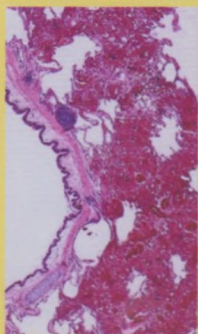
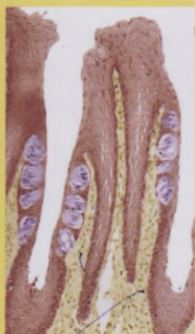
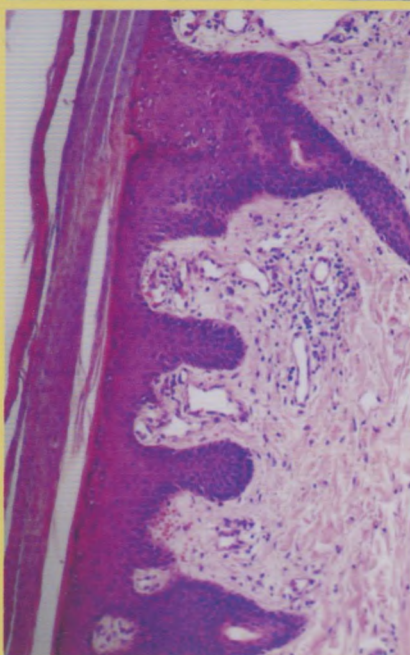
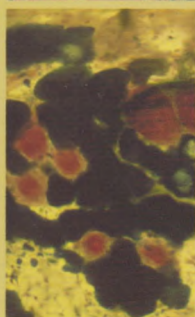
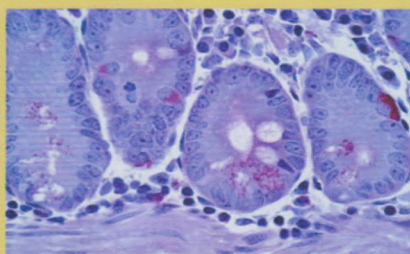
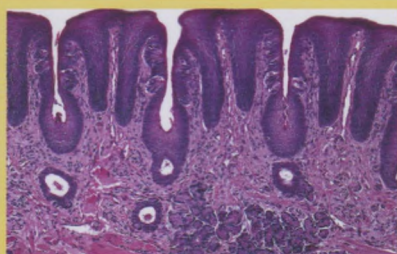


Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов, Н.Б. Дилмуродов

ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

Учебник



Самаркандский государственный университет ветеринарной
медицины, животноводства и биотехнологий

Учреждение образования
«Витебская ордена «Знак Почета» государственная академия
ветеринарной медицины»

Д. Н. Фезотов, Х. Б. Юнусов, Н.Б. Дилмуродов

ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

Учебник

Ташкент – 2023
Издательство «Fan ziyosi»

591.8

P342

УДК: 452.285.124.20

ББК: 28.66(0)

Частная гистология домашних животных : учебник для студентов по специальности «Ветеринарная медицина» / Д.Н. Федотов, Х.Б. Юнусов, Н.Б. Дилмуродов. – Ташкент, 2023. Издательство «Fan ziyosi». – 288 с.

Авторы:

Федотов Д. Н. – кандидат ветеринарных наук, доцент

Юнусов Х. Б. – доктор биологических наук, профессор

Дилмуродов Н.Д. – доктор ветеринарных наук, профессор

Рецензенты:

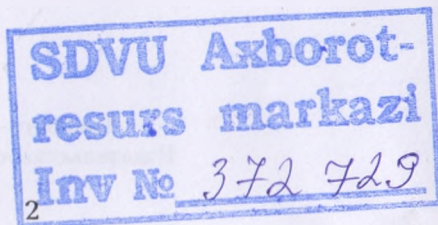
Малашко В. В. – доктор ветеринарных наук, профессор кафедры анатомии животных, декан факультета ветеринарной медицины УО «Гродненский государственный аграрный университет»

Менькова А. А. – доктор биологических наук, профессор кафедры нормальной и патологической морфологии и физиологии животных ФГБОУ ВО «Брянский государственный аграрный университет»

Учебник содержит информацию по частной гистологии домашних птиц и млекопитающих, основанную на современных данных функциональной и возрастной морфологии различных органов и систем. Все термины приведены в соответствии с международной ветеринарной гистологической номенклатурой.

Учебник подготовлен в соответствии с образовательным стандартом Узбекистана и Беларуси для высших учебных заведений по специальности «Ветеринарная медицина».

ISBN: 978-9910-742-2-1-7



СОДЕРЖАНИЕ

	Введение	4
ГЛАВА 1.	Общие принципы строения органов.....	5
ГЛАВА 2.	Регенерация и радиочувствительность органов.....	8
ГЛАВА 3.	Система органов дыхания.....	12
ГЛАВА 4.	Эндокринная система.....	30
ГЛАВА 5.	Пищеварительная система.....	59
ГЛАВА 6.	Мочевая система.....	114
ГЛАВА 7.	Половая система самцов.....	125
ГЛАВА 8.	Половая система самок.....	139
ГЛАВА 9.	Сердечно-сосудистая система.....	155
ГЛАВА 10.	Система гемоцитопоза и иммунной защиты.....	174
ГЛАВА 11.	Система кожных покровов.....	191
ГЛАВА 12.	Органы чувств.....	227
ГЛАВА 13.	Органы нервной системы.....	246
	Словарь гистологических терминов.....	261
	Литература.....	282

ВВЕДЕНИЕ

Частная гистология – это учение о тканях и особенностях их развития, строения, функций и межтканевых взаимодействий в составе органов и систем органов животных.

Органогенез протекает на основе взаимодействия гистогенезов, в процессе которого формируются структурно-функциональные единицы органа. Для обозначения последних предложен ряд понятий (функциональные элементы, микрорайоны, регионы, модули, ансамбли). Поскольку в состав структурно-функциональных единиц органов входят клетки разной тканевой природы и разные ткани, необходимы знания о тканевой специфике, источниках их развития, этапах гистогенеза и регенерации у животных.

В учебнике «Частная гистология домашних животных» рассматриваются вопросы гистологии различных органов и систем животных. Эти знания позволяют сформировать способность определять биологический статус, нормативные и физиологические показатели организма. В любой орган входят различные ткани, состоящие из разных типов клеток и межклеточных структур, причем именно их функциональное взаимодействие обычно в целом определяет функции органов и систем.

Кроме основных домашних животных, в учебнике приведены некоторые данные для сравнения по особенностям строения органов у промысловых, диких и экзотических животных.

Каждый орган имеет закреплённые в эволюции принципы взаимодействия клеток и межклеточных структур. Межклеточные и межтканевые отношения могут иметь значительные индивидуальные, а также половые и возрастные отличия, которые находятся в пределах основной нормы. Ориентиром для анализа структурно-функциональных изменений являются знания о строении неизменённых, здоровых клеток, тканей, органов и систем. Выделение главных, специфических структур органа позволяет рациональнее использовать логический аппарат сравнения.

ГЛАВА 1. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ СТРОЕНИЯ ОРГАНОВ

Орган – это иерархическая система, часть организма, имеющая специфическое строение, образованная несколькими тесно взаимодействующими для выполнения специфических органных функций типами тканей. Любой орган животного организма развивается из нескольких зародышевых листков (эмбриональных зачатков) и представляет собой анатомически и функционально оформленную часть организма. Поэтому в состав органа всегда входит несколько типов тканей, которые расположены не хаотично, а в строгом для каждого органа порядке, образуя сложную и закономерную структуру, соответствующую функциям органа и обеспечивая возможность его питания и иннервации. При этом одна из составляющих орган тканей является основной, ведущей в функциональном отношении, т.е. ответственной за основные органные функции. Вследствие разнообразия функций гистологическое строение органов также далеко неодинаково, и в организме невозможно найти два абсолютно идентичных органа (исключая парные).

Специфические особенности строения в любом органе животных включают клеточный и тканевой состав, межклеточные отношения, органные конструкции, характер кровоснабжения и иннервации. При этом все они подчинены необходимости оптимального функционирования органа.

Органы подразделяют на *паренхиматозные и полые (трубчатые)*. *Паренхиматозными органами* являются: печень, селезёнка, головной мозг и другие. В этих органах выделяют капсулу, внутриорганный строуму (чаще всего это соединительная ткань с проходящими в ней кровеносными и лимфатическими сосудами), а также паренхиму, которая является определяющим элементом, обеспечивающим основные специфические функции органа. В каждом органе паренхима представлена разными тканями: (эпителиальной, нервной, миелоидной, лимфоидной, мышечной). Например, в мышце роль паренхимы выполняет скелетная поперечнополосатая мышечная ткань, в железах – секреторный эпителий, в головном и спинном мозге – нервная ткань.

Ткани органов формируют специализированные *архитектонические (пространственные) конструкции* или *структурно-функциональные элементы*. Под структурно-функциональным элементом органа понимают определенную часть органа, его наименьшую единицу, имеющую определенную конструкцию и способную

выполнять основные органнне функции. Структурно-функциональные элементы разных органов могут различаться по строению. Так, в печени структурно-функциональной единицей является печеночная долька, в щитовидной железе – фолликул. Структурно-функциональной единицей почки является нефрон, обслуживающие его микрососуды и соединительная ткань. В поджелудочной железе, состоящей из двух частей (экзокринной и эндокринной), имеются два соответствующих функциональных элемента: ацинусы являются структурно-функциональными элементами экзокринной части, островки Лангерганса – эндокринной части. Подробно характеристика структурнофункциональных единиц (элементов) органов будет рассмотрена в соответствующих главах настоящего учебника.

В свою очередь, паренхиматозные органы неоднородны и имеют особенности внутреннего строения. В связи с этим различают: *паренхиматозные дольчатые органы; паренхиматозные зональные органы; паренхиматозные пучковые органы*. В паренхиматозных дольчатых органах вся паренхима делится прослойками соединительной ткани на структурно-функциональные единицы различной формы – дольки, имеющие общий план строения и функции. Примерами таких органов являются печень, поджелудочная железа, слюнные железы. Паренхиматозные зональные органы – подразделяются на зоны, различающиеся как по строению, так и по функциям. Например, надпочечник делится на две зоны: корковое и мозговое вещество, причем корковое вещество там, в свою очередь, делится на три собственные зоны, различные по строению и функциям. К паренхиматозным пучковым органам можно отнести скелетные мышцы, сухожилия, нервы. В этих органах элементы составляющих их тканей имеют закономерное, правильное расположение, формируя пучки, разделенные прослойками стромы. Некоторые органы совмещают в себе признаки как дольчатых, так и зональных органов – в тимусе, имеющем дольчатое строение, каждая долька состоит из двух зон: коркового и мозгового вещества.

Полые (трубчатые) или слоистые органы содержат полость, окружённую оболочками, и входят в состав пищеварительного, дыхательного, мочевыделительного, полового трактов и сердечно-сосудистой системы. В составе полых органов может быть две, три или четыре оболочки. Среди них внутренняя оболочка (слизистая, интима и т.д.), которая обеспечивает взаимодействие с содержимым полости (например, с пищей в желудке, кишечнике) или с кровью (сердце, кровеносные сосуды). Под внутренней оболочкой часто выявляют

си подслизистая основа, содержащая сосудистое и нервное сплетения, а также лимфоидные фолликулы; она обеспечивает механическую подвижность внутренней оболочки по отношению к более наружным. Далее в большинстве трубчатых органов есть мышечная оболочка (в дыхательном тракте она замещается хрящом). И, наконец, наружная оболочка (адвентициальная, или же серозная) отделяет орган от окружающих структур, обособляет его, несёт механическую функцию. Некоторые органы, например, кожа, глазное яблоко, не являются полыми, но по характеру расположения в них тканей относятся к слоистым, т.к. образованы оболочками (глаз) или слоями (кожа).

Дополнительно выделяют еще два типа органов – *смешанные и атипичного строения*. Смешанные органы – по отношению к некоторым органам, которые могут сочетать в себе черты и паренхиматозных, и полостных (слоистых), можно применить определение «Органы смешанного типа». В качестве примеров можно назвать сердце и митру. В них средняя, мышечная оболочка (соответственно миокард и миометрий) настолько мощная, что в ней можно выделить и паренхиму (совокупность кардиомиоцитов или гладких миоцитов), и строму. Для органов атипичного строения характерна уникальная организация. Их структура в строгом понимании не соответствует ни паренхиматозным, ни слоистым органам. Примером таких органов являются органы слуха и равновесия.

Орган не является самостоятельной структурой. Каждый орган связан структурно и функционально с другими органами, выполняющими похожую фундаментальную функцию и образуя системы органов: нервная, сенсорная, эндокринная, дыхательная, пищеварительная, половая и т.д. Каждый орган зависит от других органов, входящих в систему, и всего организма и одновременно оказывает на них влияние. Нарушение работы одного органа приводит к нарушению структуры и функции других органов и в целом системы. Совокупность систем органов образует целостный организм.

ГЛАВА 2.

РЕГЕНЕРАЦИЯ И РАДИЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ОРГАНОВ

Поскольку каждый орган представляет собой комплекс тесно взаимосвязанных тканей, то в целом регенераторные потенции его зависят от регенераторных свойств этих тканей.

Регенерация – восстановление клеток, направленное на поддержание функциональной активности данной системы. В регенерации различают такие понятия, как форма регенерации, уровень регенерации, способ регенерации.

Формы регенерации:

- физиологическая регенерация – восстановление клеток ткани органа после их естественной гибели (например, кроветворение);
- репаративная регенерация – восстановление тканей и органов после их повреждения (травмы, воспаления, хирургического воздействия и так далее).

Уровни регенерации соответствуют уровням организации живой материи:

- клеточный (внутриклеточный);
- тканевой;
- органнй.

Способы регенерации:

- клеточный способ (размножением (пролиферацией) клеток);
- внутриклеточный способ (внутриклеточное восстановление органелл, гипертрофия и др.);
- заместительный способ (замещение дефекта ткани или органа соединительной тканью, обычно с образованием рубца, например: образование рубцов в миокарде после инфаркта миокарда).

Факторы, регулирующие регенерацию:

- гормоны – биологически активные вещества;
- медиаторы – индикаторы метаболических процессов;
- кейлоны – это вещества гликопротеидной природы, которые синтезируются соматическими клетками, основная функция – торможение клеточного созревания;
- антагонисты кейлонов – факторы роста;
- микроокружение любой клетки.

В зависимости от особенностей регенерации, протекающей в органах и тканях, последние подразделяются на три группы. Органы и ткани, в которых единственной, или преобладающей, является внут-

ридиклеточная регенерация, относятся к первой группе. Эту группу составляют ганглиозные клетки центральной нервной системы и миокард. Во второй группе органов, к которым относятся печень, почки, легкие, скелетные мышцы и др., наряду с непрерывно текущим внутриклеточным обновлением отмечается смена и клеточного их состава (клеточная регенерация). Однако клеточная форма физиологической регенерации в обычных условиях жизнедеятельности в этих органах выражена значительно слабее, чем внутриклеточная. В органах третьей группы (кости, эпидермис, слизистые оболочки, эндотелий и др.) клеточная форма физиологической регенерации преобладает над внутриклеточной регенерацией.

При внутриклеточной регенерации восстановление интенсивности функции органа происходит за счет воспроизведения геномов в делящихся клетках и образования полиплоидных клеток. В основе клеточной регенерации органов и тканей лежит совокупность стволовых клеток, клеток-предшественников и зрелых, закончивших дифференцировку, клеток, составляющих вместе клеточный дифферон и участвующих в процессе регенерации в соответствии со своими потенциями к пролиферации и дифференцировке.

Процессы физиологической регенерации, протекающие в ходе нормальной жизнедеятельности организма, являются базовыми и при действии экстремальных факторов. В тех случаях, когда влияние окружающей среды выходит за физиологические рамки, возникают более или менее выраженные нарушения функции и морфологии органов. Последние проявляются в виде дистрофических и некротических изменений клеток. В таких случаях возникает необходимость не только в интенсификации физиологической регенерации, но и ликвидация возникшего клеточного дефекта ткани. В связи с этим физиологическую регенерацию, развивающуюся в ответ на экстремальное воздействие, называют репаративной. **Репарация** повреждения в каждом из органов происходит таким же образом, каким она осуществлялась и при физиологическом обновлении его структуры. В группе органов и тканей, где физиологическая регенерация осуществлялась посредством непрерывной смены их клеточного состава, репаративная регенерация протекает путем размножения клеток. В органах, где как внутриклеточная, так и клеточная физиологическая регенерация выражены примерно в одинаковой степени, репарация повреждения происходит как за счет увеличения клеточного состава, так и за счет гиперплазии ультраструктур в сохранившихся клетках. Восстановление поврежденных органов, для которых присуща внутриклеточная физиологиче-

ская регенерация, происходит только за счет гиперплазии ультраструктур в сохранившихся клетках.

Репарация, независимо от того, в какой из перечисленных выше групп тканей она протекает, анатомически завершается только в виде одного из двух вариантов. В одних случаях некротизированный участок ткани, образовавшийся при патологическом процессе, заполняется тканью, идентичной погибшей. В этих случаях наступает полная репарация тканей или реституция. В тех случаях, когда некротизированный участок ткани заполняется соединительной тканью, а нормализация нарушенных функций осуществляется за счет гиперплазии клеток, происходит неполная репарация или субституция.

Условно репаративный процесс может быть разделен на два, следующих один за другим, этапа. В течение первого этапа, который развивается сразу же в ответ на чрезмерное внешнее воздействие, нарушается равновесие между темпом разрушения структур и интенсивностью их восстановления в пользу первого. Это приводит к развитию в клетках сначала дистрофических, а затем некротических процессов. На втором этапе происходит резкое усиление синтетических процессов, которые постепенно начинают превалировать над процессами распада. Этот этап и является, собственно, репаративным. После завершения репарации происходит восстановление динамического равновесия между распадом и синтезом веществ, и регенерация приобретает физиологический характер. Важным является то, что от длительности течения первого этапа зависит, когда начнется собственно репарация поврежденной области.

Таким образом, регенерация с общебиологических и общепатологических позиций представляет собой процесс обновления структурных элементов организма в условиях нормального функционирования или восстановления их количества после повреждения, обеспечивающее нормализацию их нарушенных функций при патологических процессах.

Радиочувствительность органа определяется радиочувствительностью тканей, входящих в его состав. Органы, образованные *камбиальными обновляющимися тканями* (например, кожа, органы желудочнокишечного тракта, органы кроветворной, иммунной систем) и другие, образованные камбиальными обновляющимися тканями, являются высокорadiочувствительными. Напротив, те органы, в которых паренхима образована *камбиальными растущими тканями* (гепатоциты печени, ациноциты поджелудочной железы, скелетная мышечная ткань в скелетной мышце, плотная волокнистая соединитель-

ния ткань в сухожилии и др.) или *некамбиальными тканями* (нервная ткань органов нервной системы, исчерченная мышечная ткань миокарда сердца и др.), являются высокорезистентными. Вместе с тем, следует отметить, что даже в радиорезистентных органах могут происходить так называемые вторичные, иногда достаточно выраженные изменения, вызванные не самой радиацией непосредственно, а связанные с нарушениями микроциркуляции, действием факторов распада тканей, образующихся при облучении биологически активных веществ и т.д.

