарные волокна (аксоны нейронов, находящихся в ядрах серого вещества) входят в состав III, VII, IX и X пар черепномозговых нервов. По функции это секретомоторные нервы. Волокна, выходящие из среднего мозга в составе глазодвигательного нерва, достигают ресничного ганглия. Постганглионарные волокна иннервируют ресничную мышцу. Волокна, выходящие из продолговатого мозга в составе лицевого нерва, доходят до клиновидного, решетчатого и ряда других ганглиев. Постганглионарные волокна иннервируют железы носовой полости, слезные, слюнные, железу мигательной перепонки.

Волокна, выходящие в составе языкоглоточного нерва, достигают ганглиев вместе с X парой нервов. Постганглионарные волокна иннервируют верхнюю и нижнюю гортань, слизистую глотки, трахеи, каудальную группу слюнных желез, пищевод, зоб.

Блуждающий нерв в основном состоит из парасимпатических волокон. Это смешанный нерв: двигательный и чувствительный, иннервирующий пищеварительный тракт, органы дыхания, сердце, большое количество желез, серозные оболочки (плевру, перикард, брюшину). Выйдя из черепной коробки, блуждающий нерв идет по шее рядом с яремной веной. В полость тела блуждающий нерв входит медиальнее яремной и краниальной полостей вен, между шейным и межключичным воздухоносными мешками. На своем пути блуждающий нерв тесно соединяется с соматическими и симпатическими нервами. В области головы и начала шеи его волокна разветвляются вместе с языкоглоточным и добавочными нервами, в области шеи — вместе с пограничным симпатическим стволом и его нервами, в полости тела, разветвляясь вместе с симпатическими нервами, иннервируют все внутренние органы.

Из крестцового отдела спинного мозга выходят преганглионарные парасимпатические волокна, доходящие до нескольких ганглиев. Постганглионарные парасим-

патические волокна входят вместе с симпатическими волокнами в состав тазового сплетения. Это сплетение вместе с другими сплетениями тазового отдела и кишечным нервом иннервирует пищеварительный канал, мочеточники, семяпроводы или яйцевод, копулятивные органы, а также кожу вокруг хвоста.

Глава X

Система органов чувств

Анализатор, по определению И. П. Павлова, — это сложный нервный механизм, начинающийся наружным воспринимающим аппаратом и кончающийся в мозге. Каждый анализатор состоит из рецептора, проводника и центра. Центрами являются участки центральной нервной системы, проводниками — нервы, рецепторами — органы чувств.

По области воспринимаемого раздражения рецепторы делятся на экстеро-, проприо- и интерорецепторы. Интерорецепторы находятся во внутренних органах и сигнализируют об их деятельности и состоянии. Проприорецепторы связаны с аппаратом движения, с их помощью ощущается положение и передвижение тела. Особенно много проприорецепторов в области суставов конечностей. Экстерорецепторы воспринимают раздражения из окружающей среды. Это органы чувств: зрения, слуха и равновесия, вкуса, обоняния, осязания. У птиц хорошо развиты органы зрения, слуха и равновесия, остальные — слабо.

ОРГАН ЗРЕНИЯ

Орган зрения — глаз — oculus — состоит из глазного яблока, в котором заключен рецепторный аппарат, защитных и вспомогательных образований. Глаза у птиц очень крупные, у гусиных и куриных их масса равна 0,4—0,6 % массы тела и превышает массу мозга. Крупные глаза обуславливают большое поле зрения. Кроме того, замечательным качеством глаза птиц является способность отличать объект от фона и улавливать его незначительные смещения. У большинства птиц глаза расположены по бокам головы, что значительно

увеличивает обзор, так как поле зрения каждого глаза составляет 140—170°. Но при этом на долю бинокулярного зрения приходится только 20—30° перед клювом. Для дневных птиц, к которым относятся все домашние птицы, характерны малая светочувствительность, дальноркость и большая острота зрения.

Глазное яблоко (рис. 67) по форме имеет вид двух полусфер разного диаметра, составленных вместе. Стенка его состоит из трех оболочек: фиброзной, сосудистой и сетчатой.

Фиброзная оболочка — наружная, образована соединительной тканью, делится на заднюю часть — склеру и переднюю часть — роговицу. *Склера*, или *белочная оболочка*, непрозрачная, белого цвета, так как в ней мало сосудов. Содержит хрящ, окостеневающий около выхода зрительного нерва. При переходе склеры в роговицу имеется 12—16 вогнутых костных пластинок, в совокупности составляющих *склеральное кольцо*. Пластинки концами заходят друг за друга, как в диафрагме фотоаппарата. Хрящ и склеральное кольцо являются опорой крупного глазного яблока. *Роговица* образована пучками тонких коллагеновых волокон, идущих параллельно ее поверхности. Сверху покрыта многослойным плоским неороговевающим эпителием — *конъюнктивной роговицы*. Поверхность эпителия покрыта углеводной пленкой, придающей ей зеркальный вид. Толщина роговицы в центре не превышает 200 мкм, а на периферии достигает 0,5 мм. У куриных она более выпуклая, у гусиных уплощенная. В роговице нет сосудов, но есть безмиелиновые чувствительные нервные волокна.

Сосудистая оболочка — средняя, хорошо развита, делится на заднюю часть — *собственно сосудистую* и переднюю часть — *ресничное тело*, которое переходит в радужную оболочку. Сосудистая оболочка образована соединительной тканью с большим количеством сосудов, образующих сети. Здесь же встречаются эластические волокна и пигментные клетки, которые у птиц с цветным оперением образуют сплошной слой. Отражающее пятно отсутствует. В передней части сосудистая оболочка расширяется и образует *ресничное тело*. В его образовании участвует также белочная оболочка и сетчатка. Оно имеет вид кольца, расположенного вокруг хрусталика в виде многочисленных радиальных складок соединительной ткани с большим количеством сосудов