ГЛАВА 3. СИСТЕМА ОРГАНОВ ДЫХАНИЯ

Органы дыхания выполняют функцию обмена газами между кровью и окружающей средой организма. Этот обмен происходит в легочных альвеолах — тонкостенных пузырьках, представляющих собой слоеные окончания самых мелких дыхательных путей и опутанных сетью кровеносных капилляров. Внутри альвеол кислород воздуха косметическим путем проникает внутрь кровеносного русла, а из крови в полости дыхательных путей выделяются продукты обмена веществ — углекислоты и вода. Прежде чем попасть в альвеолы, вдыхаемый воздух проходит через носовую полость, глотку, гортань, трахеи и бронхи, где нагревается и очищается (это функция слизистой оболочки дыхательных путей). Слизистая покрыта мерцательным эпителием, содержит слизистые железы, в некоторых местах в ней заложены тонкостенные венозные сплетения. Мерцательные реснички способны передвигать осевшие на слизистой твердые частички в сторону носовой полости. С такими природными телами смешивается слизь и во время кашля также увлекает их наружу. Венозные сплетения, наполненные кровью, нагревают вдыхаемый воздух. С органами дыхания находятся в близких взаимоотношениях органы обоняния, расположенные в носовой полости, и орган голоса — в гортани.

Органы дыхания развиваются в тесном комплексе с органами пищеварения. Носовая полость образуется путем деления твердым небом первичной ротовой полости на ротовую и носовую. Эктодерма, покрывающая первичные ноздри, через множество тонких обонятельных нервов вступает в связь с выпучиваниями полушарий конечного мозга — обонятельными луковицами — превращается в слизистую оболочку обонятельной области носовой полости.

Гортань, трахея и легкие формируются за счет вентральной стенки пищевода в виде слепого отростка. Сначала на этой стенке появляется желобок, который, превращаясь в трубку, отщепляется. В результате в области шеи и груди образуются две трубки: дорсальная — пищевода и вентральная трахея, из ее переднего участка берет начало гортань. В дальнейшем слепой конец зачатки трахеи разделяется на две ветви, в процессе роста продолжающие ветвиться. Каждая концевая ветвь заканчивается расширением — будущим альвеолярным мешком. Так формируется бронхиальное дерево, которое ветвится дальше и в конце концов становится сходным со сложной аль-

альвеолярной железой. Одновременно в развивающиеся легкие вырастают кровеносные сосуды и мезенхима. Из последней получают среднюю и наружную оболочку бронхов, а также междольковая соединительная ткань.

3.1. НОСОВАЯ ПОЛОСТЬ

Гистологическое строение стенок носовой полости определяется ее функцией — очищать вдыхаемый воздух от примесей (пылевых частиц, микроорганизмов и др.) и регулировать его температуру. Одновременно с этим носовая полость является органом обоняния. Поэтому по строению слизистой оболочки в ней различают дыхательную и обонятельную области и, кроме того, преддверие носовой полости, выстланное многослойным плоским эпителием (например, таким же эпителием покрыта ложная ноздря лошади).

Дыхательная область занимает переднюю нижнюю часть носовой полости, отличается ярко-розовым цветом слизистой оболочки. Ее эпителиальный слой состоит из многоядерного мерцательного эпителия, между клетками которого вкраплены одиночные бокаловидные клетки. Кроме того, эпителий образует расположенные в собственном слое слизисто-серозные железы трубчато-альвеолярного типа. Секрет их служит для смачивания слизистой и увлажнения проходящего воздуха. В глубине эпителиального слоя клетки быстро размножаются и одновременно слущиваются с поверхности. По мере загрязнения выдыхаемого воздуха толщина эпителия дыхательной области увеличивается. Собственная пластинка слизистой построена главным образом из ретикулярной ткани, переходящая в глубоких слоях в рыхлую, богатую эластическими волокнами и включающую в себе лимфатические узелки. Этот слой тесно соединяется с надкостницей стенок носовой полости и надхрящницей носовой перегородки. Слизистая оболочка добавочных полостей по структуре такая же, как и дыхательной области, только она значительно тоньше, главным образом за счет собственной пластинки.

Обонятельная область выполняет функцию органа обоняния, она занимает верхнюю и заднюю части носовой полости, характеризуется желтоватой или темно-бурой окраской. Эпителий этой области формирует разветвленные трубчатые железы, их секрет увлажняет слизистую и, очевидно, служит для растворения веществ, испарение которых вызывают обонятельные ощущения. Собственный слой состоит из рыхлой и ретикулярной соединительной ткани. *Обонятель-*

ГЛАВА 3. СИСТЕМА ОРГАНОВ ДЫХАНИЯ

Органы дыхания выполняют функцию обмена газами между кровью и окружающей средой организма. Этот обмен происходит в легочных альвеолах — тонкостенных пузырьках, представляющих собой слоеные окончания самых мелких дыхательных путей и опутанных сетью кровеносных капилляров. Внутри альвеол кислород воздуха косметическим путем проникает внутрь кровеносного русла, а из крови в полости дыхательных путей выделяются продукты обмена веществ — углекислоты и вода. Прежде чем попасть в альвеолы, вдыхаемый воздух проходит через носовую полость, глотку, гортань, трахеи и бронхи, где нагревается и очищается (это функция слизистой оболочки дыхательных путей). Слизистая покрыта мерцательным эпителием, содержит слизистые железы, в некоторых местах в ней заложены тонкостенные венозные сплетения. Мерцательные реснички способны передвигать осевшие на слизистой твердые частички в сторону носовой полости. С такими природными телами смешивается слизь и во время кашля также увлекает их наружу. Венозные сплетения, наполненные кровью, нагревают вдыхаемый воздух. С органами дыхания находятся в близких взаимоотношениях органы обоняния, расположенные в носовой полости, и орган голоса — в гортани.

Органы дыхания развиваются в тесном комплексе с органами пищеварения. Носовая полость образуется путем деления твердым небом первичной ротовой полости на ротовую и носовую. Эктодерма, покрывающая первичные ноздри, через множество тонких обонятельных нервов вступает в связь с выпучиваниями полушарий конечного мозга — обонятельными луковицами — превращается в слизистую оболочку обонятельной области носовой полости.

Гортань, трахея и легкие формируются за счет вентральной стенки пищевода в виде слепого отростка. Сначала на этой стенке появляется желобок, который, превращаясь в трубку, отщепляется. В результате в области шеи и груди образуются две трубки: дорсальная — пищевода и вентральная трахея, из ее переднего участка берет начало гортань. В дальнейшем слепой конец зачатки трахеи разделяется на две ветви, в процессе роста продолжающие ветвиться. Каждая концевая ветвь заканчивается расширением — будущим альвеолярным мешком. Так формируется бронхиальное дерево, которое ветвится дальше и в конце концов становится сходным со сложной аль-

веолярной железой. Одновременно в развивающиеся легкие вырастают кровеносные сосуды и мезенхима. Из последней получают среднюю и наружную оболочку бронхов, а также междольковая соединительная ткань.

3.1. НОСОВАЯ ПОЛОСТЬ

Гистологическое строение стенок носовой полости определяется ее функцией – очищать вдыхаемый воздух от примесей (пылевых частиц, микроорганизмов и др.) и регулировать его температуру. Одновременно с этим носовая полость является органом обоняния. Поэтому по строению слизистой оболочки в ней различают дыхательную и обонятельную области и, кроме того, преддверие носовой полости, выстланное многослойным плоским эпителием (например, таким же эпителием покрыта ложная ноздря лошади).

Дыхательная область занимает переднюю нижнюю часть носовой полости, отличается ярко-розовым цветом слизистой оболочки. Ее эпителиальный слой состоит из многоядерного мерцательного эпителия, между клетками которого вкраплены одиночные бокаловидные клетки. Кроме того, эпителий образует расположенные в собственном слое слизисто-серозные железы трубчато-альвеолярного типа. Секрет их служит для смачивания слизистой и увлажнения проходящего воздуха. В глубине эпителиального слоя клетки быстро размножаются и одновременно слущиваются с поверхности. По мере загрязнения выдыхаемого воздуха толщина эпителия дыхательной области увеличивается. Собственная пластинка слизистой построена губчатым образом из ретикулярной ткани, переходящая в глубоких слоях в рыхлую, богатую эластическими волокнами и включающую в себе лимфатические узелки. Этот слой тесно соединяется с надкостницей стенок носовой полости и надхрящницей носовой перегородки. Слизистая оболочка добавочных полостей по структуре такая же, как и дыхательной области, только она значительно тоньше, главным образом за счет собственной пластинки.

Обонятельная область выполняет функцию органа обоняния, она занимает верхнюю и заднюю части носовой полости, характеризуется желтоватой или темно-бурой окраской. Эпителий этой области формирует разветвленные трубчатые железы, их секрет увлажняет слизистую и, очевидно, служит для растворения веществ, испарение которых вызывают обонятельные ощущения. Собственный слой состоит из рыхлой и ретикулярной соединительной ткани. *Обонятель-*

ный эпителий является многоядным призматическим с поддерживающими и обонятельными клетками. Поддерживающие клетки имеют вид довольно высоких призм, и на поверхности большинство из них лишено ресничек. Ядра этих клеток вытянуты и обычно лежат в самом верхнем ряду ядер эпителия. Обонятельные клетки, или клетки Шультце – биполярные нейроны, похожие на длинные палочки, расширенные в средней части, где находится ядро.

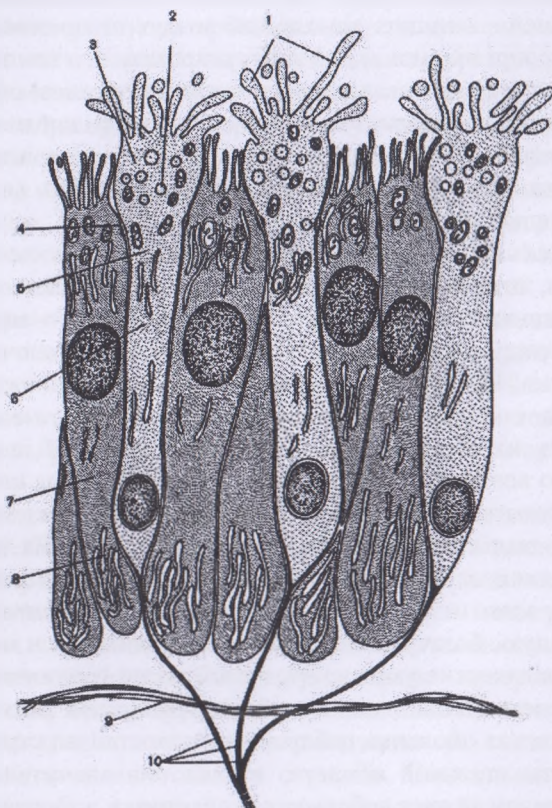


Рисунок 1 – Строение обонятельного эпителия.

Схема: 1 – микроворсинки; 2 – пузырьки; 3 – обонятельная булавка; 4 – замыкательные пластинки (десмосомы); 5 – дендриты; 6 – тело обонятельной клетки; 7 – поддерживающая клетка; 8 – эндоплазматическая сеть; 9 – базальная мембрана; 10 – нейриты обонятельных клеток, образующие обонятельные нити.

Эти ядра располагаются глубже ядер поддерживающих клеток. Короткий периферический отросток клеток Шульце направляется между поддерживающими клетками на поверхность эпителия и оканчивается *обонятельной булавой*, на которой имеется 2–6 подвижных ресничек. В основе каждой из них находятся девять пар периферических и две пары центральных микронитей. Центральные отростки обонятельных клеток (аксоны) проходят в составе обонятельных нервов в обонятельные луковицы. Таким образом, обонятельные клетки имеют много общего с палочковыми и колбочковыми клетками сетчатки глаза и относятся к первичночувствующим или периферическим клеткам.

Количество обонятельных клеток связано с остротой чувства обоняния. Так, у человека во всей носовой полости их насчитывают 10 млн, у гладконосых рукокрылых – 2 млн, диких мышевидных грызунов – 12 млн, у обезьян – 30 млн, у рыси и пумы – 80 млн, у ежа и кролика – 100 млн, у овчарки – 224 млн, у крысы – 240 млн, у льва – 250 млн, у лося – 280 млн, у волка – 300 млн, а у акул – 10 млрд.

Необычайно развитое обоняние волка, енотовидной собаки, гиены и других хищных способно различать до 12 тысяч запахов. Волк, например, способен распознать присутствие одной-единственной молекулы пахучего вещества в 1 литре воздуха. Он чувствует запахи на расстоянии до 100 м, лоси, бизоны, косули – до 1 км, слоны – до 5 км. Очень хорошо развито обоняние у акул, лососей, угрей, сомов и многих других рыб, но имеются виды и с менее развитым чувством обоняния – щука, окунь. У большинства птиц обоняние развито сравнительно слабо. Следует признать, что интимный механизм распознавания запахов у продуктивных животных до последнего времени остается неясным.

Обоняние развито у большинства животных, но в разной степени. По остроте обоняния среди млекопитающих можно выделить три группы:

1) макросоматики – у них обоняние развито очень хорошо (представители домашних псовых и кошачьих, серые крысы и другие животные);

2) микросоматики – обоняние развито гораздо хуже по сравнению с первой группой (тюлени, усатые киты, приматы, к которым относится и человек);

3) аносоматики – органы обоняния отсутствуют (зубатые киты).

3.2. ЯКОБСОНОВ ОРГАН

Якобсонов орган (вомероназальный орган) следует отнести к органам обоняния, так как выстилающая его изнутри слизистая оболочка покрыта обонятельным эпителием и иннервирует терминальным нервом – ветвью обонятельного нерва. Располагается этот орган на дне носовой полости у основания носовой перегородки. У домашних животных, за исключением лошади, он сообщается через носослезный канал с ротовой полостью.

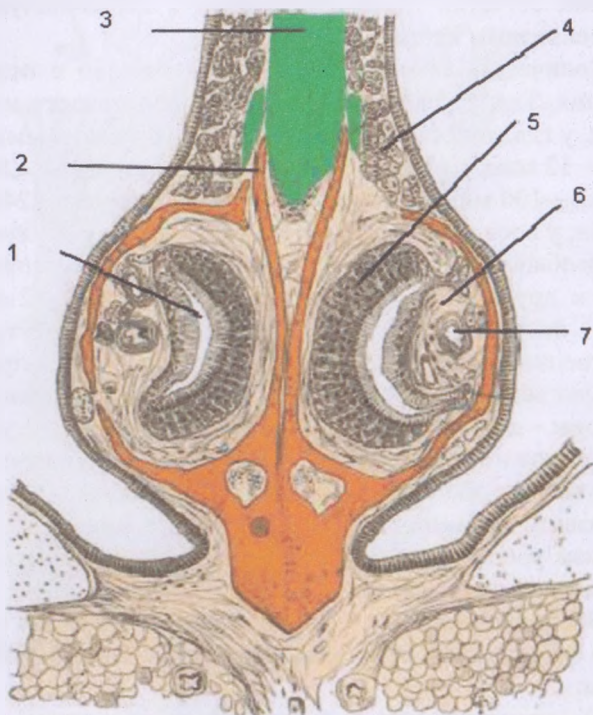


Рисунок 2 – Поперечное сечение вентральной области носовой перегородки мыши, на уровне середины вомероназального органа (орган инкапсулирован в сошнике). Сенсорный эпителий находится на медиальной стенке: 1 – просвет, 2 – сошник, 3 – носовая перегородка, 4 – железы, 5 – сенсорный эпителий, 6 – кавернозная ткань, 7 – кровеносный сосуд.

Еще два века назад датчанин Людвиг Якобсон (1783–1843) описал группу клеток, расположенных в костях черепа между носом и ртом. Эти островки рецепторов, отличные от обонятельных и вкусовых, позже и назовут вомероназальным органом – органом Якобсона. Вомероназальный орган отсутствует у рыб и птиц. Орган Якобсона не найден у крокодилов и хамелеонов, но у других рептилий присутствует и является важным обонятельным органом, например, хорошо развит у змей. Просвет органа открывается в рот. Расколотый язык змей и ящериц проникает в вомероназальный орган. Из млекопитающих наиболее развит яacobсонов орган у кошки, коровы, собаки, козы, лошади, свиньи, овцы и других.

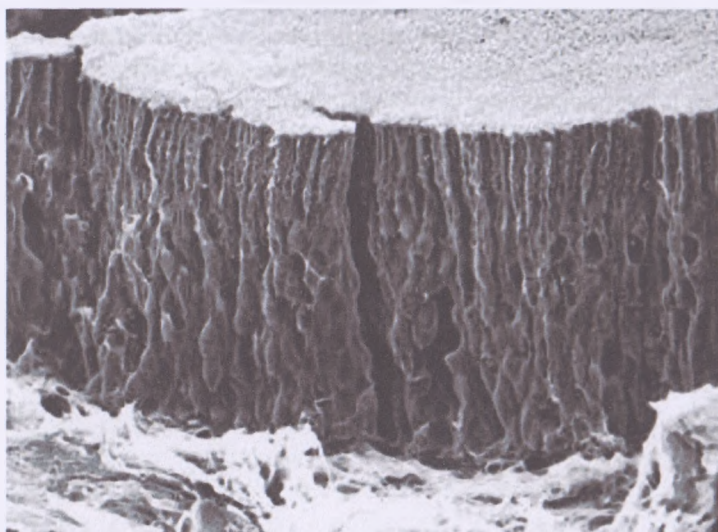


Рисунок 3 – Сканирующая электронная микрофотография сенсорного эпителия яacobсонового органа дикой крысы (столбчатая структура эпителия).

Активизация органа Якобсона у лошадей и кошек имеет своеобразие этологическое проявление, известное как реакция Флешмана. Животное поднимает и сморщивает верхнюю губу и нос, что придает им забавный «смеющийся» вид. С полуоткрытым ртом животное совершает движения языком, напоминающие процесс лакания жидкости. На самом деле таким приемом животное заглатывает воздух в ротовую полость и закачивает его в каналы органа Якобсона. Далее пахучие вещества адсорбируются на поверхности слизистой оболочки каналов и

связываются специфическими белками – G-протеинами. Таким образом, орган Якобсона служит прежде всего инструментом, который позволяет самцам дистантно выявлять в своем окружении самок, готовых или готовящихся к спариванию. Его функциональная активность возникает на фоне высокого уровня тестостерона в крови животных, а следствием его активизации является формирование половой доминанты самца с соответствующими поведенческими стереотипами.

Васкуляризация и иннервация слизистой носовой полости. Артериальные сети слизистой оболочки питают капилляры, окружающие эпителий и железы. Из капилляров кровь собирается в венозное сплетение, способное в некоторых местах к набуханию, что происходит при вдыхании засоренного и холодного воздуха и ведет к сужению носовых ходов. Это и есть *венозные синусы* носовой полости. В поляризованном свете на вертикальных срезах слизистой оболочки носа они видны как поперечно срезанные светлые трубки, на которых отлично выражены поляризационные кресты. Это свидетельствует о том, что их стенка состоит из двояколучепреломляющих соединительнотканых волокон, располагающихся в кольцевом или спиральном направлении. Нервы слизистой направляются к кровеносным сосудам и двигательным окончаниям их стенки. В последней находятся также различной формы чувствительные окончания, лежащие под эпителием и в эпителии слизистой, образуя в некоторых местах рефлексогенные зоны. Часть нервных волокон оплетает железы и их выводные протоки и образует на них окончания – тельца Краузе.

Анализатор обоняния. Обонятельные клетки являются чувствительными нейронами, соответствуют клеткам спинальных ганглиев и представляют первое звено в анализаторе обоняния. Их аксоны формируют обонятельные нервы и заканчиваются в виде клубочков в обонятельных луковицах на дендритах *митральных клеток*, по форме напоминающих шапки. Эти клетки – второе звено рефлекторной дуги; их аксоны в мозге формируют *обонятельные пути*. Третьи нейроны – клетки обонятельных путей, отростки которых заканчиваются в лимбической области коры полушарий.

3.3. ГОРТАНЬ

Из носовой полости вдыхаемый воздух попадает через глотку в гортань – часть дыхательной трубки, исполняющую роль голосового органа. В гортани различают три оболочки: внутреннюю, среднюю и наружную.

Внутренняя, или слизистая, оболочка. Эпителиальный слой представлен многоядерным мерцательным эпителием с большим количеством бокаловидных клеток. Лишь на обеих поверхностях надгортанника и в складках, покрывающих голосовые связки, эпителий многослойный плоский, причем переход к нему от мерцательного постепенный. Иногда между эпителиальными клетками, выстилающими надгортанник, встречаются вкусовые луковицы. В некоторых местах слизистая содержит железы трубчато-альвеолярного типа – серозные, слизистые и смешанные. Гортанные кармашки покрыты у лошади многоядерным мерцательным эпителием, а у свиньи и хищных – многослойным плоским эпителием (у жвачных гортанных кармашков нет). *Собственная пластинка* построена из ретикулярной и рыхлой соединительной ткани; местами в ней встречаются скопления жировой ткани и подэпителиальные лимфатические узелки. Располагаются они главным образом в слизистой оболочке кармашков.

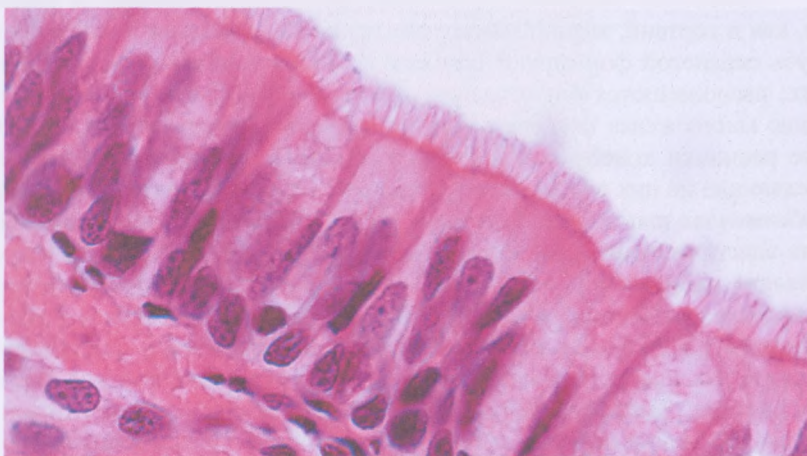


Рисунок 4 – Гистологический препарат эпителия гортани.

Средняя оболочка соответствует мышечной оболочке других трубчатых органов и состоит из анатомически оформленных хрящей и мышц. Большинство хрящей гортани построено из гиалинового хряща, и лишь надгортанник и рожковые хрящи – из эластического. У старых особей в щитовидном хряще появляется костная ткань. Основу связок, соединяющих отдельные хрящи, составляет фиброзная соединительная ткань, а основу голосовых связок – эластическая. Мышцы гортани поперечнополосатые.

Наружная оболочка гортани оформлена в виде фасции.

Нервы гортани обслуживают мышцы и слизистую оболочку. Их чувствительные волокна оканчиваются под эпителием и в нем самом в форме кустиков, клубочков, свободных нитей, а иногда и инкапсулированных окончаний. Особенно богата чувствительными волокнами слизистая задней поверхности надгортанника, черпалонадгортанных складок и оснований голосовых складок. Двигательные волокна направляются в мышцы. Вегетативные волокна образуют сосудистые нервы.

3.4. ТРАХЕЯ

Трахея – это трубка, по которой проходит воздух от гортани к легким и обратно. В ее стенке три оболочки: слизистая, волокнисто-хрящевая и адвентиция. В средней оболочке заключен хрящевой скелет.

Слизистая оболочка. Эпителиальный слой образован из такого же, как в гортани, мерцательного эпителия. Выпячивание последнего в глубь слизистой формируют большое количество желез, чаще смешанных; располагаются они главным образом в подслизистом слое. Особенно много желез там, где в средней оболочке нет хряща. Мерцательные реснички колеблются в сторону носовой полости и передвигают оседающие на них из вдыхаемого воздуха твердые частички и микробы. *Собственная пластинка* состоит из рыхлой соединительной ткани, богата эластическими волокнами. Они ориентированы в основном в продольном направлении и образуют сеть, соответствующую мышечной пластинке слизистой других органов. Вследствие этого собрана в мало заметные продольные складки и не может образовывать поперечных складок. На препаратах поперечных срезов трахеи эти волокна видны как светлые, блестящие точки. *Подслизистая основа* состоит из соединительной ткани; она тесно срастается с волокнисто-хрящевой оболочкой.

Волокнисто-хрящевая оболочка – соединительнотканый слой: между его листками находятся кольца из гиалинового хряща, края которых не прилегают плотно один к другому, между ними остается соединительная ткань, представляющая продолжение их надхрящницы. При наличии твердой хрящевой ткани трахея не спадает во время вдоха, и разделение хряща на отдельные кольца не препятствует движениям шеи, в результате чего трахея может растягиваться и укорачиваться. На дорсальной поверхности эти хрящи не замкнуты, поэтому трахея не давит на пищевод во время прохождения по нему пищи. На внутренней поверхности дорсальных частей хрящевых колец в составе этой оболоч-

у жвачных, лошади и свиньи располагаются в поперечном направлении гладкие мышечные клетки, образующие *поперечную мышцу трахеи*. При их сокращении сужается просвет трахеи и увеличивается складчатость слизистой.

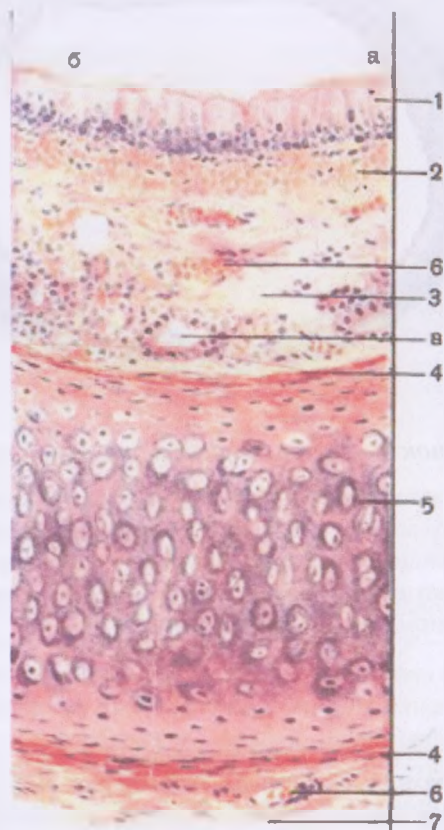


Рисунок 5— Трахея. Поперечный разрез.

1 — многорядный мерцательный эпителий: а — клеточные реснички; б — бокаловидная железистая клетка; 2 — собственная пластинка слизистой оболочки (продольно расположенные эластиновые волокна); 3 — подслизистая основа; в — железа трахеи; 4 — надхрящница; 5 — волокнисто-хрящевая оболочка с гиалиновым хрящом; 6 — кровеносный сосуд; 7 — адвентициальная оболочка.



Рисунок 6 – Гистологический препарат трахеи.

Наружная оболочка, или адвентиция, построена из соединительной ткани, а у собаки, кошки и кролика на дорсальной поверхности трахеи, где нет хрящевого скелета, образует поперечную мышцу трахеи, описанную у животных других видов в средней оболочке. Иннервируется трахея в основном так же, как и гортань.

3.5. ЛЕГКИЕ

Легкие представляют систему воздухоносных путей, разделяющихся в виде *бронхиального дерева*, и их продолжения – специализированных для обмена газами структур, формирующих *альвеолярное дерево*. Мелкие бронхи вместе с их еще более мелкими ветвями, заканчивающимися альвеолами, образуют дольки легких, в состав которых входят кровеносные сосуды и капилляры. Связываются все эти структуры внутридольковой соединительной тканью. Между дольками залегает междольковая соединительная ткань: в ней проходят разного калибра бронхи, кровеносные сосуды и нервы.

Бронхиальное дерево. Два главных бронха или первые ветви трахеи направляются в легкие своей стороны. Они находятся вне легочной ткани и построены так же, как трахеи, но их хрящевые кольца замкнуты. Перед вступлением внутрь легких они соответственно количеству долей

каждого легкого отдают им крупные бронхи. Внутри долей бронхи разветвляются на сегментарные бронхи, которые вместе с прилегающими к ним участками легочной ткани образуют *легочные сегменты*. Крупные бронхи после нескольких ветвлений, количество которых непостоянно для различных видов животных, переходят в средние, а потом в мелкие бронхи.

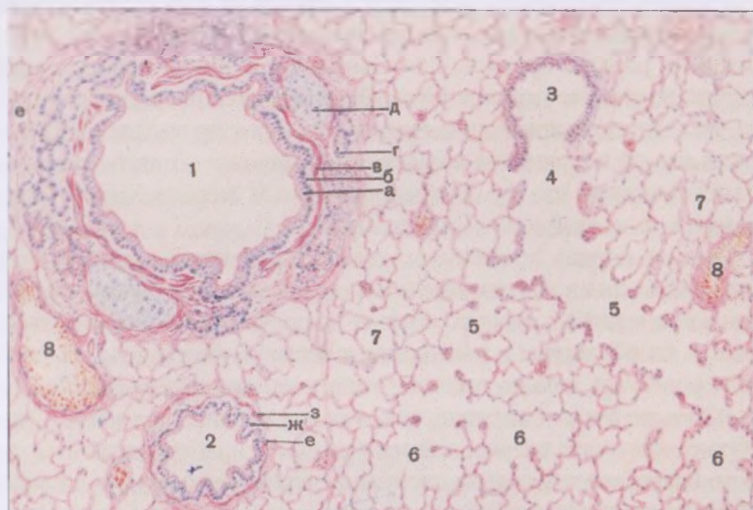


Рисунок 7 – Лёгкое собаки.

1 – стенка среднего бронха: а – многослойный реснитчатый эпителий; б – собственная пластинка слизистой оболочки; в – мышечная пластинка слизистой оболочки; г – подслизистая основа с бронхиальными железами; д – хрящевая пластинка волокнисто-хрящевой оболочки; е – адвентиция; 2 – мелкий бронх; е – двурядный реснитчатый эпителий; ж – собственная пластинка слизистой оболочки; з – мышечная пластинка слизистой оболочки; 3 – концевая бронхиола; 4 – дыхательная бронхиола; 5 – альвеолярный ход; 6 – альвеолярный мешочек; 7 – альвеола; 8 – кровеносные сосуды.

Крупные бронхи структурно сходны с главными, однако по мере уменьшения диаметра в их волокнисто-хрящевой оболочке хрящевой ткани становится меньше, а мышечной – больше. В результате хрящевые кольца принимают форму решетки или распадаются на отдельные частички (на гистологических срезах видны только фрагменты хрящевых колец). Кроме того, в слизистой оболочке появляется тонкая мышечная пластинка из кольцевых, слегка спиральных гладких мышечных

клеток, собирающих слизистую оболочку в складки. *Средние бронхи* отличаются от крупных тем, что в них еще меньше хрящевой ткани и больше мышечной. От хрящевых колец остаются лишь отдельные хрящевые пластинки; мышечная пластинка становится относительно толще, количество желез уменьшается, встречаются подэпителиальные лимфатические узелки. У лошади в бронхах желез мало, у жвачных их больше и особенно много у хищных. У кошки их обнаруживают даже в бронхах, лишенных хряща. У крупного рогатого скота железы исчезают значительно раньше хрящей. Для свиньи характерны периваскулярные и перибронхиальные пространства. В *мелких бронхах* меньше хрящей и желез, их мышечная пластинка принимает характер средней оболочки, в то время как от волокнисто-хрящевой постепенно остаются только следы. Выстилающий эти бронхи многоядерный мерцательный эпителий переходит в однослойный мерцательный.

Дольки легких у свиньи и жвачных различимы невооруженным глазом. У животных других видов междольковая ткань развита слабее и неодинакова в разных местах. Форма долек близка к пирамидальной — основания их обращены к поверхности легкого, а вершины — в глубину. Через вершину из дольки выходит вена и входят дольковый бронх, артерия и вместе с ними внутридольковая соединительная ткань. Дольковый бронх построен так же, как мелкие бронхи, и является их продолжением. Войдя внутрь дольки, он совсем теряет хрящевую и железистые ткани и разветвляется на *бронхиолы*.

В бронхиолах нет ни хрящей, ни желез и мерцательный эпителий постепенно заменяется однослойным призматическим. По мере растяжения он может превращаться в кубический и даже плоский. Здесь очень мало мышечных клеток и становится еще меньше по мере уменьшения диаметра бронхиол. Сеть эластических волокон, наоборот, сильно развита, вследствие чего бронхиолы могут растягиваться даже шире мелких бронхов. Наиболее мелкие разветвления бронхиол — *концевые бронхиолы*, представляющие последние отделы воздухоносных путей. Они переходят в *респираторные (альвеолярные) бронхиолы*, на стенках которых появляются одиночные выпячивания — альвеолы из респираторного эпителия. Респираторные бронхиолы проходят в более широкие отделы — *альвеолярные ходы*, которые отдают две или три мешкообразных ветви — *альвеолярные мешочки*. Стенки альвеолярных ходов и мешочков образуют множество тесно прилегающих одно к другому выпячиваний — *альвеол*. Общая площадь альвеол образует дыхательную поверхность легких. Так, у кошки она равна $7,2 \text{ м}^2$, у лошади — 500 м^2 , у человека 50 м^2 . Эти величины зависят не только от величины тела, но и от интенсивности обмена веществ организма. Общая площадь внутрен-

ней поверхности альвеол меняется между выдохом и вдохом у горилл от 40 м² до 120 м² (для сравнения, площадь кожного покрова гориллы равна 1,2–2,0 м²).

У китообразных легкие однодольчатые с сильно развитой гладкой мускулатурой, позволяющей за один выдох-вдох обновлять воздух на 80–90 % (у приматов в норме – только на 15 %). Число альвеол больше и размеры их крупнее, чем у наземных млекопитающих. Китообразные способны находиться под водой от 2–10 до 30–40 минут (кашалот – до 1,5 часов).

Стенки соседних альвеол сливаются, образуя межальвеолярные перегородки, в результате чего их обслуживает одна находящаяся между ними сеть капилляров и эластических волокон, а толщина стенок сходится к минимуму. С возрастом эти перегородки становятся толще и в них появляются мельчайшие отростки – альвеолярные поры. Изнутри стенки альвеол, альвеолярных мешочков и ходов покрыты специализированной для газообмена тканью – респираторным эпителием, представляющим сплошную тонкую выстилку альвеол. Лишь в тех местах, где имеются ядра, образуются возвышения. Соседние клетки своими безъядерными участками иногда наползают одна на другую в виде черепицы. Поэтому, кроме клеток, здесь различают пластинки без ядер. Эпителий тесно связан с эндотелием капилляров и отделяется от него лишь базальной мембраной. Под эпителием между капиллярами разбросаны еще альвеолярные клетки типа гистиоцитов. Отличить их от эпителиальных и эндотелиальных под световым микроскопом очень трудно и еще труднее выявить их границы. Поэтому были различные представления о строении респираторного эпителия.

Ученые при помощи электронной микроскопии показали, что респираторный эпителий представляет сплошной тонкий слой цитоплазмы, которая в местах расположения ядер образует возвышения. Никаких отверстий, каналов или люков в этой оболочке нет. Эти факты свидетельствуют о том, что обмен газами в легких осуществляется путем осмоса (при воспалении и отеке легких здесь появляются отверстия). На поверхности, обращенной к просвету альвеолы, в цитоплазме различают микроворсинки – мельчайшие неравномерно расположенные выпячивания, которые значительно ниже, чем в каемчатом эпителии кишечника. Многочисленные митохондрии и включения различных посторонних частиц в цитоплазме (пыли и др.), а также данные изучения респираторного эпителия в культурах указывают на его способность к фагоцитозу. Однако могут ли, кроме альвеолярных клеток, этим свойством обладать другие клетки, – вопрос еще спорный.

Сводная таблица гистологического строения дыхательной системы

Отделы дыхательной системы	Области	Опорные структуры (скелет)	Железы	Эпителий	Реснички	Бокаловидные Клетки
Полость носа	Преддверие	Гиалиновый хрящ	Сальные и потовые	Многослойный плоский ороговавающий	-	-
	Дыхательная область	Кость и гиалиновый хрящ	Белково-слизистые	Многорядный реснитчатый призматический	+	+
	Обонятельная область	Носовые раковины (кость)	Железы Боумена	Многорядный реснитчатый призматический	+	-
Глотка	Носоглотка	Мышца	Белково-слизистые	Многорядный реснитчатый призматический	+	+
	Ротоглотка	Мышца	Белково-слизистые	Многослойный плоский неороговавающий	-	-
Гортань		Гиалиновый и эластические хрящи	Слизистые и белково-слизистые	Многослойный плоский неороговавающий и многорядный реснитчатый призматический	+	+
Трахея		С-образные кольца гиалинового хряща	Слизистые и белково-слизистые	Многорядный реснитчатый призматический	+	+

Главные бронхи		Замкнутые кольца гиалинового хряща	Слизистые и белково-слизистые	Многорядный реснитчатый призматический	+	+
Внутрилегочные бронхи	Крупные бронхи	Пластинки гиалинового хряща	Белково-слизистые	Многорядный реснитчатый призматический	+	+
	Средние бронхи	Островки эластического хряща	Белково-слизистые	Многорядный реснитчатый призматический	+	+
	Мелкие бронхи	Пучки гладкомышечных клеток	-	От однослойного двухрядного призматического до однослойного кубического	+	Немногочисленные
	Терминальная бронхиола	Пучки гладкомышечных клеток		Однослойный кубический	У некоторых клеток	-
Респираторный отдел	Респираторная бронхиола	Пучки гладкомышечных клеток	-	Однослойный кубический и однослойный плоский	У некоторых клеток	-
	Альвеолярный ход	Отдельные пучки гладкомышечных клеток	-	Однослойный плоский	-	-
	Альвеолы	-	-	Однослойный плоский	-	-

Под эпителиальной выстилкой находится тонкая базальная мембрана с сетью эластических волокон, к которым с наружной поверхности прилегает эндотелий капилляров с хорошо заметными под электронным микроскопом клеточными границами. Эластические волокна сходятся к основанию альвеол и формируются здесь мощные кольца. Все эластические элементы альвеол и бронхов растягиваются при вдохе и сокращаются при выдохе, способствуя выведению воздуха из альвеол. Эластическим помогает в этом сокращение гладких мышечных клеток заложенных между волокнами эластических колец в основании альвеол.