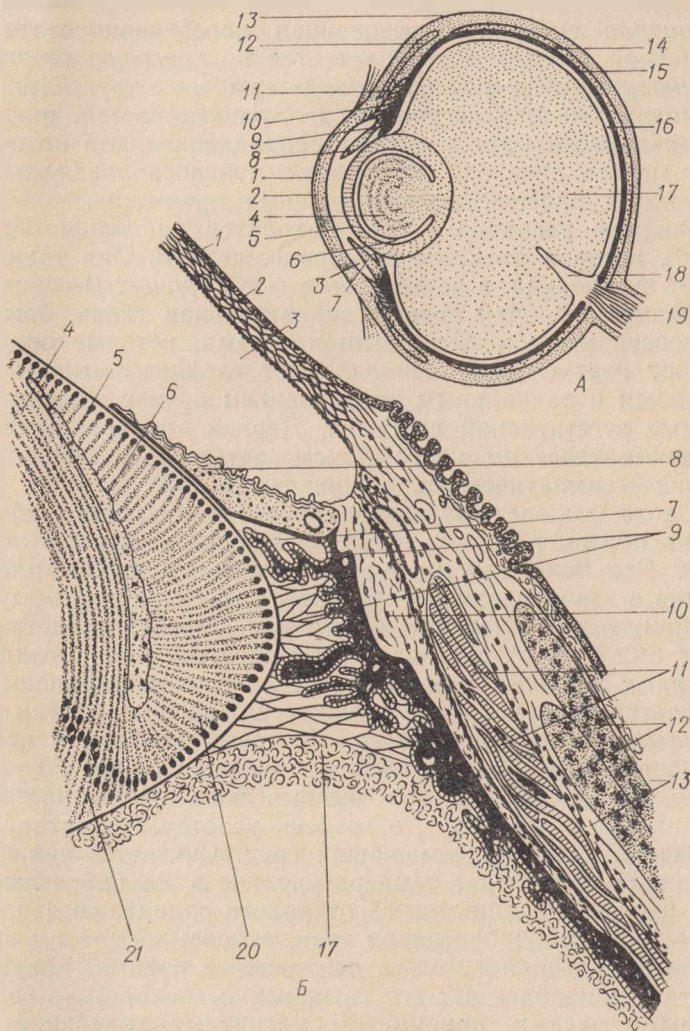


Рис. 67. Строение глаза (А — поперечный разрез, Б — угол глаза):

1 — конъюнктива роговицы; 2 — роговица; 3 — передняя камера глаза; 4 — хрусталик; 5 — капсула хрусталика; 6 — полость хрусталика; 7 — задняя камера глаза; 8 — радужная оболочка; 9 — ресничное тело; 10 — круговая (гребенчатая) связка; 11 — ресничные мышцы; 12 — пластинка склерального кольца; 13 — склера; 14 — хрящ склеры; 15 — сосудистая оболочка; 16 — сетчатка; 17 — стекловидное тело; 18 — гребень; 19 — зрительный нерв; 20 — валик хрусталика; 21 — хрусталиковые волокна.

и пигментных клеток. В состав ресничного тела входит *ресничная мышца*, образованная поперечнополосатой мышечной тканью. Она вплетается в *круговую связку* (*циннову, гребешковую*), отходящую от хрусталика. Ресничная мышца состоит из нескольких частей, в которых волокна идут в разных направлениях, что позволяет менять кривизну хрусталика, приспособлявая глаз к четкому видению разноудаленных предметов.

Впереди ресничного тела находится *радужная оболочка*, которая является его продолжением. Она также имеет вид кольца, а ее отверстие — это *зрачок*. В основе радужной оболочки лежит соединительная ткань, богатая сосудами и пигментными клетками, которые определяют цвет глаз. В ней залегают гладкие мышцы с круговым и радиальным направлением пучков, иннервируемые вегетативной системой. Первая иннервируется парасимпатическим нервом, вызывает сужение зрачка, вторая — симпатическим, расширяет зрачок.

Около выхода зрительного нерва *сосудистая оболочка* образует вырост в глубь глазного яблока — *гребень*. Это тонкая темноокрашенная клиновидная пластинка с веерообразной складчатостью. Вершиной обычно прикреплен к капсуле хрусталика. Гребень представляет собой массу сосудов в виде сложной сети. Между сосудами проходят незначительные пучки коллагеновых и эластических волокон, имеются пигментные клетки и скопления клеток нейроглии. Нервных волокон в нем не обнаружено. О роли гребня высказано свыше 30 гипотез, но до сих пор она не выяснена. Большинство склоняется к мнению, что гребень участвует в питании сетчатки и светопреломляющих сред. Считается также, что он поддерживает температуру глаза на определенном уровне, защищает глаз от яркого солнца, создавая его экранировку; благодаря тени, отбрасываемой им на сетчатку, позволяет видеть движущийся предмет прерывисто и тем облегчает его восприятие; может быть солнечными часами, приемником магнитных колебаний и способствовать ориентации перелетных птиц.

Сетчатка — внутренняя оболочка толщиной 150—200 мкм, делится на заднюю — *зрительную сетчатку* и переднюю — *слепую часть*. Слепая часть сетчатки покрывает ресничное тело и радужную оболочку. Зрительная часть сетчатки инвертирована; как и у млекопитающих, состоит из 10 слоев (рис. 68). К сосудистой

оболочке примыкает слой *пигментного эпителия*, клетки которого имеют длинные отростки, проникающие между структурами следующего слоя. Три следующих слоя образованы структурными частями рецепторных нейронов: их дендриты образуют *слой палочек и колбочек*, тела — *наружный зернистый слой*, аксоны — *наружный сетчатый слой*.

Нейроны по форме фоторецепторных отростков делятся на палочки, одинарные и двойные колбочки (рис. 69). *Палочки* и *одинарные колбочки* имеют такую же структуру, как у млекопитающих. *Двойные колбочки* состоят из двух плотно прижатых и несколько различающихся по форме колбочек. Одна из них считается основной, другая — добавочной. Палочки и колбочки птиц имеют примерно одинаковую длину. Их дистальные наружные членики (дендриты) несут на себе комплекты трехслойных мембран, содержащих зрительный пигмент. При переходе дистального членика в тело (внутренний членик) в колбочках имеется крупная жировая капля разного цвета: красная, желтая, желто-зеленая или бесцветная. Считается, что она является светофильтром, пропускающим световые лучи только определенной длины. Они обуславливают остроту зрения при ярком освещении.

В палочках нет жировых вакуолей, но много гликогена. Они способны улавливать слабые световые лучи. В латеральном секторе глаза преобладают двойные колбочки. Предполагают, что это место может быть участком наибольшей остроты зрения (Д. В. Мауер, Н. С. Мау, 1973).

В целом для глаза птиц характерна высокая острота зрения и смещение спектра в длинноволновую область: максимальная спектральная чувствительность — к оранжевым лучам, минимальная — к синим (А. А. Климов и др., 1972). Это следует учитывать при выборе ламп для птичников в зависимости от целей выращивания и содержания птицы.

Тела рецепторных нейронов имеют длину в среднем 7—10 мкм, аксоны — 16—25 мкм, в зависимости от типа клетки. Они вступают в синаптическую связь с ассоциативными нейронами в наружном сетчатом слое. Тела ассоциативных нейронов формируют *внутренний зернистый слой*. Различают несколько видов ассоциативных нейронов (биполярные, горизонтальные, амакриновые),

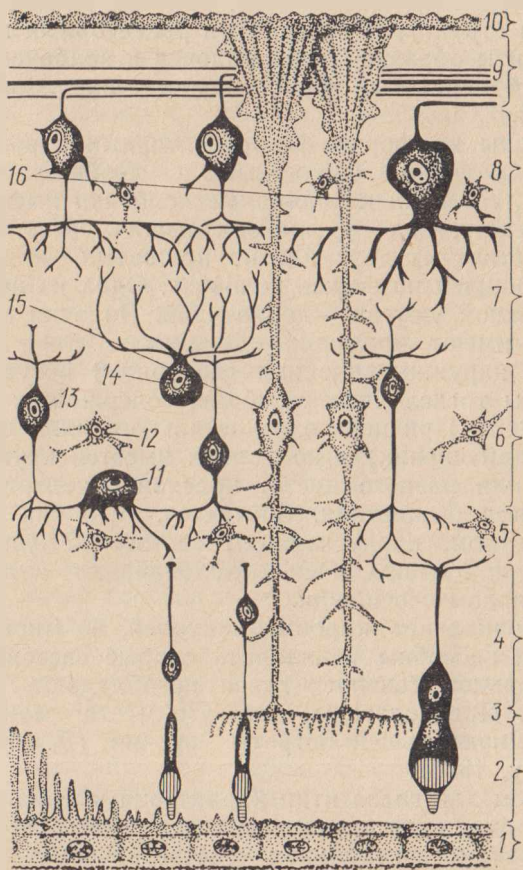


Рис. 68. Строение сетчатки:

1 — пигментный эпителий; 2 — слой палочек и колбочек; 3 — наружная пограничная мембрана; 4 — наружный зернистый слой; 5 — наружный сетчатый слой; 6 — внутренний зернистый слой; 7 — внутренний сетчатый слой; 8 — ганглионарный слой; 9 — слой волокон; 10 — внутренняя пограничная мембрана; 11 — горизонтальный нейрон; 12 — клетка нейроглии; 13 — биполярный нейрон; 14 — амакриновый нейрон; 15 — поддерживающая Мюллеровская клетка; 16 — ганглионарные нейроны.

которые связывают рецепторные нейроны как между собой, так и с глубже лежащими ганглионарными нейронами. В этом же слое находятся крупные мультиполярные мюллеровские клетки, которые, видимо, играют опорную и трофическую роль. Их отростки пронизывают всю толщину сетчатки и вступают в тесный контакт со всеми видами нервных клеток. Аксоны ассоциативных клеток вместе с дендритами ганглионарных клеток образуют **внутренний сетчатый слой**.

Ганглионарные нейроны у птиц лежат параллельными рядами между пучками нервных волокон. Пучки нервных волокон формируют **зрительный нерв**, который выходит из глаза в области слепого пятна. Место выхода нерва — **зрительный сосочек** — всегда прикрыто гребнем. Во всех слоях сетчатки имеются нейроглиальные клетки. Сосудов сетчатка не имеет.

Светопреломляющие среды. Первой светопреломляющей структурой является **роговица**. На границе воздух — роговица происходит резкое преломление лучей. Выпуклая роговица пропускает больше лучей и собирает их в яркое пятно. Кроме нее, свет преломляется при прохождении через *внутриглазную жидкость*, хрусталик и стекловидное тело. Между роговицей и радужной оболочкой имеется довольно большое пространство, заполненное *внутриглазной жидкостью*. Это **передняя камера глаза**. Между радужной оболочкой и хрусталиком находится маленькая **задняя камера глаза**. Камеры сообщаются между собой через **зрачок**.

Хрусталик — прозрачная двояковыпуклая линза. Наружная поверхность хрусталика у многих видов птиц более выпуклая, чем внутренняя. Он образован эпителиальными клетками, превратившимися в длинные тонкие прозрачные волокна. Тело хрусталика покрыто капсулой из однослойного эпителия и окружено кольцевым валиком, к которому прикрепляется хрусталиковая связка.

Стековидное тело занимает все пространство глазного яблока позади хрусталика. Это скопление желеобразного и жидкого межклеточного вещества белково-углеводной природы, в массе которого вкраплено небольшое число клеток.

Защитные и вспомогательные приспособления глаза. К ним относят орбиту, перiorбиту, веки, слезный аппарат, конъюнктиву, мышцы.

Орбита — обширное углубление в костях черепа, в котором покоится глазное яблоко.

Периорбита образована плотной соединительной тканью, выстилает орбиту. Между ней и орбитой находятся теплоизоляционные и амортизационные *жировые подушки*.

Снаружи глазное яблоко защищено веками: верхним, нижним и третьим. Ресниц нет. *Верхнее и нижнее* веки являются складками кожи с залегающими в них мышцами. В нижнем веке имеется *хрящевая пластинка*. Несмотря на это, оно более подвижно, чем верхнее. Покрывающая веки кожа, переходя на внутреннюю поверхность, становится *конъюнктивой века*, а переходя с него на роговицу, — *конъюнктивой роговицы*. Третье веко — *мигательная перепонка* — представляет собой соединительнотканную мембрану, лежащую в медиальном углу глаза. С помощью прикрепленных к ней мышц мигательная перепонка может закрывать весь глаз.