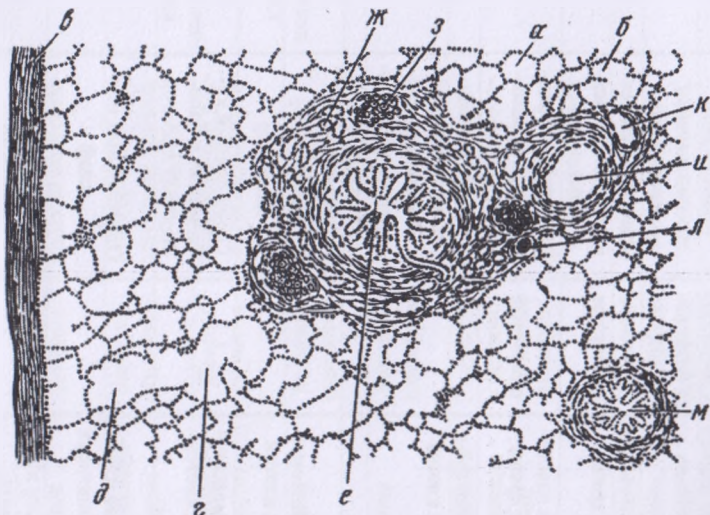


Рисунок 8 – Лёгкое крупного рогатого скота:

а – поперечный разрез альвеолы; *б* – вертикальный разрез альвеолы; *в* – плевра; *г* – альвеолярный ход; *д* – альвеолярный мешочек; *е* – средний бронх; *ж* – железы; *з* – остатки хряща; *и* – артерия; *к* – вена; *л* – нерв; *м* – мелкий бронх.

3.6. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЛЕГКИХ ПТИЦЫ

Легкие птицы не покрыты плеврой, срастаются с грудной клеткой, и по гистологическому строению в отличие от легких млекопитающих их воздухоносные пути заканчиваются не слепо, а сетью анастомозирующих воздушных капилляров.

Главные бронхи разветвляются на бронхи I порядка, которые образуют бронхи II порядка, ветви же последних называют парабронхами. Просвет их – от 100 до 150 м. Вместе с системой ответвляющихся от

них воздушных капилляров они составляют дольки легких. У бегающих птиц в отличие от летающих системы капилляров соседних долек не анастомозируют. Парабронхи выстланы часто сращивающимся однослойным плоским эпителием; в подэпителиальной соединительной ткани содержатся гладкие мышечные клетки и сеть эластических волокон. В сетке парабронхов возникают углубления – преддверия; от них отходят воздушные капилляры, располагающиеся в радиальном направлении по отношению к долке. Эти капилляры со своими анастомозами, а также переплетающиеся с ними кровеносные капилляры и внутридольковая соединительная ткань и есть основная масса долек легких. Стенки воздушных и кровеносных капилляров срастаются, и полости их отделяются респираторным эпителием и эндотелием; базальные мембраны этих тканей сливаются в одну. В междольковой соединительной ткани проходят артерии, вены и бронхи разных калибров.

Воздушные мешки птиц представляют расширенные, заканчивающиеся слепо ответвления бронхов. Их стенка относительно тонкая, построена из соединительнотканной пластинки, в которой имеются гладкие мышечные клетки и эластические волокна. Изнутри она покрыта призматическим эпителием. Снаружи мешки выстланы в зависимости от их расположения серозной оболочкой (адвентицией).

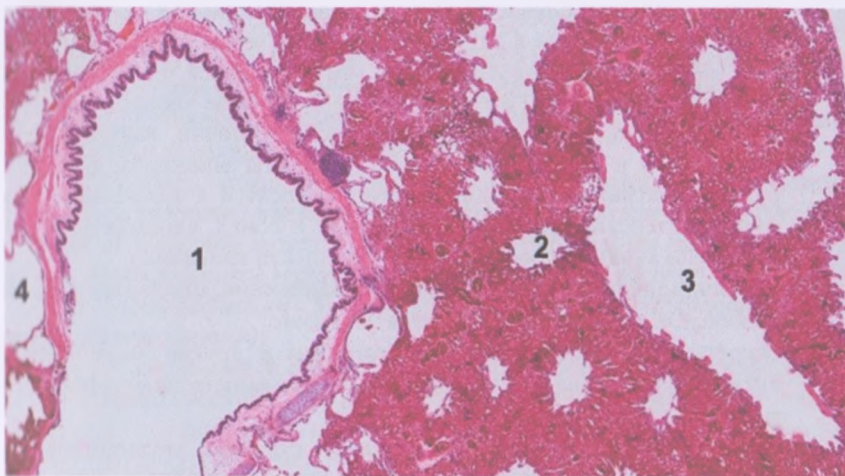


Рисунок 9 – Лёгкое индейки:

*1 – бронх II порядка, 2 – парабронх (поперечное сечение),
3 – парабронх (продольный разрез), 4 – вена.*

ГЛАВА 4. ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

Эндокринная система состоит из: 1) органов – эндокринных желез, вырабатывающих гормоны (щитовидная железа, надпочечник, эпифиз, гипофиз и др.); 2) эндокринных частей неэндокринных органов (островки Лангерганса поджелудочной железы и др.); 3) одиночных гормонпродуцирующих клеток, расположенных диффузно в различных органах. Совокупность таких клеток образует так называемую диффузную эндокринную систему (ДЭС).

Несмотря на различия в строении, все эндокринные железы имеют общие *морфофункциональные признаки*:

- эти железы не имеют выводных протоков, т.к. выделяют секреты (гормоны) непосредственно в кровь, лимфу или окружающую клетки тканевую жидкость;
- они богато кровоснабжаются;
- секрет эндокринных желез должен быстро достигать регулируемых органов, тканей или клеток, для облегчения выхода гормонов в кровь капилляры эндокринных желез являются капиллярами или фенестрированного, или синусоидного типа;
- эндокринные железы относятся к органам паренхиматозного типа и в большинстве случаев образованы эпителиальной тканью, формирующей тяжи или фолликулы (наряду с этим, в ряде эндокринных желез и ткани других типов могут являться функционально ведущими, например, в гипоталамусе и эпифизе таковой является нервная ткань, юкстагломерулярные клетки почки, вырабатывающие ренин, и эндокринные кардиомиоциты миокарда, продуцирующие натрийуретический фактор, относятся к мышечным тканям, а интерстициальные клетки почек и гонад, адипоциты жировой ткани являются соединительнотканьными клетками);
- в эндокринных органах преобладает паренхима, строма же развита слабее, т.е. эти органы построены экономно;
- секреты эндокринных органов (гормоны и другие биологически активные вещества) оказывают на мишени выраженные эффекты в малых количествах;
- имеются некоторые общие принципы строения гормонпродуцирующих клеток, входящих в состав эндокринных образований.

Классификация гормонов. Строение эндокриноцитов, входящих в состав эндокринных желез, во многом зависит от химического строения гормона. Все вырабатываемые эндокринными железами и клетками гормоны можно разделить на три группы. 1. Гормоны белковой, гликопротеиновой и полипептидной природы. Таковыми являются гормоны

гипофиза, гипоталамуса, поджелудочной и некоторых других желез. 2. Гормоны – производные аминокислот. К ним относятся гормоны щитовидной железы тироксин и трийодтиронин, гормон мозгового вещества надпочечников адреналин, серотонин, мелатонин, вырабатываемый многими эндокринными железами и клетками, и др. 3. Стероидные гормоны. Это гормоны-производные холестерина. К стероидным гормонам относятся половые гормоны, гормоны коры надпочечников, витамин D3 (кальцитриол). В дальнейшем будет продемонстрирована зависимость строения эндокринных клеток, составляющих эндокринную железу, и их секреторного цикла от химической природы вырабатываемых гормонов.

Классификация эндокринных желез.

I – классификация по иерархическому принципу:

□ **Центральные эндокринные органы.** К этим органам относятся гипоталамус, эпифиз и гипофиз. Они переключают нервные влияния на эндокринные, осуществляют контроль за деятельностью других (периферических) эндокринных желез.

□ **Периферические эндокринные органы.** Эти эндокринные железы осуществляют непосредственный контроль над важнейшими функциями организма. В зависимости от того, что находятся или не находятся они под регулирующим влиянием гипофиза, периферические эндокринные железы делятся на две группы:

- Аденогипофизнезависимые периферические эндокринные железы и эндокринные клетки. К ним относятся: С-тироциты (парафолликулярные клетки) щитовидной железы, парашитовидные железы, мозговое вещество надпочечников, островковый аппарат поджелудочной железы, ретикулоэпителиоциты тимуса, клубочковая зона коры надпочечника, большинство эндокринных клеток ДЭС.

- Периферические эндокринные железы, зависимые от аденогипофиза. Регулирующее влияние аденогипофиза испытывают на себе Ттироциты щитовидной железы, пучковая и сетчатая зоны коры надпочечников, эндокриноциты мужских и женских половых желез.

II – классификация эндокринных желез по происхождению (источникам развития):

□ **Эндокринные железы и клетки, развивающиеся из энтодермы**

а) бранхиогенная группа желез – эндокринные железы, происходящие из эпителия глоточных карманов и близких к ним зачатков: Т-тироциты щитовидной железы, парашитовидные железы, тимус;

б) островки Лангерганса поджелудочной железы;

в) одиночные эндокриноциты ДЭС пищеварительного тракта и воздухоносных путей (по другим представлениям, эндокриноциты ДЭС воздухоносных путей относятся к производным кожной эктодермы).

□ **Эндокринные железы и клетки, развивающиеся из эктодермы и нейроэктодермы:**

- а) группа мозговых придатков – гипоталамус, гипофиз, эпифиз;
- б) мозговое вещество надпочечников, параганглии;
- в) кальцитониноциты щитовидной железы;
- г) клетки Меркеля эпидермиса и эпителия волосяных фолликулов.

☐ *Эндокринные железы и клетки, развивающиеся из мезодермы и мезенхимы:*

- а) корковое вещество надпочечников;
- б) эндокриноциты половых желез;
- в) секреторные кардиомиоциты сердца;
- г) юкстагломерулярные клетки почки.

III – классификация по уровню структурной организации:

☐ эндокринные органы (щитовидная и паращитовидные железы, надпочечник, гипофиз, эпифиз);

☐ эндокринные части или ткани в составе органов, сочетающих эндокринные и неэндокринные функции (гипоталамус, островки Лангерганса поджелудочной железы, ретикулоэпителии и (возможно) тельца Гассала тимуса, клетки Сертоли извитых семенных канальцев яичка и фолликулярный эпителий яичника);

☐ клетки диффузной эндокринной системы (ДЭС).

4.1. ГИПОФИЗ

Гипофиз – центральный орган эндокринной системы, выделяет комплекс гормонов, влияющих на различные жизненные процессы, в частности на деятельность большинства других желез внутренней секреции. Это округлое тельце размещается в гипофизарной ямке турецкого седла основной кости и соединяется с промежуточным мозгом воронкой. На продолговатом срезе гипофиза видны три его части: наибольшая по величине *передняя*, несколько меньшая *задняя* и расположена между ними в виде темной полоски *промежуточная*. Происхождение, гистологическая структура и функция этих частей различны, как неодинаково и положение их у домашних животных разных видов.

Гипофиз состоит из двух принципиально различных тканей – эпителиальной (железистой) и нервной (нейросекреторной). Поэтому его разделяют на *аденогипофиз*, которому принадлежит передняя, промежуточная и туберальная части, и *нейрогипофиз*, состоящий из задней части и воронки.

Передняя доля состоит из эпителиальных тяжей трабекул, между которыми проходят фенестрированные капилляры. Клетки аденогипофиза называются аденоцитами. В передней доле их 2 вида: хромофильные и хромофобные аденоциты.

Хромофильные аденоциты располагаются по периферии трабекул и содержат в цитоплазме гранулы секрета, которые интенсивно окрашиваются красителями и делятся на: оксифильные и базофильные. Оксифильные аденоциты средней величины, многоугольной или яйцевидной формы, прилегают непосредственно к капиллярам. Как видно из названия этих клеток, их цитоплазма окрашивается кислыми красителями. Поскольку различные красители этой группы вызывают разные оттенки в окраске оксифильных аденоцитов, а субмикроскопически установлено, что окрашивающиеся гранулы цитоплазмы имеют различную величину и расположение (особенно у крупных животных). Оксифильные аденоциты делятся на две группы:

- ✓ соматотропоциты вырабатывают гормон роста (соматотропин), стимулирующий деление клеток в организме и его рост;
- ✓ лактотропоциты вырабатывают лактотропный гормон (пролактин, маммотропин), который усиливает рост молочных желез и секрецию ими молока во время беременности и после родов, а также способствует образованию в яичнике желтого тела и выработке им гормона прогестерона.

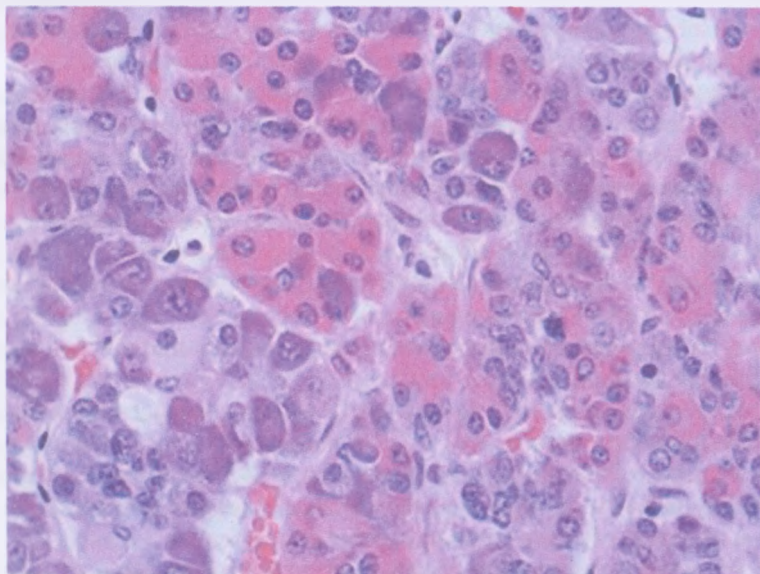


Рисунок 10 – Гистологический препарат гипофиза.

Базофильные аденоциты – наиболее крупные из имеющихся здесь клеток. Их базофильность объясняется наличием большого количества гликопротеидных включений. Эти клетки имеют округлую и

- а) группа мозговых придатков – гипоталамус, гипофиз, эпифиз;
- б) мозговое вещество надпочечников, параганглии;
- в) кальцитониноциты щитовидной железы;
- г) клетки Меркеля эпидермиса и эпителия волосяных фолликулов.

□ *Эндокринные железы и клетки, развивающиеся из мезодермы и мезенхимы:*

- а) корковое вещество надпочечников;
- б) эндокриноциты половых желез;
- в) секреторные кардиомиоциты сердца;
- г) юкстагломерулярные клетки почки.

III – классификация по уровню структурной организации:

□ эндокринные органы (щитовидная и паращитовидные железы, надпочечник, гипофиз, эпифиз);

□ эндокринные части или ткани в составе органов, сочетающих эндокринные и неэндокринные функции (гипоталамус, островки Лангерганса поджелудочной железы, ретикулоэпителий и (возможно) тельца Гассалья тимуса, клетки Сертоли извитых семенных канальцев яичка и фолликулярный эпителий яичника);

□ клетки диффузной эндокринной системы (ДЭС).

4.1. ГИПОФИЗ

Гипофиз – центральный орган эндокринной системы, выделяет комплекс гормонов, влияющих на различные жизненные процессы, в частности на деятельность большинства других желез внутренней секреции. Это округлое тельце размещается в гипофизарной ямке турецкого седла основной кости и соединяется с промежуточным мозгом воронкой. На продольном срезе гипофиза видны три его части: наибольшая по величине *передняя*, несколько меньшая *задняя* и расположена между ними в виде темной полоски *промежуточная*. Происхождение, гистологическая структура и функция этих частей различны, как неодинаково и положение их у домашних животных разных видов.

Гипофиз состоит из двух принципиально различных тканей – эпителиальной (железистой) и нервной (нейросекреторной). Поэтому его разделяют на *аденогипофиз*, которому принадлежит передняя, промежуточная и туберальная части, и *нейрогипофиз*, состоящий из задней части и воронки.

Передняя доля состоит из эпителиальных тяжей трабекул, между которыми проходят фенестрированные капилляры. Клетки аденогипофиза называются аденоцитами. В передней доле их 2 вида: хромофильные и хромофобные аденоциты.

Хромофильные аденоциты располагаются по периферии трабекул и содержат в цитоплазме гранулы секрета, которые интенсивно окрашиваются красителями и делятся на: оксифильные и базофильные. Оксифильные аденоциты средней величины, многоугольной или яйцевидной формы, прилегают непосредственно к капиллярам. Как видно из названия этих клеток, их цитоплазма окрашивается кислыми красителями. Поскольку различные красители этой группы вызывают разные оттенки в окраске оксифильных аденоцитов, а субмикроскопически установлено, что окрашивающиеся гранулы цитоплазмы имеют различную величину и расположение (особенно у крупных животных). Оксифильные аденоциты делятся на две группы:

- ✓ соматотропоциты вырабатывают гормон роста (соматотропин), стимулирующий деление клеток в организме и его рост;
- ✓ лактотропоциты вырабатывают лактотропный гормон (пролактин, маммотропин), который усиливает рост молочных желез и секрецию ими молока во время беременности и после родов, а также способствует образованию в яичнике желтого тела и выработке им гормона прогестерона.

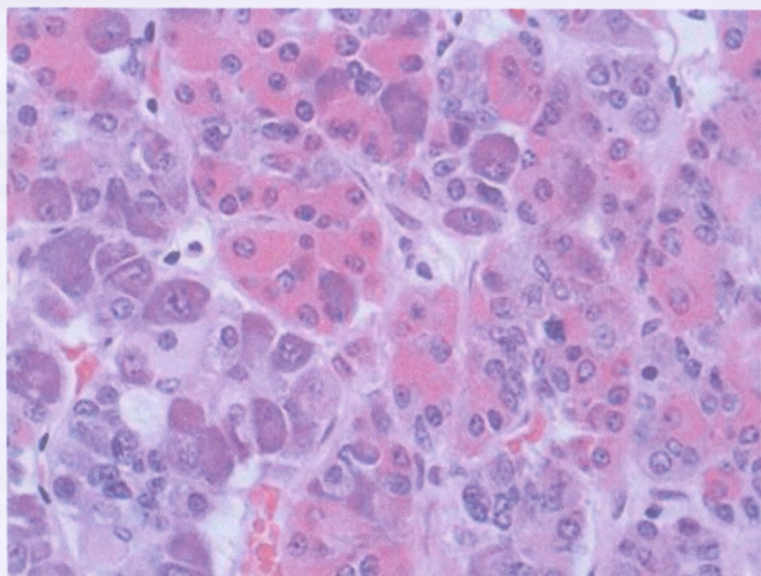


Рисунок 10 – Гистологический препарат гипофиза.