Слезная железа небольшая (масса 250—300 мг) красно-коричневого цвета, застенная, альвеолярная, веретеновидной формы. Лежит в ямке орбитальной стенки у медиального края. Единственный выводной проток отходит от ее заднего конца. Слезная жидкость на поверхности глаза не скапливается, так как она сливается в слезноносовый канал, а также связывается и впитывается углеводным покрытием конъюнктивы роговицы. *Слезноносовый канал* начинается от внутреннего угла глаза, несколько миллиметров идет в стенке носовой полости и открывается в ее задней трети.

Гардерова железа — небольшая застенная трубчато-альвеолярная железа, масса 85 мг. Лежит медиальнее глазного яблока, между орбитой и периорбитой. Функция до конца не выяснена, но существует точка зрения, что это лимфоэпителиальный орган, выполняющий иммунологические функции.

Из мышц, двигающих глазное яблоко, развиты четыре прямые (дорсальная, вентральная, латеральная и медиальная), две косые (дорсальная и вентральная), квадратная и пирамидальная. Все мышцы довольно слабые, в результате чего подвижность глаза птиц гораздо ниже, чем у млекопитающих.

ОРГАН СЛУХА И РАВНОВЕСИЯ

Орган слуха и равновесия — ухо — *auriculus* — состоит из трех частей: наружного, среднего и внутреннего уха.

Наружное ухо — звукоулавливающий аппарат, у большинства видов не имеет ушной раковины. Широкое *отверстие наружного слухового прохода* находится позади и несколько ниже орбиты, прикрыто кожной складкой, обрамленной мелкими перышками. Перья не только механически защищают наружный слуховой проход, но и участвуют в передаче звука, меняя положение и тем самым открывая или закрывая отверстие слухового прохода. Наружный слуховой проход короткий, образован фиброзной тканью, направляется вниз, затем круто поворачивает назад, в результате чего барабанная перепонка не видна. В стенках наружного слухового прохода имеются *трубчато-альвеолярные железы*.

Барабанная перепонка отделяет наружное ухо от среднего. Это соединительнотканная пластинка

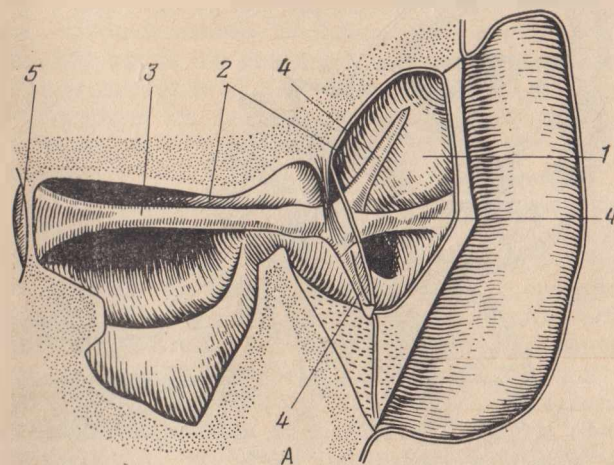
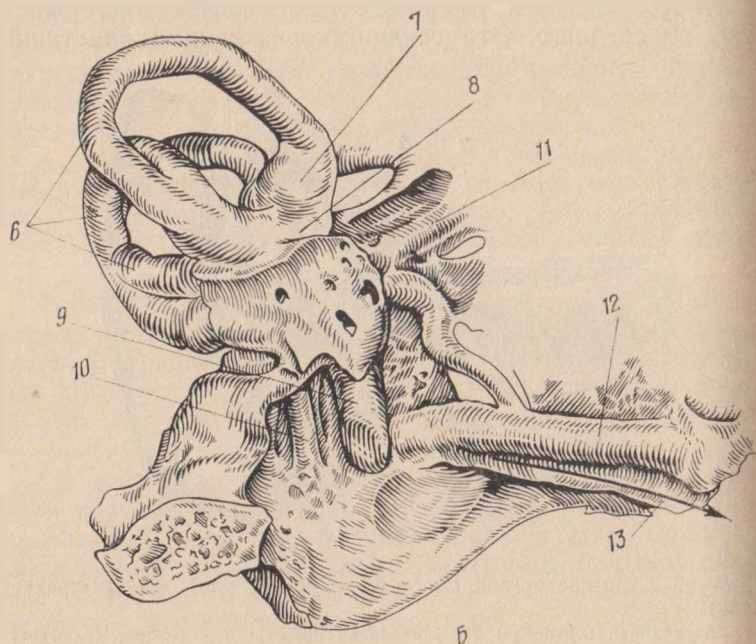


Рис. 69. Строение органа слуха (А — среднее ухо); Б — внутреннее ухо):

1 — барабанная перепонка; 2 — барабанная полость; 3 — столбик; 4 — отростки столбика; 5 — овальное окно, закрытое основанием столбика; 6 — полукружные каналы; 7 — ампула полукружного канала; 8 — преддверие; 9 — улитка; 10 — канал блуждающего нерва; 11 — глазничный канал; 12 — канал сонной артерии; 13 — наружный слуховой проход.

с большим содержанием эластических волокон, с обеих сторон покрытая эпителием. Она имеет форму купола, вершиной обращенного в наружное ухо. Центр ее более тонкий, чем периферия. Прикреплена к костям, окружающим наружный слуховой проход. У куриных в виде замкнутого, у гусиных в виде незамкнутого кольца.

Среднее ухо (см. рис. 69) — звукопередающий аппарат, состоит из барабанной полости и одной слуховой кости — столбика. Барабанная полость неправильной формы, находится в височной кости, сообщается с пневматическими полостями костей черепа, а с помощью *глоточно-барабанной (евстахиевой) трубы* — с полостью ротоглотки. Благодаря этому давление на барабанную перепонку равно атмосферному. От внутреннего уха среднее ухо отделено костной стенкой с двумя окошками, затянутыми фиброзными пленками: *оваль-*



ным (*окно преддверия*) и круглым (*окно улитки*). В барабанной полости заключена слуховая косточка — столбик, лежащая между барабанной перепонкой и овальным окном. Столбик имеет сложную форму и состоит из костной и хрящевой частей, между которыми сохраняется подвижность. Столбик с барабанной перепонкой, кроме того, связан мышцей — *напрягателем барабанной перепонки*.