Базофильные аденоциты – наиболее крупные из имеющихся здесь клеток. Их базофильность объясняется наличием большого количества гликопротеидных включений. Эти клетки имеют округлую и

овальную форму, сдвинутое к периферии ядро, в центре располагается макула – видоизмененный пластинчатый комплекс. Зернистость очень мелкая, при недостаточности же половых гормонов она делается крупнее. После кастрации среди этих клеток появляются кольцевидной формы «клетки кастрации», для которых характерно наличие крупной вакуоли. Базофильные аденоциты подразделяются также на два вида:

✓ тиротропоциты – вырабатывают тиреотропный гормон, этот гормон стимулирует выработку щитовидной железой тиреоидных гормонов;

✓ гонадотропоциты подразделяются на два вида – фоллитропоциты вырабатывают фолликулостимулирующий гормон, в организме самок он стимулирует процессы овогенеза и синтез эстрогенов, а в организме самцов – активирует сперматогенез; лютропоциты вырабатывают лютеотропный гормон, который в организме самок стимулирует развитие желтого тела и секрецию им прогестерона.

Еще одна группа хромофильных аденоцитов – *адренокортикотропоциты*. Они лежат в центре передней доли и вырабатывают адренокортикотропный гормон, стимулирующий секрецию гормонов пучковой и сетчатой зон коры надпочечников. Благодаря этому адренокортикотропный гормон участвует в адаптации организма к голоданию, травмам, другим видам стресса.

Хромофобные аденоциты сравнительно небольшие, плохо окрашивающиеся и нерезко отграниченные один от другого, располагаются в глубине клеточных рядов и сосредоточены в центре трабекул; среди них встречаются клетки, находящиеся в стадии митоза. Они способны к дальнейшей дифференцировке в другие клетки передней части, а некоторые из них представляют сформированные железистые клетки, уже выделившие свои продукты. Эта неоднородная группа клеток, в которой выделяют следующие разновидности:

✓ незрелые, малодифференцированные клетки, играющие роль камбия для аденоцитов;

✓ выделившие секрет и потому не окрашивающиеся в данный момент хромофильные клетки;

✓ фолликулярно-звездчатые клетки – небольших размеров, имеющие небольшие отростки, при помощи которых они соединяются друг с другом и образуют сеть (функция их не ясна).

Промежуточная часть (у птиц отсутствует) имеет вид эпителиальной полоски, покрывающей заднюю долю, называемой еще эпителиальным краем. На периферии эта часть (особенно хорошо видно у жвачных) переходит в переднюю, а в центре обе части разделяются щелью. В некоторых местах эпителиальной части выделяют гормон интермедин

(меланоцитостимулирующий гормон), регулирующий в организме обмен пигмента, и у млекопитающих при помощи других гормонов приспособливает сетчатку к сумеречному зрению. Поэтому аденоциты промежуточной доли вырабатывают два гормона:

- ✓ меланоцитостимулирующий гормон, он регулирует пигментный обмен, стимулирует выработку меланина в коже, адаптирует сетчатку к видению в темноте, активизирует кору надпочечников;

- ✓ липотропин, который стимулирует жировой обмен.

Нейрогипофиз (задняя доля) имеет нейроглиальное строение. В нем гормоны не вырабатываются, а лишь накапливаются. Сюда поступают по аксонам и депонируются в *тельцах Геринга* вазопрессин и окситоцин нейрогормоны переднего гипоталамуса. Состоит нейрогипофиз из *эндинимных клеток* – питуицитов и аксонов нейронов паравентрикулярных и супраоптических ядер гипоталамуса, а также кровеносных капилляров и телец Геринга – расширений аксонов нейросекреторных клеток гипоталамуса. Питуициты занимают до 30% объема задней доли. Они имеют отростчатую форму и образуют трехмерные сети, окружая аксоны и терминали нейросекреторных клеток. Функциями питуицитов является трофическая и поддерживающая, а также регуляция выделения нейросекрета из терминалей аксонов в гемокапилляры.

Гипофизарно-гипоталамическая нейросекреторная система. Инкрет задней части гипофиза вырабатывается в невроплазме клеток ядер гипоталамической области промежуточного мозга путем невросекреции, причем супраоптическое ядро выделяет вазопрессин, а паравентрикулярное – окситоцин. Инкрет продвигается в виде капель под оболочками нервных волокон в заднюю часть гипофиза и при помощи питуицитов проникает из нервных окончаний в капилляры. Таким образом, гипофиз находится в тесной нейрогуморальной связи с гипоталамусом, образуя единую гипофизарно-гипоталамическую систему. В состав этой системы входит не только задняя часть, но и передняя. Как показывают экспериментальные и клинические данные, повреждение другой части гипоталамуса – серого бугра – ведет к нарушению нормального образования гормонов передней части и может дать картину нарушения роста, половых функций, а также работы щитовидной железы и коры надпочечников. Следует отметить, что серый бугор оказывает не общее стимулирующее воздействие на переднюю часть: его отдельные ядра раздельно влияют на клетки, продуцирующие разные гормоны. Некоторые из таких гормонов уже получены.

Путь этих гормонов следующий. Гипофиз, как и другие железы внутренней секреции, густо пронизан кровеносными сосудами, образующими своеобразную *воротную систему*. Отходящие от артериаль-

ного круга большого мозга артерии гипофиза направляются прежде всего в гипоталамус, где вблизи серого бугра распадаются на капилляры – *первичную капиллярную сеть*, собираются в *воротную вену гипофиза*, которая следует вдоль его ножки и потом вновь распадается на капилляры-синусоиды – *вторичную капиллярную сеть*, располагающуюся между клетками передней доли. В гипоталамусе капилляры первичной сети образуют клубочки, окруженные сплетениями волокон, происходящих от ядер серого бугра. Здесь осуществляется переход в кровеносную систему нейросекрета, который по венам приносится в переднюю долю и возбуждает секреторную деятельность соответствующих клеток.

Источником иннервации гипофиза служат описанные выше ядра гипоталамуса; отростки клеток этих ядер направляются во все доли. Кроме того, к гипофизу от солнечного сплетения подходят вместе с кровеносными сосудами симпатические нервные волокна. В ткани, окружающей ножку гипофиза, встречаются пластинчатые тельца (тельца Фатера-Пачини).

4.2. ЭПИФИЗ

Эпифиз, или шишковидная железа, лежит между полушариями большого мозга и мозжечком, развивается в виде непарного выпячивания крыши промежуточного мозга. В эволюции его происхождение связывают с теменным глазом, остатки которого имеются у некоторых рыб и рептилий. По соседству, как выстилка задней части третьего мозгового желудка, образуется *субкоммиссуральный орган*, вместе эпифизом принадлежащий к единой функциональной системе – *эпиталамусу*. Известно, что эпифиз и субкоммиссуральный орган в известной степени обладают антагонизмом по отношению к гипофизарно-гипоталамической системе. Так же как, гипофиз, они участвуют в управлении ростом организма, связаны с надпочечниками, щитовидной железой, выполняя противоположную гипофизу функцию. Что касается влияния эпифиза на половые железы, то здесь мнения ученых противоречивы.

Один из наиболее изученных гормонов эпифиза – *мелатонин* (антагонист интермедина) – участвует в обмене пигмента. Вызывая скопление гранул пигмента, мелатонин обуславливает просветление окраски клеток пигментного эпителия сетчатки, что имеет большое значение в регуляции осветления палочек и колбочек.

От капсулы эпифиза в глубь органа отходят пластинчатые соединительнотканые отростки, разделяющие его на дольки. Паренхима органа состоит из клеточных тяжей с *пинеальными* и *глиальными клетками*. Первые снабжены отростками, которыми они соприкасаются друг с

другом, и округлыми ядрами. Это секреторные клетки и происходят они из глиальных клеток. Последние своими отростками также соприкасаются, образуя сеть. Вместе с имеющимися в эпифизе соединительнотканными волокнами клетки формируют остов органа, окутывающий пинеальные клетки. Ядра глиальных клеток темные, более вытянуты. Кроме названных двух видов клеток, существует ряд переходных форм. Между клетками проходят кровеносные капилляры, окруженные периваскулярными пространствами. В пинеальных клетках встречается пигмент меланин, представляющий побочный продукт гормонообразования. Иногда его бывает так много, что клетки превращаются в типичные пигментные клетки, которых много у животных, особенно у лошади.

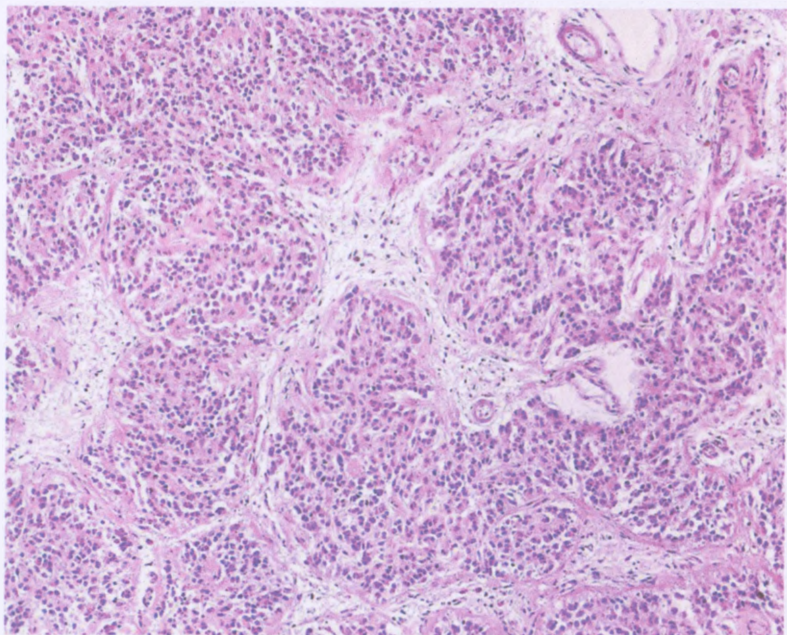


Рисунок 11 – Гистологический препарат эпифиза.

К старости количество соединительной ткани и нейроглии увеличивается и часто появляются в паренхиме железы и отростках стромы шаровидные или каплевидные образования, сходные с коллоидом других желез внутренней секреции. Со временем коллоид переходит из состояния золя в гель, обызвествляется и превращается в мозговой песок. Начальные стадии этих процессов осуществляются в цитоплазме пинеальных клеток.

В эпифизе имеются нервные сплетения из миелиновых и безмиелиновых волокон. Некоторые исследователи обнаруживали здесь и нервные клетки.

4.3. ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА

Щитовидная железа играет очень большую роль в регуляции всех видов обмена веществ в организме. Железа состоит из двух долей и соединяющего их перешейка – соединительнотканного у лошади и некоторых видов хищных и железистого у крупного рогатого скота. У свиньи перешеек отсутствует, железа на доли не разделена и представлена в виде тела железы.

Функции железы связаны с выработкой гормонов:

✓ трийодтиронин (T_3) и тироксин (T_4), которые воздействуют на митохондрии, способствуют выделению энергии в виде тепла, поддерживают постоянную температуру тела животных; выработка этих гормонов контролируется тиротропным гормоном (ТТГ) аденогипофиза;

✓ кальцитонин, который, являясь функциональным антагонистом паратирина, регулирует процессы всасывания, выделения, содержания в крови и костях ионов кальция.

Щитовидная железа – это паренхиматозный орган, окруженный капсулой из рыхлой соединительной ткани с большим количеством коллагеноволоконистых пучков, от капсулы внутрь органа отходят соединительнотканые перегородки, которые делят железу на дольки. Паренхиме образуют фолликулы и интерфолликулярные островки.

Фолликул является структурно-функциональной единицей щитовидной железы и образован эпителиальными клетками – тироцитами (вырабатывают тироидные гормоны) и С-клетками – кальцитонинпродуцирующие клетки. Фолликулярные тироциты имеют кубическую форму, достигают просвета фолликулов. С-клетки треугольной формы (у жвачных и птиц – округлой формы), основанием обращены к базальной мембране и просвета фолликула не достигают. У парнокопытных, хищников, рептилий могут локализоваться в составе клеток интерфолликулярных островков и лежат отдельно. *Интерфолликулярные островки* – это скопление тироцитов без полости или «подушечка» Сандерсона. Тироциты островков в небольшом количестве продуцируют тиреоидные гормоны. При функциональной нагрузке на железу эти островки могут активироваться, при этом тироциты начинают вырабатывать коллоид, и островок превращается в фолликул. Таким образом, островки являются резервом для образования новых фолликулов.

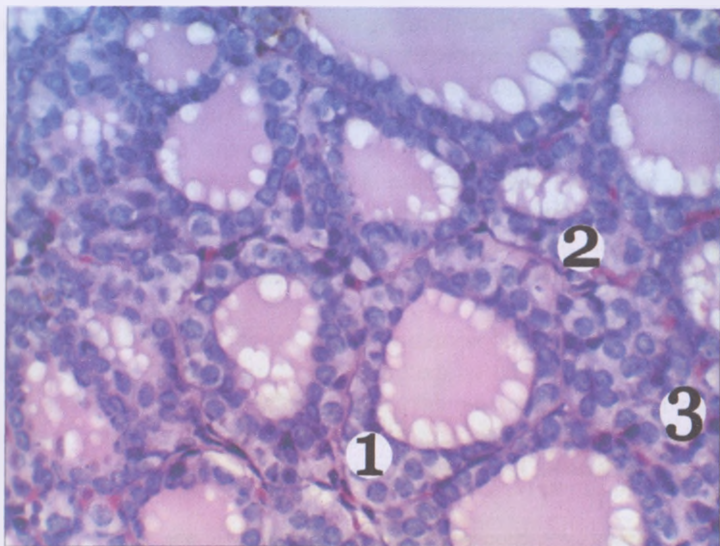


Рисунок 12 – Гистологическое строение щитовидной железы.
 1 – резорбция коллоида в фолликуле, 2 – островок С-клеток,
 3 – «подушечка» Сандерсона.

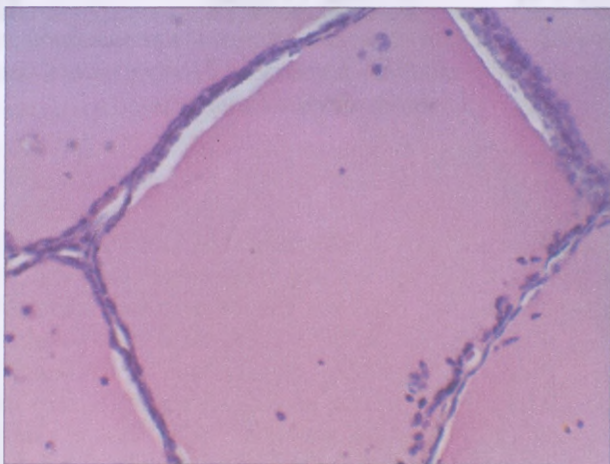
При гиперфункции тироциты высокие, цилиндрические, при пониженной функции щитовидной железы – низкие, плоские. Фолликул содержит коллоид, консистенция которого в значительной степени варьирует в зависимости от состояния щитовидной железы: более густая – при гипофункции и более жидкая, с наличием резорбционных вакуолей – при гиперфункции. В состав коллоида входит сложный белок тиреоглобулин и содержится до 95% всего йода щитовидной железы. В нормальном состоянии диаметр фолликулов щитовидной железы в среднем 50–60 мкм. Но у разных животных железа может быть крупнофолликулярной (преобладание крупных фолликулов), мелкофолликулярной и смешанной (одинаковый процент крупных, средних и мелких фолликулов).

В зависимости от возраста, а также видовой принадлежности у продуктивных животных различают *три типа строения* железы: фолликулярный, десквамативный и смешанный. При фолликулярном типе строения структура железы не отличается от таковой у взрослого животного, при десквамативном типе в фолликулах отсутствует коллоид, и паренхима железы представляет собой скопления эпителиальных клеток, окруженных соединительной тканью с сосудами, что связано с массовым выбросом в кровь тироидных гормонов (встречается у новоро-

жденных животных). Встречается также и смешанный тип, с сочетанием первого и второго типов строения.

Коллоид щитовидной железы образуется в тироцитах, где происходит, как показывают исследования с меченым йодом, освобождение йода из минеральных солей, приносимых сюда с кровью, путем их окисления. Здесь же осуществляется синтез гликопротеинов, но окончательно белки щитовидной железы – тиреоглобулины – образуются в коллоиде, внутри фолликулов. Этот процесс выделения инкрета в полость фолликула происходит по типу непрерывной мерокриновой секреции.

Одновременно с образованием коллоида, тоже непрерывно, происходит и выведение его из фолликулов. Апикальные части тироцитов выделяют протеолитические ферменты, разрушающие тиреоглобулины. Коллоид становится более жидким и при помощи микроворсинок всасывается тироцитами, внутри которых и синтезируются тироксин и другие гормоны.



*Рисунок 13– Гистологическое строение щитовидной железы.
Гипофункция.*

Имея густую сеть кровеносных сосудов и капилляров, отходящих от крупного артериального ствола – сонной артерии, щитовидная железа занимает по скорости кровоснабжения одно из первых мест в организме. Так, на единицу веса в 1 минуту в ней проходит крови почти в 4 раза больше, чем в почке, и в 48 раз больше, чем в покоящейся мышце.

Иннервируется железа ветвями симпатического и блуждающего нервов. Они сначала проникают в капсулу и формируют там широко-

петлистое сплетение. Внутри железы нервы сопровождают кровеносные сосуды, образуя тонкое, отчасти окружающее их сплетение, которое регулирует накопление железы кровью.

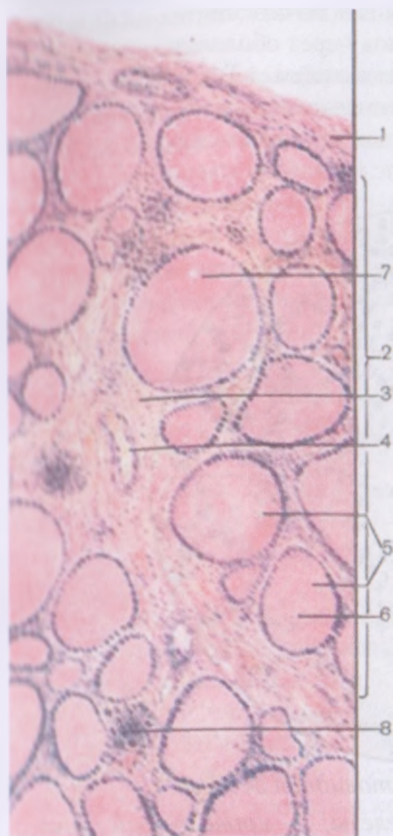


Рисунок 14 – Щитовидная железа.

1 – волокнистая капсула; 2 – доля-
ка; 3 – соединительнотканые
междольковые перегородки; 4 –
кровеносный сосуд; 5 – фолликулы
щитовидной железы; 6 – коллоид
щитовидной железы; 7 – вакуоли в
коллоиде; 8 – междольковые
островки.

Значительная часть отделившихся отсюда нервов оплетает очень тонкими волокнами фолликулы. Самые тонкие нервные волокна проникают в эпителий фолликулов и заканчиваются между клетками или внутри клеток.

4.4. ПАРАЩИТОВИДНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Паращитовидные железы выделяют гормоны, которые регулируют кальциевый и фосфорный обмен в организме, повышая содержание кальция в крови и понижая количество фосфора. Поэтому они играют

большую роль в процессах роста и регенерации костной ткани. При удалении их возникает тетания – периодические судорожные припадки, часто ведущие к смерти, так как недостаток кальция в крови сильно повышает возбудимость нервной системы. Установлено также, что один из паратиреоидных гормонов способен выключать синтез АТФ и одновременно включать передвижение ионов через оболочку митохондрий, для чего используется энергия уже имеющейся АТФ. Таким образом, этот гормон, стимулируя проникновение некоторых веществ через мембраны, регулирует два противоположных процесса – синтез АТФ и ее использование.

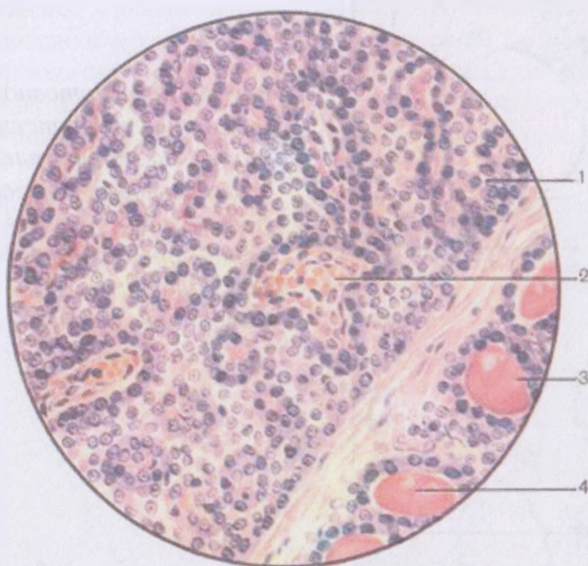


Рисунок 15 – Паращитовидная железа.

*1 – клетки околощитовидной железы; 2 – кровеносный сосуд;
3 – фолликул щитовидной железы; 4 – коллоид.*

Основная функция паращитовидных желез – секреция гормона паратирина, который является антагонистом кальцитонина, он повышает уровень кальция в крови двумя способами:

- ✓ путем разрушения минерального компонента кости за счет активации остеокластов, при этом кальций идет в кровь, где его содержание повышается;

- ✓ путем активации образования в кишечнике витамина D, который усиливает всасывание кальция.

Эти железы (две пары) представляют собой небольшие тельца (до 8–12 мм длины), расположенные на поверхности долей щитовидной железы, а иногда погружены в ее паренхиму. У некоторых животных, особенно часто у травоядных, встречаются добавочные парашитовидные железы в перитрахеальной ткани, средостении, на поверхности или в паренхиме тимуса.

Развиваются парашитовидные железы из эпителия передних стенок третьего и четвертого глоточных карманов. Окружая эти зачатки, мезенхима вырастает вместе с сосудами внутрь их и образует строму. Из зачатков возникают скопления эпителиальных клеток (эти железы называют еще *эпителиальными тельцами*). Покрывающая их капсула отдает тонкие пластинки внутрь железы; они сопровождают кровеносные сосуды, распадающиеся на густую сеть капилляров. Такая интерстициальная ткань наиболее развита у крупных жвачных и свиньи. Меньше всего соединительной ткани у хищных и мелких жвачных. Между капиллярами залегают железистые клетки – *паратироциты*. В зависимости от окраски и величины их разделяют на *главные* – небольшие и плохо окрашивающиеся и *оксифильные* – крупные и окрашивающиеся кислыми красителями; их обнаруживают обычно у старых животных и являются дегенерирующими. Главные клетки делятся в зависимости от функционального состояния на светлые (функционально малоактивные) и темные (активно функционирующие и цитоплазма содержит гранулы с паратиринном).

Для железистых клеток собаки, кошки и жвачных характерны крупные ядра и узкая цитоплазматическая каемка; у лошади и свиньи эти клетки богаты цитоплазмой, ядра в них мельче, поэтому весь препарат кажется светлее. Между тяжами эпителиальных клеток заметны щели, заполненные жидкостью, называемой, как и в щитовидной железе, коллоидом, но она другого состава и содержит другие гормоны. У эмбрионов и молодых животных коллоида нет.

Парашитовидные железы известны как наиболее васкуляризованные органы. На клетках и сосудах их лежат ретикулиновые волокна. В капсуле обнаружено нервное сплетение, от которого отходят внутрь органа, следуя главным образом вблизи кровеносных сосудов, нервные волокна, заканчивающиеся на поверхности железистых клеток.

4.5. НАДПОЧЕЧНИКИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В надпочечниках различают корковое и мозговое вещество; каждое из них следует рассматривать как отдельный орган внутренней секреции. Они образовались из разных зачатков и выделяют разные гормо-

ны, но в процессе развития слились в один орган (у низших позвоночных корковое и мозговое вещество существуют всю жизнь в виде отдельных органов, а у птиц они перемешаны в виде переплетающихся между собой тяжей). К группе надпочечников относятся еще расположенные в брюшной и грудной полостях довольно мелкие, а иногда даже видимые невооруженным глазом образования: тельца, построенные из ткани коркового вещества, называются *интерреналовыми*, а из ткани, соответствующей мозговому веществу, — *параганглиями*, так как они лежат вблизи симпатических нервных узлов. Параганглий, сросшийся с интерреналовым тельцем, называют *добавочным надпочечником*. Корковое вещество надпочечников вместе со всеми интерреналовыми тельцами объединяется в *интерреналовую систему*, а мозговое вещество с параганглиями — в *хромаффинную систему*. У последней клетки способны окрашиваться солями хромовой кислоты в коричневый цвет.

Интерреналовая система выделяет ряд гормонов, в том числе и гормоны типа стероидов (стероиды — группа органических соединений, характеризующихся наличием в молекуле 17 атомов углерода и 28 атомов водорода). К гормонам коры надпочечников относятся *минералокортикоиды* (в первую очередь альдостерон), которые регулируют водно-солевой обмен, поддерживая определенный уровень концентрации в крови натрия для осмотического равновесия между кровью и тканями.

Вместе с этим они стимулируют воспалительные процессы и способствуют образованию коллагена. *Глюкокортикоиды* (кортикостерон, кортизон и др.) влияют на обмен углеводов и стимулируют окислительное фосфорилирование. Кроме того, кора надпочечников выделяет вещества, аналогичные по своим физиологическим действиям мужскому (*андрогены*) и женскому (*эстрогены*) половым гормонам. *Гормоны коры надпочечников* являются жирорастворимыми веществами и легко преодолевают клеточную оболочку, поэтому в кортикоцитах секреторные гранулы отсутствуют.

Хромаффинная система выделяет *кахетолламины* (адреналин и норадреналин), вызывающие распад гликогена в печени и выделение его в кровь, а также повышающие тонус гладкой мускулатуры (гладкая мускулатура бронхов отвечает на введение адреналина расслаблением). Норадреналин отличается от адреналина более сильным и продолжительным действием.

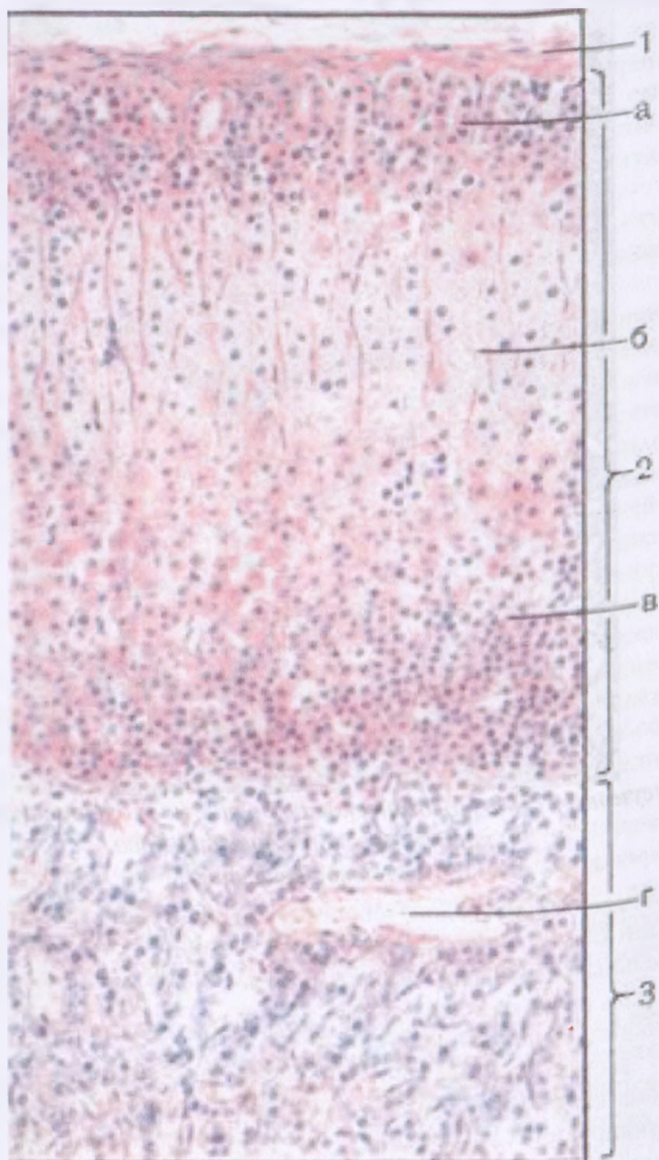


Рисунок 16 – Надпочечник кошки.

1 – капсула надпочечника; 2 – корковое вещество;
 а – клубочковая зона; б – пучковая зона; в – сетчатая зона;
 3 – мозговое вещество; г – венозный синус.

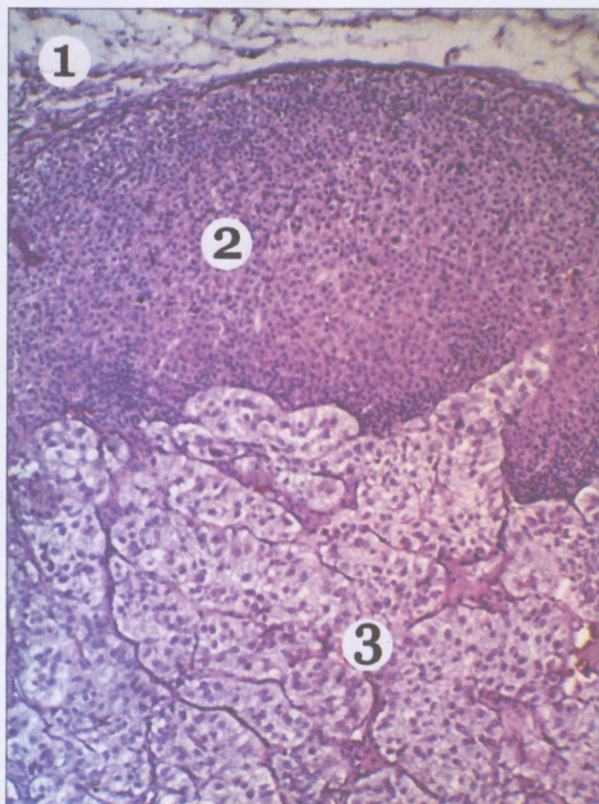


Рисунок 17 – Гистологическое строение надпочечника ежа.

1 – капсула, 2 – корковое вещество,

3 – мозговое вещество.

Некоторые параганглии, например сонная железа (лежит в месте бифуркации общей сонной артерии), содержащие большое количество чувствительных нервных элементов, кроме инкреторной функции, выполняют роль рефлексогенной зоны.

Функции надпочечников:

✓ выработка минералокортикоидов (альдостерона, дезоксикортикостерона ацетата и других), регулирующих водно-солевой обмен, а также активирующих воспалительные и иммунные реакции. Минералокортикоиды стимулируют реабсорбцию натрия почками, что ведет к задержке в организме воды и повышению артериального давления;

✓ выработка глюкокортикоидов (кортизола, гидрокортизона и других). Эти гормоны повышают уровень глюкозы в крови за счет синтеза ее из продуктов распада жиров и белков. Гормоны подавляют вос-

палительные и иммунные реакции, что используется в медицине для лечения аутоиммунных, аллергических реакций и так далее;

✓ выработка половых гормонов, в основном андрогенов (дегидроэпиандростерона и андростендиона), которые имеют слабо выраженный андрогенный эффект, но выделяясь при стрессе, стимулируют рост мускулатуры. Выработку и секрецию андрогенов стимулирует адренокортикотропный гормон;

✓ мозговое вещество продуцирует катехоламины – гормон адреналин и нейромедиатор норадреналин, которые вырабатываются при стрессе.

Онтогенез надпочечников. Корковое вещество надпочечников, также как и интерреналовые тельца, развивается из эпителия, выстилающего вторичную полость тела, то есть из мезодермы, а именно из той ее части, которая образует и половые складки. Поэтому его эмбриональная связь с половой системой отражается и на функции, сходной с гормональной деятельностью половых желез. Закладка коркового вещества появляется в виде округлых телец, состоящих из тяжей эпителиальных клеток, которые мигрируют из целомической выстилки в мезенхиму и располагаются по сторонам корня брыжеечной артерии.

В этом же месте возникает крупное скопление хромафинных клеток, в которые превращается часть нейробластов симпатических ганглиев. В дальнейшем эти клетки врастают внутрь коркового вещества и перемешиваются с ним, но в последствии мезодермальные клетки оттесняются на периферию, и корковое вещество обособляется от основного.

Микроструктура надпочечников. С поверхности надпочечники покрыты соединительнотканной капсулой, которая посылает в паренхиму органа прослойки рыхлой соединительной ткани. В капсуле находятся гладкие миоциты, вегетативные ганглии, скопления жировых клеток, нервы, сосуды. Корковое вещество состоит из клеток – адренокортикоцитов, образующих тяжи, между которыми проходят кровеносные капилляры. В соответствии с формой этих тяжей в корковом веществе различают три зоны.

1. *Клубочковая зона (zona glomerulosa)* включает тяжи плазматических клеток, многократно изгибающиеся наподобие клубочков; у лошадей тяжи изгибаются под капсулой в виде дуг и разделяются капиллярами. На этом основании наружную зону коркового вещества у лошади принято называть *дуговой зоной (zona arcuata)*.

2. *Пучковая зона (zona fasciculata)* складывается из параллельных тяжей клеток кубической формы, направленных радиально и соединяющихся между собой. В этой зоне среди других клеток выделяются *спонгоциты* – клетки, имеющие сильно вакуолизированную цитоплаз-

му. Этих клеток иногда бывает так много, что в пучковой зоне становится заметным особый *губчатый слой*. Объясняется это тем, что при обработке пучковой зоны жирорастворяющими веществами в клетках растворяются имеющиеся в большом количестве жировые включения. Наличие липидов можно здесь установить также гистохимически и при помощи электронного микроскопа. У жвачных липиды выявляются плохо, так как они связаны с белками. В коре надпочечников липиды являются материалом для синтеза стероидов. Между пучками в тонких прослойках рыхлой соединительной ткани лежат синусоидные капилляры. Различают два вида пучковых кортикоцитов: темные и светлые. Это один тип клеток, находящихся в разных функциональных состояниях. Функция пучковой зоны – выработка глюкокортикоидов (преимущественно кортизола и кортизона). Видовые особенности: у морских свинок, песчанок, угрей основной является кортизол; у собаки, обезьяны, овцы и свиньи – кортизол и кортикостерон; у крысы, мыши, птицы, рептилий и амфибий – исключительно кортикостерон.

3. *Сетчатая зона* (zona reticularis) характеризуется тем, что в ней разветвляющиеся клеточные тяжи формируют сети, смешанные с сетями кровеносных капилляров. Она занимает около 10–15% всей коры и в ней образуются глюкокортикоиды и мужские половые гормоны, в частности, андростендион и дегидроэпиандростерон, а также в небольшом количестве женские половые гормоны (эстрогены и прогестерон). Андрогены коры надпочечников, в отличие от андрогенов половых желез, обладают слабо выраженным андрогенным эффектом, однако их анаболический эффект на скелетную мускулатуру сохранен, что имеет важное адаптивное значение.

У некоторых видов домашних млекопитающих иногда сетчатая зона не выявляется самостоятельной и входит в состав пучковой, таким образом две зоны представлены одной – пучково-сетчатой зоной.

В цитоплазме клеток коркового вещества гистохимически обнаружены зернышки витамина С.

У некоторых видов продуктивных животных у новорожденных корковое вещество надпочечника состоит из так называемой *фетальной коры*, которая в течение периода новорожденности инволюирует и заменяется дефинитивной корой, состоящей из описанных трех зон. Значение фетальной коры еще неизвестно, и она очень переменчива у различных отрядов млекопитающих. У некоторых жвачных остатки фетальной коры имеются даже у взрослых особей. У кролика по развитию и гистохимическим особенностям наружная зона фетальной коры является зачатком постоянной коры, а внутренняя, не претерпевая обратного развития, остается в составе коры.

В глубокой части коркового вещества на границе с мозговым у некоторых грызунов была описана так называемая Х-зона. Она состоит из недифференцированных клеток, появляется после рождения. У золотистого хомячка эта зона имеется лишь у самок, а у самцов возникает только после кастрации.

Описанная гистология коры надпочечников у различных млекопитающих говорит о большой видовой и индивидуальной вариабельности функций этих органов, а также их половом диморфизме.

Добавочные надпочечники чаще всего встречаются у лошади. В них иногда можно найти слои, соответствующие трем зонам коркового вещества.

Мозговое вещество располагается сразу под сетчатой зоной коры, а у некоторых видов животных отделяется от коры тонкой капсулой из рыхлой соединительной ткани. Оно образовано скоплением клеток хромаффиноцитов, которые хорошо окрашиваются солями хрома. Эти клетки делятся на два вида:

- крупные светлые клетки-продуценты гормона адреналина (*адреналиновые, или А-клетки*), содержащие в цитоплазме умеренно электроноплотные гранулы;
- темные мелкие хромаффиноциты (*норадреналиновые, или Н-клетки*), содержащие большое число плотных гранул, они секретируют норадреналин.

В мозговом веществе обнаруживаются также вегетативные нейроны (ганглиозные клетки) и опорные клетки – разновидность нейроглии. Своими отростками они окружают хромаффиноциты.

В клетках, вырабатывающих норадреналин, зернышки большей величины с сильной флуоресценцией в ультрафиолетовом свете, и их легко обнаружить при помощи люминесцентной микроскопии. Однако у копытных их выявляют и без специальных методов – в центральных отделах мозгового вещества они имеют вид округлых скоплений, разделенных тонкими капиллярами. Границы между клетками заметны слабо. Адреналиновые же клетки располагаются на периферии вещества и содержат более мелкие зерна. После выделения их из клеток внутри цитоплазмы остаются оболочки этих зерен. Следовательно, зерна не просто гранулы секрета, а органеллы.

Параганглии построены из такой же хромаффинной ткани, как и мозговое вещество надпочечников. В виде телец их находят в разных местах брюшной, а иногда и грудной полости по соседству с вегетативными ганглиями. Наибольшее количество их бывает в молодом возрасте.