Внутреннее ухо — звуковоспринимающий аппарат, расположен в скалистой части каменистой кости. Состоит из костного лабиринта, внутри которого находится перепончатый лабиринт. Пространство между ними заполнено *перилимфой*. Костный лабиринт состоит из *преддверия*, *трех полукружных каналов* и *улитки* с расширением на конце — *лагеной*. Наибольшая его высота равна 12,5 мм. Перепончатый лабиринт заполнен *эндолимфой* с кристаллами кальция — *отолитами*. В преддверии и полукружных каналах находится орган равновесия, в улитке — орган слуха.

Улитка — слегка изогнутая трубочка длиной около 4 мм и шириной 1,5 мм, с закругленным концом. От костной стенки улитки внутрь отходит два хряща — передний и задний. К ним прикрепляется перепончатая улитка, которая таким образом перегородивает костную улитку вдоль на два канала: *барабанную лестницу* и *лестницу преддверия*. Обе они заполнены перилимфой и контактируют со средним ухом: барабанная лестница — с круглым окном, лестница преддверия — с овальным окном.

Верхняя стенка перепончатой улитки называется *сосудистой мембраной (покрышкой)*, соответствует рейснеровой мембране млекопитающих. Она толстая, состоит из рыхлой соединительной ткани с густой сетью капилляров, покрыта эпителием, часть клеток которого вырабатывает эндолимфу. Нижняя стенка перепончатой улитки называется основной мембраной. На ней расположен орган слуха, подобный кортиеvu органу млекопитающих, но так как он не содержит многих структур, характерных для кортиева органа, то называется *слуховым сосочком*, как у рептилий. Над слуховым сосочком плавает *покровная (текториальная) мембрана*, отходящая от переднего хряща.

Слуховой сосочек (кортиев орган птиц) имеет вид слабовыпуклого эпителиального валика, проходящего

по всей перепончатой улитке. Третья часть его ширины лежит на переднем хряще, остальные — на основной мембране. В слуховом сосочке различают *чувствующие* и *поддерживающие* клетки. К чувствующим клеткам подходят терминали дендритов ганглионарных клеток. На апикальном полюсе они несут многочисленные (до 100) волоски (стереоцилии), за что часто называются *волосковыми*.

Покровная мембрана имеет ячеисто-губчатую структуру и соединена тонкими нитями с поддерживающими клетками. При колебании основной мембраны волоски чувствующих клеток входят в ячейки покровной мембраны. Их раздражение передается через синапсы чувствительным нейронам, залегающим в виде спирального ганглия в массе переднего хряща. Аксоны чувствительных нейронов формируют слуховой нерв, выходящий в области преддверия. Различные участки слухового сосочка воспринимают звуковые волны различного диапазона и частоты. Несмотря на короткую улитку, птицы обладают хорошим слухом, что объясняется гораздо большим количеством волосковых клеток, чем у млекопитающих.

Орган равновесия — вестибулярный аппарат расположен в полукружных каналах, преддверии и конце улитки — лагене. Полукружные каналы расположены в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Длина каждого канала равна 5 мм, а диаметр 1 мм.

ОРГАН ОБОНЯНИЯ

Орган обоняния расположен в задней камере носовой полости на дорсальной носовой раковине, слизистая оболочка которой выстлана обонятельным эпителием и содержит боуменовы (обонятельные) железы. Обонятельный эпителий состоит из клеток трех типов: рецепторных, опорных и базальных. Высота эпителия в разных участках колеблется от 20 до 60 мкм. Поверхность его покрыта слизью, выделяемой *боуменовыми железами*. Рецепторные клетки — это биполярные нейроны, короткие дендриты которых, расположенные в пласте эпителия, оканчиваются булавовидными расширениями, снабженными ресничками и микроворсинками. Аксоны рецепторных нейронов формируют обонятельный нерв. В настоящее время считается, что птицы

могут ощущать запах пищи не только на вдохе, но и на выдохе. Благодаря тому что в области хоан при закрытом клюве образуется свободное пространство, мелкие пищевые частицы не проглатываются сразу, а накапливаются в этом пространстве до определенного объема. Воздух и при вдохе и при выдохе проходит через хоаны, частично заходит в обонятельную область и анализируется.

ОРГАН ВКУСА

Орган вкуса — **вкусовая почка**. По строению похожа на вкусовую луковицу млекопитающих. Это овальное тельце, в средней части которого лежат веретенообразные вкусовые клетки. Апикальные концы клеток снабжены волосками, к базальному концу подходят чувствительные нервные окончания — разветвления дендритов языкоглоточного и язычной ветви тройничного нервов. Вкусовые клетки окружены оболочкой из поддерживающих клеток. На поверхность эпителия языка вкусовая почка открывается порой. Вещества корма, попадая в пору, контактируют с волосками, отчего вкусовые клетки раздражаются. Раздражение передается на чувствительные нервные окончания и по указанным нервам достигает головного мозга, где и анализируется.

Количество вкусовых почек невелико и снижается в онтогенезе. У суточных цыплят обнаружено до 500 вкусовых почек, расположенных как на передних, так и на задних частях языка. Сильное ороговение спинки языка приводит к редукции вкусовых почек, у взрослых их насчитывают едва лишь несколько десятков на аборальных участках языка и около выводных протоков слюнных желез. Лучше развиты вкусовые почки у гусей и уток, но и у них количество почек не превышает 25—70 штук.

Если сравнить количество вкусовых почек птиц (десятки штук) с количеством их у млекопитающих (десятки тысяч), то становится понятно, что орган вкуса у птиц развит чрезвычайно слабо. Тем не менее считается, что птицы могут различать горькое, сладкое, соленое.

ОРГАН ОСЯЗАНИЯ

Орган осязания — это рецепторное поле кожи, в котором заключены разные чувствительные нервные окончания. В зависимости от строения различают свободные и несвободные нервные окончания. Об их строении см. гл. I.