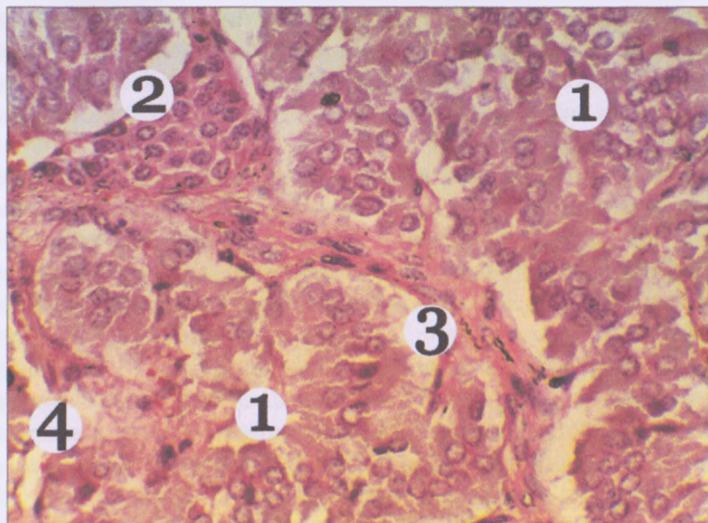


Рисунок 18 – Обособленные островки Н-клеток и крупные ядра А-клеток в медулле надпочечника крупного рогатого скота
 1 – А-клетки, 2 – Н-клетки, 3 – прослойки соединительной ткани, 4 – синусоиды.

Кровоснабжение и иннервация надпочечников. Артерии, входящие в капсулу, распадаются до артериол, образующих густую субкапсулярную сеть, и капилляров фенестрированного и синусоидного типа, снабжающих кровью кору. Из сетчатой зоны капилляры проникают в мозговое вещество, где превращаются в широкие синусоиды, сливающиеся в венулы. Венулы переходят в вены, формирующие венозное сплетение мозгового вещества. Из подкапсулярной сети в мозговое вещество проникают также артериолы, распадающиеся в нем до капилляров. Надпочечники получают нервные волокна от блуждающих и чревных нервов, формирующих под капсулой органа густое сплетение. Отсюда волокна проникают вглубь, окружая капилляры и синусоидные вены. В глубоких слоях коркового вещества на границе его с мозговым сплетения становятся особенно густыми. Особенно много нервных волокон и ганглиев в мозговом веществе, что объясняется происхождением последнего из клеток вегетативных ганглиев. Поэтому на железистых клетках заканчиваются преганглионарные волокна симпатического нерва. Вокруг синусоидных вен и капилляров много нервных окончаний чувствительного типа. В параганглиях также обнаруживаются многочисленные симпатические и чувствительные нервные волокна и клетки.

4.6. НАДПОЧЕЧНИКИ ПТИЦ

В зависимости от соотношения количества мозгового и коркового вещества, а также содержания железа и липохрома надпочечники имеют серовато-желтый, оранжевый или бледно-красный цвет. У взрослых птиц они темно-коричневые, расположены по обе стороны брюшной порты на вентральной поверхности почек. У самцов надпочечники соединены с придатками семенников, у самок – с яичником. При помощи соединительной ткани он свободно прикрепляется к брюшной аорте. Форма разнообразна – от округлой до треугольной (зависит от вида птиц). Правый надпочечник крупнее левого, так у взрослых кур правый надпочечник весит 0,10 г, а левый – 0,08 г. Левый надпочечник снабжается кровью по артерии, которая берет начало от аорты или почечной артерии. Правый надпочечник снабжается кровью по ветви, начинающейся от правой почечной артерии. Центральной вены в надпочечниках птиц нет, венозная кровь вытекает из них через несколько сосудистых ветвей.

Тенденция к сближению интерреналовой и супрареналовой желез и объединению их в один орган – надпочечник по-разному завершается у двух высших классов позвоночных – птиц и млекопитающих.

У птиц обе железы образуют шнурообразные тяжи клеток, которые тесно перевиваются друг с другом, благодаря чему создаются условия тесного контакта клеток интерреналовой и супрареналовой железы.

В 1891 г. немецкий эмбриолог Н. Rabl для тяжей, образованных из интерреналовых клеток, ввел понятие «главные тяжи» (нем. *Hauptstränge*), а для тяжей супрареналовых (хромаффинных) клеток – «промежуточные тяжи» (нем. *zwischenstränge*). Данные понятия иногда применяются и теперь, но, на наш взгляд, едва ли есть целесообразность в их сохранении, так как, во-первых, в надпочечнике обе железы «равноправны» и нет основания считать производные одной главными, а другой промежуточными, а во-вторых, термины интерреналовые и супрареналовые тяжи лучше показывают связь этих структур с источниками их в филогенезе.

Надпочечник птиц является парным паренхиматозным органом почечного типа. Снаружи покрыт капсулой из плотной волокнистой неоформленной ткани, от которой отходят прослойки вглубь органа – трибекулы. В капсуле находятся гладкие миоциты, вегетативные ганглии, скопления адипоцитов, нервы, сосуды.

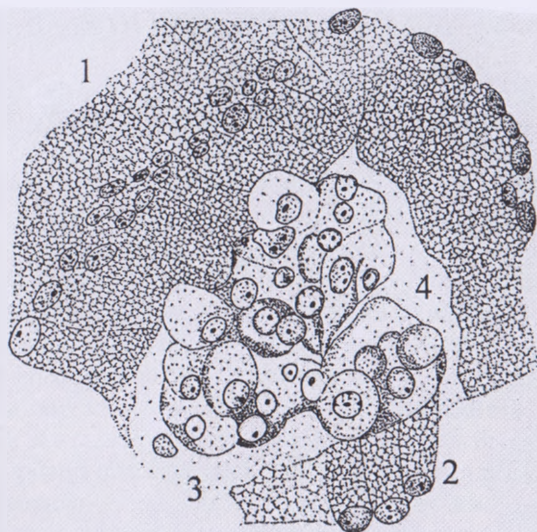


Рисунок 19 – Схема. Интерреналоциты и хромаффиноциты надпочечника птиц.

1 – интерреналоциты I типа, 2 – интерреналоциты II типа, 3 – адренолиноциты, 4 – синусоид и норадренолиноциты.

У многих видов птиц соединительнотканная капсула надпочечника имеет два слоя – наружный (плотный) и внутренний (более рыхлый). Капсула и прослойки рыхлой соединительной ткани образуют строму органа. Паренхима представлена совокупностью клеток: интерреналоцитов в интерреналовой железе и хромаффиноцитов в супрареналовой железе. Каждая из этих желез является самостоятельной железой внутренней секреции, вырабатывающей свои гормоны – регуляторы защитно-приспособительных реакций организма. Итерреналовая ткань – это аденогипофиззависимая, а супрареналовая – аденогипофизнезависимая эндокринные железы.

Интерреналовая ткань надпочечника птиц делится на две зоны: субкапсулярную и внутреннюю. Клеточный состав подразделяется на четыре типа интерреналоцитов – I, II, III, IV. Клетки I типа субкапсулярной зоны имеют столбчатую форму, формируют тяжи, организованные в два ряда, которые идут изогнуто вдоль капсулы, образуя петли, тем самым, ограждая медуллярные островки клеток. Промежутки между эпителиальными тяжами заполнены рыхлой соединительной тканью, по которой проходят кровеносные капилляры и нервные волокна, оплетающие тяжи. Интерреналоциты I типа с плотной мелкозернистой, аци-

дофильной и слабо вакуолизированной цитоплазмой; ядра округлой или овальной формы, содержат эухроматин с четкими ядрышками. Клетки II типа столбчатые, со сферическими ядрами и менее плотной гранулированной, но пенистой цитоплазмой, и они расположены во внутренней зоне надпочечника птиц. Интерреналоциты III типа располагаются на границе двух зон, образуя прямые тяжи, местами переплетающиеся с хромаффиноцитами. Клетки IV типа кубической формы, со слабо гранулированной цитоплазмой и ядром, содержащим гетерохроматин. Интерреналоциты этого типа рассеяны внутри надпочечника группами.

Супрареналовая ткань представлена хромаффиноцитами, образующими сеть островков, оплетенных прослойками рыхлой соединительной ткани или сопровождаемых часто синусоидами. Медуллярные островки имеют как округлую, так и овально-удлиненную форму. Хромаффиноциты имеют крупное ядро, мелкозернистую или вакуолизированную цитоплазму. Они полигональной формы и больше, чем интерреналоциты. При окраске гистосрезов надпочечника птиц гематоксилин-эозином интерреналовая ткань окрашивается эозинофильно, а супрареналовая – базофильно. Выделяют два типа хромаффиноцитов: А-клетки (адренолиноциты), вырабатывающие адреналин и Н-клетки (норадренолиноциты) – норадреналин. Они содержат мелкие митохондрии, крупный комплекс Гольджи, многочисленные секреторные гранулы – с умеренно плотным (в А-клетках) или уплотненным в центре и светлым по периферии (в Н-клетках) матриксом. Электронно-плотные хромаффинные гранулы, помимо катехоламинов, содержат пептиды – энкефалины и хромогранины, что подтверждает их принадлежность к нейроэндокринным клеткам APUD-системы птиц. В отличие от млекопитающих у птиц в надпочечниках отсутствуют закономерности в распределении А- и Н-клеток. Например, у курицы, утки, гуся и индейки различными методами можно отчетливо обнаружить два типа клеток, а у голубя находятся лишь А-клетки.

Особенности кровоснабжения надпочечника птиц: сосуды проникают через капсулу и распадаются на капилляры (синусоидного типа), которые сначала проходят по интерреналовым тяжам, а потом входят в медуллярные островки, где собираются в артерию, которая покидает надпочечник. Таким образом, кровь сначала течет по интерреналовой железе, где обогащается гормонами, а потом попадает в супрареналовую железу, где также наполняется гормонами-катехоламинами.

Гистофизиология надпочечника птиц. Интерреналоциты субкапсулярной зоны надпочечников птиц вырабатывают *минералокортикоиды*, главным из которых является альдостерон. Однако у многих хищных, а также водоплавающих птиц основным естественным минералокортикоидом является дезоксикортикостерон, а не альдостерон, а у некоторых птиц, например, у уток, синтезируются и выделяются сразу два гормона.

Основная функция минералокортикоидов – поддержание гомеостаза электролитов в организме. Минералокортикоиды влияют на реабсорбцию и экскрецию ионов в почечных канальцах. В частности, альдостерон увеличивает реабсорбцию ионов натрия, хлора, бикарбоната и усиливает экскрецию ионов калия и водорода.

На синтез и секрецию дезоксикортикостерона и альдостерона влияет ряд факторов. Гормон эпифиза адреногломерулотропин стимулирует их образование. Стимулирующее влияние на синтез и секрецию альдостерона оказывают компоненты ренин-ангиотензиновой системы, а тормозящее – натрийуретические факторы. Простагландины могут оказывать как стимулирующее, так и тормозящее влияние.

При гиперсекреции минералокортикоидов происходят задержка натрия в организме, обуславливающая повышение артериального давления, и потеря калия, сопровождающаяся мышечной слабостью птиц.

При пониженной секреции минералокортикоидов отмечаются потеря натрия, сопровождающаяся гипотензией, и задержка калия, ведущая к нарушениям сердечного ритма. Кроме того, минералокортикоиды у птиц усиливают воспалительные процессы.

В интерреналоцитах внутренней зоны надпочечников птиц образуется и выделяется непрерывно *кортикостерон*. Максимальные уровни гормона в крови у птиц отмечаются в утренние часы, а минимальные – вечером и ночью. Однако, у хищных птиц, например совы, с точностью наоборот, максимальный уровень кортикостерона в крови – ночью, а минимальный – в солнечное время суток.

Поступающий от интерреналоцитов в кровь кортикостерон транспортируется к тканям в свободной форме и связанной (до 85%) с альфа2-глобулином плазмы форме. Глюкокортикоиды прямо или опосредованно регулируют практически все виды обмена веществ и физиологические функции. Метаболические эффекты глюкокортикоидов проявляются, прежде всего, со стороны углеводного, белкового и жирового обменов. Обобщенно эти сдвиги можно свести к распаду белков и липидов в тканях, после чего метаболиты поступают в печень, где из них синтезируется глюкоза, использующаяся как источник энергии.

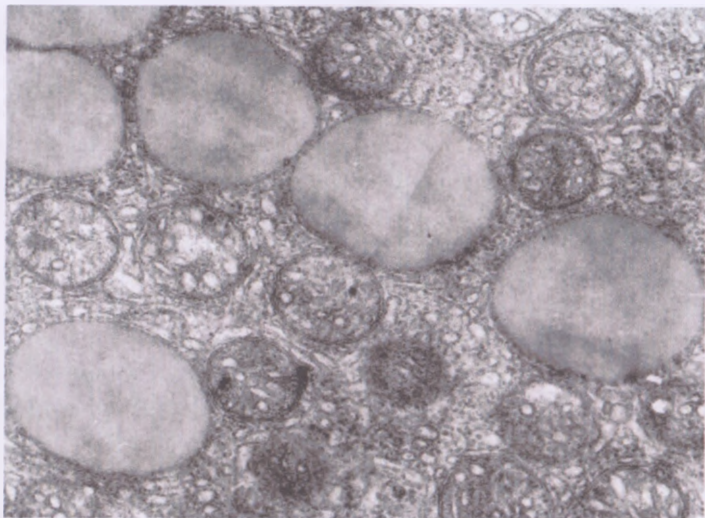


Рисунок 20 – Митохондрии с тубуло-везикулярными кристами и липидные включения в интерреналоцитах надпочечника птицы.

Кортикостерон у птиц повышает устойчивость организма к действию чрезмерных раздражителей, подавляет сосудистую проницаемость и воспаление (поэтому его называют адаптивным), из-за катаболизма белка в лимфоидной ткани и угнетения иммунных реакций он оказывает антиаллергические эффекты.

Интерреналоциты IV типа вырабатывают *половые стероидные гормоны*, имеющие андрогенное действие, идентично клеткам сетчатой зоны млекопитающих. Нередко многие ученые у некоторых видов птиц вообще не обнаруживают настоящих клеток.

Гормоны интерреналовой ткани надпочечников совместно со щитовидной железой регулируют рост птенцов. Поэтому птенцы выводковых птиц растут медленнее, чем птенцовых, так как имеют низкий эндокринный статус в организме, из-за постоянных стресс-факторов в условиях внешней среды, где приходится самостоятельно разыскивать и собирать корм. У мелких птиц рост птенцов происходит относительно быстрее, чем крупных.

Важную роль гормоны надпочечников играют в линьке птиц. Благодаря линьке обеспечивается непрерывное выполнение перьевым покровом таких важнейших функций, как полет и терморегуляция.

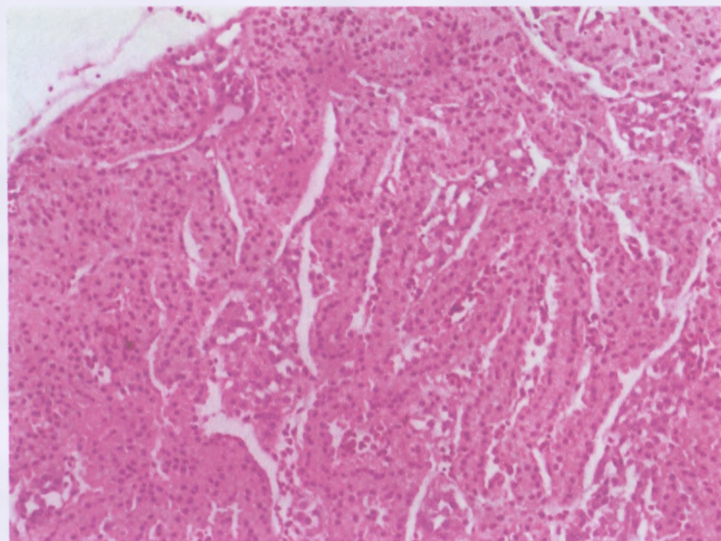


Рисунок 21 – Гистологическое строение надпочечника утки.

Во время линьки у птиц повышенный уровень гормонов надпочечников и щитовидной железы и низкий уровень в крови половых гормонов. Интенсивная фаза линьки происходит по окончании размножения и предшествует миграциям. Активное состояние половых желез тормозит линьку, и она начинается только со времени инволюции половой системы, важную роль в которой играют надпочечники. Это объясняется тем, что и размножение, и линька требуют больших затрат энергии (поэтому в эти периоды наблюдается гиперфункция щитовидной железы) и далеко не у всех птиц могут протекать одновременно. Тироксин и кортикостерон необходимы для нормального перообразования.

Супраренальная железа надпочечника птиц выделяет **катехоламины: адреналин и норадреналин**. Катехоламины являются нейромедиаторами, которые служат передатчиками нервного импульса в симпатической нервной системе. Синтез их происходит из аминокислоты тирозина. Катехоламины также принимают участие в регуляции секреции некоторых гормонов в организме, влияют на обмен веществ организма птиц. Норадреналин отличается от адреналина значительно меньшим стимулирующим влиянием на сокращения сердца, слабым действием на гладкую мускулатуру кишечника, слабым влиянием на обмен веществ (отсутствием выраженного гипергликемического, липолитического и общего катаболического эффекта).

4.7. ДИСПЕРСНАЯ ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

Совокупность одиночных гормонпродуцирующих клеток определяется как **дисперсная эндокринная система (ДЭС)**. Эта система состоит из двух самостоятельных групп: *1 – клетки APUD-системы; 2 – группа одиночных гормонпродуцирующих клеток* (не относящихся к APUD-системе).

Клетки APUD-системы. Апудоциты (APUD-клетки) – диффузно расположенные секретирующие клетки (около 60 различных типов эндокринноподобных клеток), способные поглощать аминокислоты-предшественницы и производить из них активные амины и/или низкомолекулярные пептиды с помощью реакции декарбоксилирования (удаления карбоксильной группы у аминокислоты-предшественницы) и образуют диффузную эндокринную систему организма животных. Источником развития эндокриноцитов APUD-системы могут быть эмбриональные зачатки, происходящие из всех трех зародышевых листков. При этом апудоциты в каждом конкретном органе имеют общее происхождение с эпителием, входящим в состав его слизистой оболочки или формирующим паренхиму. Из нейроэктодермы развиваются нейроэндокринные клетки Меркеля кожи, нейроэндокриноциты головного мозга, эпифиза, нижних отделов мочевыделительных путей и др. Энтодерма дает эндокринные клетки так называемой *гастроэнтеропанкреатической эндокринной системы (ГЭПЭС)*, к которой относятся эндокриноциты одиночные эпителиальной выстилки желудочно-кишечного тракта и островков Лангерганса. Из энтодермы (прехордальной пластинки) развиваются также апудоциты слизистой оболочки воздухоносных путей. Из мезодермы развиваются эндокриноциты мочеполювого тракта.

Благодаря аргирофильным гранулам на светомикроскопическом уровне эти клетки избирательно выявляются при импрегнации азотнокислым серебром (*аргирофильные клетки Кульчицкого*). Для строения клеток APUD-системы характерно умеренное развитие гранулярной эндоплазматической сети, комплекса Гольджи и наличие аргирофильных гранул в базальном полюсе. Клетки APUD-системы способны захватывать предшественники биогенных аминов и декарбоксилировать их с образованием активных биогенных аминов. Происхождение аббревиатуры «APUD» объясняется английским определением свойств клеток: **A**mine **P**recursor **U**ptake and **D**ecarboxylation (**A** – amines – амины; **P** – precursor – предшественник; **U** – uptake – усвоение, поглощение; **D** – decarboxylation – декарбоксилирование). Содер-

жащиеся в клетках биогенные амины позволяют идентифицировать их с помощью люминесцентных методов выявления этого класса веществ. Клетки APUD-серии эпителия слизистых оболочек подразделяются на клетки *открытого* (достигающие апикальным полюсом просвета органа) и *закрытого* (не связанные с просветом из-за перекрытия другими эпителиоцитами) типов. Кроме выработки биогенных аминов, клетки APUD-системы способны продуцировать пептидные гормоны. Гормоны APUD-серии осуществляют анализ химического состава корма, воздуха, мочи и другое. и отвечают на его изменения секрецией гормонов и других биологически активных веществ, включающихся в восстановление нарушенных гомеостатических показателей. Основной механизм этих влияний – паракринный, однако гормоны могут попадать в общий кровоток и действовать по принципу эндокринии. APUD-система тесно связана с вегетативной нервной и иммунной системами.