- Артерия акромиальная** 232
- аорта 177, 229—240
 - бронхиошведодная 223
 - верхнечелюстная 167
 - внутренняя грудная 232
 - внутренняя подвздошная 204
 - внутренняя сонная 167, 234
 - внутренняя челюстная (нёбная) 234
 - глубокая бедренная 237
 - глубокая плеча 236
 - грудничная 232
 - грудничноключичная 232
 - дорсальная плечевая 238
 - затылочная 233
 - каудальная бедра 237
 - каудальная брыжеечная 235, 267
 - каудальная почечная 185, 236
 - ключичная 232
 - коронарная (венечная) 227, 230
 - краниальная бедра 237
 - краниальная брыжеечная 150, 151, 235
 - краниальная окружная плеча 236
 - легочная 175, 229, 230
 - лицевая 234
 - локтевая 237
 - лучевая 237
 - межреберная 235
 - наружная подвздошная 237
 - наружная сонная 136, 233
 - нижнечелюстная 234
 - общая сонная 140, 233, 246
 - печеночная 161, 239
 - пищеводная 220
 - плечевая 236, 237
 - плечеголовная (бесзымянная) 230, 232
 - подключичная 232, 236
 - подколенная 237
 - подподаточная 236
 - подмышечная 232
 - подмышечная (подкрыльцовая) 236
 - позвоночная 233—235, 245
 - поясничнокрестцовая 235
 - седалищная 204, 232, 236, 237
 - семенная 235
 - спинномозговая 233
 - большеберцовая 237, 238
 - средняя крестцовая 232, 236
 - чревная 145, 150, 219, 234, 235, 267
- Вена воротная** 146, 161, 239
- выносящая почки 238
 - грудная 238
 - каудальная полая 162, 225, 238, 240, 249
 - левая краниальная полая 145, 225, 238, 268
 - легочная 175, 226, 229, 230
 - печеночная 162, 239
 - подвздошная 238, 239
 - подмышечная 238
 - подключичная 238
 - позвоночная 238, 240
 - почечная 238
 - правая краниальная полая 145, 225, 238, 240, 268
 - приносящая почки 238
 - седалищная 238
 - яремная 220, 238, 240, 268
- Воздухоносный мешок** 96, 97, 99, 141, 144, 149, 151, 165, 171, 173, 174, 176, 178, 181, 224
- Воротная система — почки** 185, 238, печени 220, 238
- Ганглий** 130, 197, 262, 267
- Гипоталамус** 246, 253
- Гипофиз** 202, 241—245, 246
- Глаз** 166, 186, 234, 240, 251, 258, 269—278
- Глотка** 126, 131, 133, 135, 136, 167, 262, 268
- Гортань** 133, 166, 180, 233
- верхняя 89, 165—169, 268
 - нижняя 165, 171, 224, 234, 262, 268
- Железа копчиковая** 12, 21—23
- носовая 167, 186, 268
 - общекишечные (крипты) 151, 152, 153, 155, 156
 - орбитальная 167
 - слезная 167, 259, 268
 - слюнная 130, 131, 133—136, 233, 234, 260, 268
- Желудок** 123, 136, 140, 147

— железистый 136, 140, 158, 221, 233—235

— мышечный 140, 143—145, 149, 150, 158, 179, 235

Желчный пузырь 158, 235

Жировая подушка 15, 144, 145, 149, 150, 180, 181

Зоб 17, 136, 139—140, 233, 267, 268

Кишка двенадцатиперстная 147, 149—150, 153, 159, 163, 235

— поджелудочная 141, 147, 150, 151, 154, 235

— прямая 147, 155, 156, 181

— слепая 141, 147, 150, 151, 154, 235, 240

— тощая 147, 149—151, 235

Клоака 97, 147, 154, 155, 157, 179, 191, 193, 203, 208, 222, 235, 236, 240

Клоакальная сумка 156, 210, 215, 220, 222—223, 236

Ключица 62, 67, 86, 99, 101, 102, 104, 105, 139, 175

Коленная чашка 74, 77, 113, 114—116, 119, 121, 122

Костный мозг 210, 211—218

Кость — беговая — см. плюсна-плюсневая

— бедренная 72, 77, 109, 111—113, 116, 118, 119, 121, 179

— большеберцово-заплюсневая 75, 77, 78, 113—119, 121

— верхнечелюстная 56, 128, 166

— височная 53, 60, 86, 87, 89

— грудная 67, 95—97, 109, 101, 108, 122, 138, 178, 224, 225, 232

— затылочная 50, 60, 86, 89, 90, 91, 234, 262

— каменистая 53

— квадратная 50, 57, 60, 88, 89, 234

— клиновидная 50, 51, 60, 88, 234, 260

— коракондная 63, 67, 68, 100—104, 108, 176, 178, 232

— крыловидная 50, 57, 60, 88, 89

— лобная 55, 86, 166, 186, 234, 258

— локтевая 66, 68, 69, 104, 105, 107, 108

— локтевая запястья 66, 106

— лонная 72, 86, 94, 97, 112, 113—115, 156

— лучевая 66, 58, 69, 104—108

— лучевая запястья 66, 106

— малоберцовая 75, 113, 114, 117—119, 121

— межчелюстная (резцовая) 56, 60, 128, 129, 134, 166

— пёбная 57, 60, 88, 129, 166

— нижнечелюстная 58, 60, 86—89, 128, 234

— носовая кость 56, 128, 166

— первая плюсневая 76

— плечевая 64, 68, 69, 80, 101—108, 178

— плюсна-плюсневая 11, 18, 75, 78, 117—120

— подвздошная 45, 70, 77, 92, 94, 97, 102, 105, 109, 111—115, 181, 237

— подязычная 59, 89, 132, 233

— поясничнокрестцовая (крестцовая) 45, 70, 77, 92—94, 181

— пястнозапястная 66, 69, 106

— решетчатая 50, 53, 166, 258

— седалищная 72, 94, 111—114

— сезамовидная 104, 122

— скуловая 49, 57, 60, 88, 89

— слезная 49, 57, 166

— тазовая 70, 77, 112, 179

— теменная 55, 234

— язычная 132

Летательная перепонка 86, 237

— передняя 69, 101, 105, 237

— задняя 69, 99, 102, 236

— легкие 96, 136, 158, 171—176, 178, 181, 187, 224, 230, 233, 240, 249

— лимфатические сосуды 136, 239, 240

— лимфатический узел 218, 240

— лопатка 61, 67, 68, 98—100, 102—104

Матка (скорлуповый отдел) 203, 204, 206—208

Миндалины глоточная 133

— пищеводная 18, 215, 249

— слепой кишки 154, 155, 215, 240

Мозг спинной 233, 255—257

— головной 233, 234, 240, 251

— конечный 251—253

— оболочки 234, 241, 257, 258

— продолговатый 255, 259

— промежуточный 253, 254, 258

— средний 254

Мочеточник 185, 186, 191

Мозжечок 254—255

Мышцы

— двойничные 112, 113, 237

— межостистые 91

— межлопачечные 91

— межреберные 94, 96, 233, 263

— небночелюстные 129

— подниматели ребер 95

— рулевых перьев 94

— язычные 131

— большая грудная 84, 86, 263

— большая дорсальная прямая голы 89

— височная 87

— внутренняя запирающая 112, 113, 204

— внутренняя косая живота 133

- внутренняя крыловая 97
- внутренняя крыловая 133
- глубокая грудная (надкоракоидная, подключичная) 101, 103, 108, 232, 264
- глубокая (малая) зубчатая 100
- глубокая (малая) ягодичная 111, 264
- глубокий прокатор 108
- глубокий сгибатель пальцев 107
- глубокий сгибатель пальцев (перфорирующий) 119, 120, 121, 264
- гребешковая 112, 114—117, 121
- груднокоракоидная 100, 263, 264
- грушевидная 111, 112
- двубрюшная шеи 91
- двуглавая бедра 85, 265
- двуглавая бедра 112—117
- двуглавая плеча 84, 264
- двуглавая плеча 104, 105
- дельтовидная 102, 105, 264
- длинная малоберцовая 117
- длинная шеи 92
- длиннейшая (восходящая) шеи 91, 93
- длиннейшая спины 92
- длинный напрягатель передней летательной перепонки 105
- длинный разгибатель пальцев 118
- длинный разгибатель шеи 91, 233
- длинный сгибатель I пальца 120
- длинный сгибатель пальцев (парфорирующий и перфорируемый) 119, 120
- жевательная 86, 234
- задняя большеберцовая 118
- задняя лопаткоплечевая 103, 264
- икроножная 114, 116
- капюшонообразная 86
- крыловидная 88
- квадратная бедра 111, 113
- квадратнонижнечелюстная 88
- крыловидноквадратная 88
- клиновидноквадратная 89
- клиновиднокрыловидная 89
- коракоидоплечевая 103, 232, 236, 264
- короткая малоберцовая 118, 121
- короткий напрягатель передней летательной перепонки 105
- короткий разгибатель пальцев 118
- короткий сгибатель пальцев (парфорируемый) 119, 121
- короткий сгибатель шеи 92
- косая каудальная головы 90
- косая краниальная головы 90
- лестничная 95
- локтевой разгибатель запястья 105, 264
- локтевой сгибатель запястья 106
- малая дорсальная прямая головы 89
- малая переплетенная 90
- небоквадратная 89
- напрягатель задней летательной перепонки 105, 264
- напрягатель широкой фасции бедра 112—116, 237, 265
- наружная запирающая 112, 113, 237, 264
- наружная косая живота 97
- общий разгибатель пальцев 264
- опускающий нижней челюсти (двубрюшная) 88, 89
- опускающий хвоста 94
- остистая и полустистая спины 93
- остистая шеи 91, 93
- передняя (краниальная) большеберцовая 117
- передняя лопаткоплечевая 103, 264
- плечевая 105
- поверхностная большая грудная 101—103, 105, 108, 232
- поверхностная (большая) зубчатая 90, 236, 263
- поверхностная ягодичная 109, 111, 113, 237, 265
- поверхностный прокатор 108
- поверхностный сгибатель пальцев 106, 107, 114, 115
- подвздошная 112, 113
- подкожная брюшная 86
- подкожная грудная 86
- подниматель квадратной кости 88
- подколенная 117
- подлопаточная 100, 236, 264
- подниматель хвоста 94
- подъязычночелюстная 89
- полустистая и многогроздельная шеи и спины 91
- полуперепончатая 84, 112—114, 116, 117
- полусухожильная 112—114, 116, 117, 265
- поперечная грудная 95
- поперечная живота 97
- поперечная нижнечелюстная 89
- портняжная 84, 112, 114—117
- поясничнореберная 92
- прямая живота 97
- прямая латеральная головы 90
- прямая медиальная головы 90
- приводящая 112, 113, 237
- прямой ventральный сгибатель головы 90
- пяточная 116
- ребернокоракоидная 100
- ромбовидная 99, 263
- сжиматель шеи 86

— средняя ягодичная 109, 113, 237, 264
 — стройная 84, 85, 114, 237, 112, 113, 115, 117, 121, 265
 — супинатор 108, 264
 — сфинктер ануса клоаки 97, 236
 — трапецеидная (треугольная) 98, 99, 263
 — треугольная (селезенновидная) головы 90
 — трехглавая голени 116, 117
 — трехглавая плеча 104, 232, 236, 264
 — четырехглавая бедра 115, 237
 — широчайшая спины 101, 263

Надклявье 16—18, 88, 89, 128, 166
Надпочечник 187, 197, 235, 240, 244, 249—250
Нерв бедренный 265
 — блоковый 259
 — блуждающий 136, 140, 147, 150, 227, 238, 262, 263, 266
 — большеберцовый 265
 — верхнечелюстной 259
 — внутренностный 262
 — глазничный 259
 — глазодвигательный 258—259, 268
 — добавочный 262, 268
 — кожный латеральный бедра 264
 — крапильный ягодичный 264
 — лицевой 136, 260, 266, 268
 — локтевой 264
 — лучевой 264
 — малоберцовый 265
 — мышечнокожный 264
 — нижнечелюстной 260
 — обонятельный 167, 258
 — отводящий 260
 — подвздошнопаховый 264
 — подвздошноподкрышный 264
 — подлопаточный 264
 — подмышечный 264
 — подъязычный 136, 262, 266
 — седалищный 265
 — сердечный 227
 — слуховой 262
 — тазовый 204
 — тройничный 136, 167, 259
 — языкоглоточный 136, 262, 263, 266, 268
 — ясный (подкожный) бедра и голени 265

Паращитовидная железа 247

Перо 17, 22, 23, 25, 28, 29, 94, 102, 106, 107, 108
Печень 96, 123, 141, 149, 150, 156—162, 178, 201, 202, 212, 218, 223, 224, 235, 239
Пищевод 133, 136—139, 178, 223, 230, 233, 234, 241, 262, 268
Пограничный симпатический ствол 227, 265—267
Позвонок грудной 40, 91—93, 95, 98, 99, 102, 177, 233—235
 — осевой 39
 — поясничный 44, 92, 93, 102, 181, 235
 — сакральный (пояснично-крестцовый) 42, 113, 115, 181
 — хвостовой 45, 77, 94, 114, 178, 179, 236, 240
 — шейный 36, 89, 90, 91, 93, 95, 99, 102, 176, 220, 233
Поджелудочная железа 149, 150, 162—165, 235, 239
Подклявье 18, 88, 89, 128
Почка 172, 181—185, 187, 191, 197, 235, 237, 240, 249
Придаток семенника 187, 190—191, 195, 196
Ребро 40, 92, 94—97, 100—103, 172, 178, 203, 223, 233, 235
Ротовая полость 126, 133, 166, 234
 — дно 89, 126, 130—135
 — крыша (свод) 128, 132, 134,
Селезенка 141, 158, 163, 210, 211, 215, 216, 218—220, 235
Семенник 186, 187—190, 195, 196, 244, 249
Семяпровод 186, 187, 191—192, 195, 196
Сердечная сумка 187, 224, 233
Сердце 136, 158, 172, 178, 210, 223—228, 268
Серозная полость 123, 144, 147, 158, 160
Слюноточительный орган 156, 187, 192
Сошник 57, 166
Сплетение нервное плечевое 263
 — поясничнокрестцовое 261
 — спинальное 265
 — тазовое 265, 269
 — солнечное 147
 — яичниковое 199, 204
Ствол грудных артерий 232
 — легочный 227—229
 — плечеголовной 220
 — соннопопозвоночный 232, 233
Сустав затылоочноатлантический 47
 — атлантноосевой 47, 233
 — бедробедровый 77
 — бедрочашечный 77
 — бугорка ребра 48

— голеноплюсневый (заплюсневый) 78, 114, 116

— головки ребра 48

— запястный 69, 105

— затылочноосевой 47

— коленный 77, 85, 112—117

— локтевой 68, 104—106

— пальцевый 69

— плечевой 67, 100, 101, 105, 220, 236

— тазобедренный 77, 85, 109, 112—114, 117, 237

— челюстной 60, 88, 233

Тимус (зобная железа) 210, 215, 218, 220—223, 233, 239

Трахея 136, 165, 168—171, 178, 224, 233, 234, 238, 240, 246, 262, 267, 268

Цевка 11, 15, 18, 75, 121

Шитовидная железа 220, 239, 243, 246—247

Эпифиз 245—246, 253

Язык 89, 131, 132, 166, 167, 233, 262

Яйцевод 156, 179, 181, 186, 193, 197, 202—204, 206, 208—210, 237, 240, 243, 245

Яичник 179, 186, 197—199, 200, 201, 204, 208, 209, 244, 249

Введение	3
Глава I. Система органов кожного покрова	12
Кожа	12
Производные кожи	17
Глава II. Аппарат движения	31
Скелет	31
Стволовой скелет	36
Скелет шейного отдела	36
Скелет грудного отдела	40
Скелет хвостового отдела	45
Соединение костей стволовой части тела	47
Скелет головы — череп	49
Мозговой отдел черепа	50
Лицевой отдел черепа	55
Соединение костей черепа	60
Скелет конечностей	60
Скелет грудной конечности	60
Соединение костей крыла	67
Скелет тазовой конечности	70
Соединение костей тазовой конечности	77
Скелетные мышцы	79
Подкожные мышцы	86
Мышцы головы	86
Мышцы шеи	90
Мышцы спины	92
Мышцы хвоста	93
Мышцы грудной клетки	94
Мышцы живота	97
Мышцы грудной конечности (крыла)	98
Мышцы свободной конечности	102
Мышцы свободной конечности, лежащие в области плечевого пояса и действующие на плечо через плечевой сустав	102
Мышцы, лежащие в области плеча и предплечья и действующие на предплечье через локтевой сустав	104
Мышцы, лежащие в области плеча и предплечья и действующие на пясть через запястный сустав	105
Мышцы, лежащие в области предплечья и кисти и действующие на пальцы	106
Мышцы тазовой конечности	109
Мышцы, расположенные в области тазового пояса и действующие на тазобедренный сустав	109

Мышцы, расположенные в области бедра и действующие одновременно на тазобедренный и коленный суставы . . .	113
Мышцы, лежащие в области бедра и действующие на коленный сустав	115
Мышцы, лежащие в области голени и действующие на заплюсневый сустав	117
Мышцы, лежащие в области голени и действующие на пальцы	118
Вспомогательные приспособления для работы мышц	122
Глава III. Понятие о внутренностях и полостях тела . . .	123
Система органов пищеварения	123
Ротоглотка	126
Пищеводно-желудочный отдел	136
Кишечник	147
Тонкий отдел кишечника	149
Толстый отдел кишечника	154
Печень	156
Поджелудочная железа	162
Глава IV. Аппарат дыхания	163
Глава V. Органы мочевыделения	181
Глава VI. Органы размножения	186
Половая система самца	187
Половая система самки	197
Глава VII. Система крово- и лимфообращения	210
Кровь и лимфа	211
Органы кроветворения	217
Сердце	223
Кровеносные сосуды	228
Круги кровообращения	228
Малый круг кровообращения	229
Большой круг кровообращения	230
Лимфатическая система	239
Глава VIII. Железы внутренней секреции	241
Глава IX. Нервная система	250
Центральная нервная система	251
Периферическая нервная система	258
Вегетативная нервная система	265
Глава X. Система органов чувств	269
Орган зрения	269
Орган слуха и равновесия	277
Орган обоняния	280
Орган вкуса	281
Орган осязания	281
Предметный указатель	282