Вторая группа одиночных гормонпродуцирующих клеток – это скопления клеток, не относящихся к APUD-системе. Таковыми являются: glanduloциты семенника, продуцирующие андрогены; фолликулярные клетки яичника, секретирующие женские половые гормоны; ретикулоэпителиоциты тимуса; юктагломерулярные клетки стенки артериол почечного тельца, продуцирующие ренин; секреторные кардиомиоциты миокарда, продуцирующие натрийуретический фактор и др.

ГЛАВА 5. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

5.1. ГУБЫ

Губы представляют складки кожи на краях ротовой щели, в которых многослойный плоский эпителий переходит на слизистую оболочку, где у животных всех видов, за исключением собаки, он не теряет рогового слоя, хотя последний становится значительно тоньше. В глубине соединительной ткани видны губные железы, строение которых и характер выделяемого ими секрета очень разнообразны у животных разных видов. Кожная поверхность верхней губы у хищных не имеет желез, у жвачных и свиньи богата сложными трубчатыми железами серозного типа. Толща губ состоит из поперечнополосатой мышечной ткани, анатомически оформленной в круговую мышцу рта.

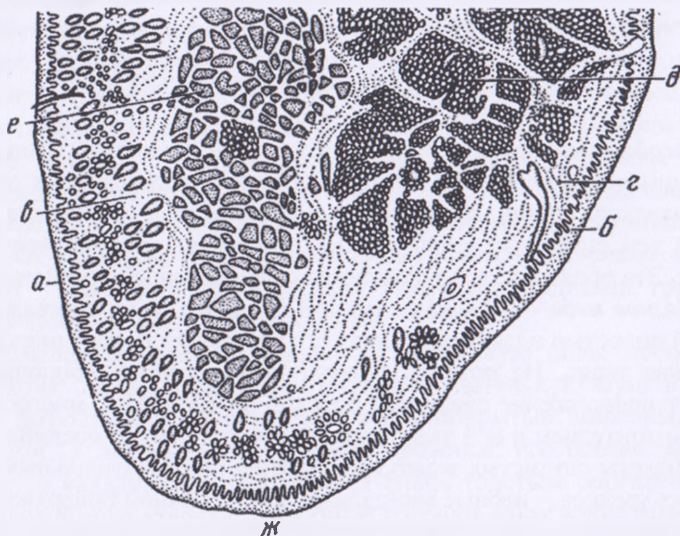


Рисунок 22 – Сагиттальный разрез губы лошади.

а – эпителий кожи; *б* – эпителий слизистой оболочки;
а – соединительнотканый слой кожи; *г* – соединительнотканый слой слизистой оболочки; *д* – губные железы; *е* – волокна круговой мышцы рта; *ж* – губной край.

Как органы, выполняющие осязательную функцию, губы очень богаты чувствительными окончаниями. Кроме разных свободных нерв-

ных окончаний, здесь встречаются инкапсулированные тельца (чаще всего тельца Фатера-Пачини), главным образом концевые колбы, неравномерно сосредоточены преимущественно в соединительной ткани. В эпителии есть древовидные разветвления, а из специализированных окончаний – тельца Меркеля в пяточке свиньи.

5.2. ЩЕКИ

Наружной оболочкой щек служит кожа, средней – поперечнополосатые мышцы, между которыми располагаются щечные железы. Посредине у животных разных видов очень различны по морфологическому типу и характеру секрета. Внутренняя, или слизистая, оболочка сходна со слизистой губ. Здесь нет подслизистого слоя. Через нее проходят выводные протоки щечных желез, находящихся за пределами слизистой. У жвачных в слизистой оболочке встречаются отдельные железы и многочисленные высокие сосочки с соединительнотканной основой. У собаки в этой оболочке обнаруживают пигмент.

5.3. ТВЕРДОЕ И МЯГКОЕ НЕБО

Твердое небо отличается очень плотной слизистой оболочкой с поперечными валиками. Ее эпителий сильно ороговеет, а обильная соединительная ткань содержит широкопетлистые сплетения тонкостенных вен, способных к набуханию, что особенно хорошо выражено у лошади. Эта оболочка тесно срастается с надкостницей костного неба.

Мягкое небо – складка слизистой оболочки, выступающая между ротовой полостью и глоткой, основу его составляет поперечнополосатая мышечная ткань. На ротовой поверхности слизистая оболочка представляет продолжение слизистой ротовой полости. Под многослойным плоским эпителием в ней залегает большое количество соединительной ткани, пакеты слизистых желез и скопления подэпителиальных лимфатических узелков – небные миндалины. На глоточной поверхности слизистая оболочка покрыта мерцательным эпителием, таким же, как в носовой полости. Железы здесь подобны таковым на ротовой поверхности, но их меньше, слой соединительной ткани тоньше.

5.4. ДЕСНЫ

Слизистая оболочка десен лишена желез и лимфоидных узелков. Эпителий их сильно ороговеет, особенно у жвачных в области рото-

вого валика верхней челюсти. Подэпителиальная соединительная ткань плотно срастается с надкостницей челюстных костей.

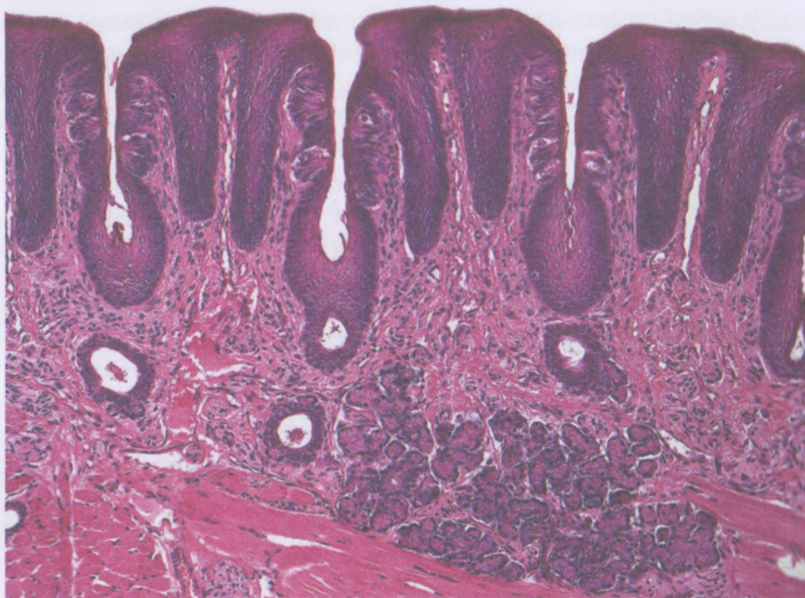
5.5. ЯЗЫК

Зачаток языка появляется у зародыша довольно рано, когда жаберные борозды еще хорошо заметны снаружи в виде непарного бугорка. Лежит он между первой и второй жаберными дугами впереди зачатка щитовидной железы. В области нервных жаберных дуг он разрастается вперед в два парных утолщения – боковые валики. В области вторых жаберных дуг позади зачатка щитовидной железы возникает второе непарное утолщение. В процессе развития эти образования увеличиваются и сливаются в один орган. Из непарного бугорка происходит задняя часть тела языка. Парные утолщения срастаются между собой в переднюю большую часть тела языка, а также его верхушку. Задний зачаток превращается в корень языка.

Гистологическое строение языка. Слизистая языка, так же, как и других органов ротовой полости, покрыта многослойным плоским эпителием, снабженным на спинке языка мощным роговым слоем. Соединительная ткань внедряется в эпителий довольно высокими сосочками. Боковая и нижняя поверхности слизистой оболочки, а также ее переход на дно ротовой полости, или уздечка языка, на свободной поверхности довольно гладкие и неороговевшие. На спинковой поверхности слизистая оболочка выступает многочисленными выпячиваниями – сосочками языка четырех видов: нитевидными, грибовидными, желобоватыми и листовидными.

Нитевидные сосочки играют механическую роль, препятствуя скольжению пищи, и выполняют также осязательную функцию. Это тонкие выросты соединительной ткани, покрытые эпителиальными чехликами. У хищных такой вырост сложный: его осевая ветвь направляется каудально и покрывается очень толстым ороговевающим эпителием в виде крючка. Подобные сосочки дают возможность животным обглатывать кости. У лошади и свиньи сосочки узкие и высокие. У жвачных основной соединительнотканый стержень отдает вторичные ответвления, но покрывается общим эпителиальным чехликом. Кроме того, у них встречаются особые сосочки кеглевидной формы. *Грибовидные сосочки* воспринимают вкусовые, осязательные и температурные ощущения. Они рассеяны по поверхности языка между нитевидными сосочками. Их соединительная ткань образует широкий выступ, но основание сосочка в большинстве случаев более уз-

кое, чем расширенная головка, что делает его сходным с грибом. Между клетками эпителия видны вкусовые луковички. У лошади и крупного рогатого скота луковички в этих сосочках встречаются редко. Их больше у других парнокопытных, особенно у козы, а также много у хищных. Желобоватые (валиковидные) сосочки вкусовые, отграничиваются от эпителия поверхности языка, кольцевидными бороздами. У лошади их только два и располагаются они в области корня языка. У остальных домашних животных, особенно у крупных жвачных, сосочков много. В эпителии борозд есть вкусовые луковички, концентрирующиеся группами. Особенно много луковичек в этих сосочках у свиньи и собаки. У лошади, жвачных и свиньи луковички располагаются по всей боковой поверхности сосочка, но их нет на противоположных стенках борозд.



*Рисунок 23 – Гистологический препарата языка
(листовидные сосочки и вкусовые почки).*

Листовидные сосочки – вкусовые. У жвачных их нет; у животных других видов два этих сосочка размещаются в боковых частях корня языка в виде неглубоких поперечных складок слизистой оболочки, разделенных бороздами. Эпителий сравнительно тонкий, между его клетками видны вкусовые луковички. У лошади дно

борозды между складками разделяется небольшим возвышением. У свиньи основание сосочков сужено, у собаки средняя борозда сосочка идет отвесно, а боковая – под углом, в крайних бороздах луковицы нет.

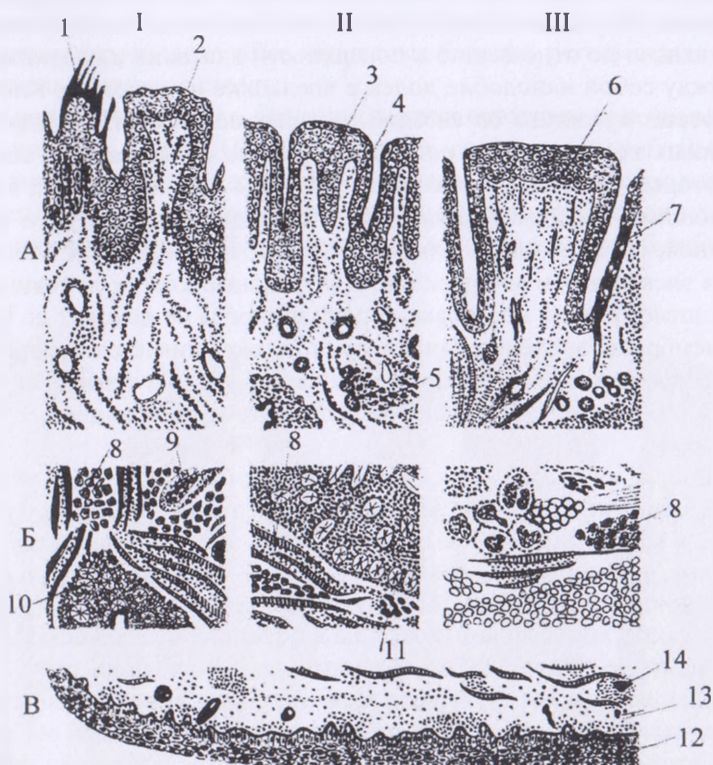


Рисунок 24 – Схематическое изображение гистологического строения языка (в продольном разрезе на разных уровнях).

А – верхняя поверхность языка – спинка языка, **Б** – средняя часть языка, **В** – нижняя поверхность языка; **I** – кончик языка, **II** – боковая поверхность языка, **III** – корень языка; **1** – нитевидный сосочек, **2** – грибовидный сосочек, **3** – листовидный сосочек, **4** – вкусовые луковицы, **5** – серозные железы, **6** – валиковидный сосочек, **7** – эпителий валиковидного сосочка, **8** – поперечнополосатая мускулатура, **9** – кровеносные сосуды, **10** – смешанная слюнная железа, **11** – слизистая слюнная железа, **12** – многослойный плоский эпителий, **13** – собственная пластинка слизистой оболочки, **14** – лимфоидные фолликулы.

Вкусовые почки (луковицы) – тельца эллипсоидной формы, лежащие в эпителии, от свободной поверхности которого они отделяются 2–3 рядами эпителиальных клеток с коротким каналом – вкусовой порой – между ними. Своим основанием они лежат на базальной мембране. Вкусовые почки состоят из вытянутых клеток, лежащих вертикально по отношению к поверхности эпителия и соединяющихся между собой наподобие долек в апельсине или лимоне. Клетки из периферии луковички со светлой цитоплазмой и светлым ядром. На наружных концах клеток есть своеобразные образования – штифтики, которые, по всей вероятности, являются частями клеток, воспринимающими вкусовые ощущения. Они представляют пучки микроворсинок, соединенные каким-то веществом, кажущимся очень темным в электронном микроскопе. Центральные клетки луковички также со штифтиками, несколько короче и иногда не доходят до базальной мембраны эпителия. Цитоплазма их окрашивается интенсивнее, ядро более темное и вытянутое. Как светлые, так и темные вкусовые клетки следует рассматривать как вторично-чувствующие клетки органа вкуса.

Вокруг них нервные волокна формируют концевые разветвления в виде перичеселлюляров и разнообразные рецепторы, которые также участвуют в восприятии вкусовых раздражений. У лошади вкусовые почки овальные, у жвачных – яйцевидные, у свиньи – веретенообразные, у собаки – почти круглые. Вкусовые луковички встречаются иногда также в твердом небе, миндалинах, глотке, на внутренних поверхностях щек и в надгортаннике. Несмотря на сравнительно однородную структурную организацию вкусовых луковичек и их клеток, в последнее время доказана их специализация в отношении восприятия отдельных видов ощущений.

Основу языка образует *поперечнополосатая мышечная ткань* из трех групп волокон, идущих в трех взаимно перпендикулярных направлениях: продольном, поперечном и вертикальном. У лошади в средней части языка заложен хрящ спинки.

Железы языка находятся в соединительной ткани под эпителием и между пучками мышечных волокон. По структуре они сложные альвеолярные и трубчато-альвеолярные, а по характеру клеток – серозные, слизистые и смешанные. Первые лежат под желобоватыми и листовидными сосочками, и их выводные протоки открываются в дно окружающих их желобков и между листочками. Выделяющийся секрет промывает борозды от частичек пищи, освобождая место для новой их порции, что поддерживает продолжительность вкусоощущения. Выводные протоки слизистых желез открываются у мелких жвачных на поверхности языка, у хищных – в желобки желобоватых сосочков и между листками

в листовидных. Смешанные железы находятся у края языка у лошади и крупных жвачных.

У собаки по срединной линии языка на вентральной его поверхности заметен длинный тяж, называемый лисой. Функция этого образования неизвестна. Построено оно из фиброзной ткани, внутри которой проходят поперечнополосатые мышечные волокна, ретикулярная и жировая ткань и нервные стволы.

Анализаторы вкуса. Вкусовые клетки окружены конечными ветвями вкусовых нервов. Нервные волокна, связанные с грибовидными сосочками, являются дендритами биполярных нервных клеток коленчатого ганглия лицевого нерва. Эти отростки направляются сюда в составе язычного нерва, в который они переходят из лицевого через барабанную струну.

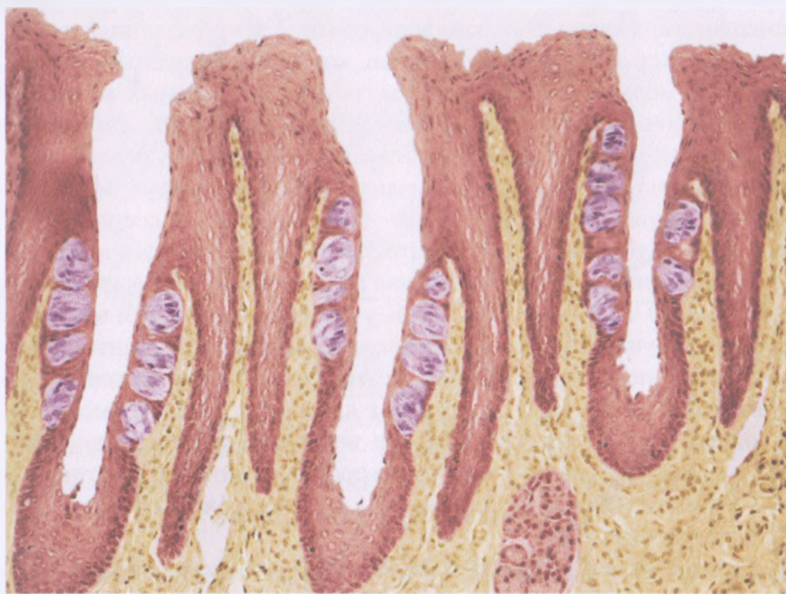


Рисунок 25 – Вкусовые почки языка.

Нервные волокна, разветвляющиеся в валиковидных и листовидных сосочках, следуют в составе язычной ветки языкоглоточного нерва и представляют периферические отростки биполярных клеток каменистого узла. Из сказанного видно, что такая двойная иннервация языка подтверждает его происхождение из нескольких зачатков. Как коленчатый, так и каменистый ганглий состоят из чувствительных нейронов и, следовательно, соответствуют спинальным ганглиям. Центральные от-

ростки клеток обоих ганглиев заканчиваются на клетках вкусового ядра продолговатого мозга. Аксоны этих мультиполярных клеток направляются в зрительный бугор ганглиев и заканчиваются на клетках вкусового ядра продолговатого мозга. Аксоны этих мультиполярных нейроцитов направляются в зрительный бугор, где располагаются вкусовые центры коры. Отсюда можно заключить, что вкусовой анализатор представляет цепь из трех нейроцитов.

5.6. СЛЮННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Крупные слюнные железы – околоушные, подчелюстные и подъязычные – по микроскопическому строению делят на три группы: 1) серозные железы – выделяют слюну, содержащую белки, у некоторых животных – ферменты; 2) слизистые – выделяют слюну, богатую муцином; 3) смешанные железы. В основе морфологического различия этих желез лежит характер их концевых отделов, которые построены из таких же клеток, как мелкие слюнные железы, то есть из серозных и слизистых. Большие слюнные железы развиваются из выпячиваний эпителия стенки ротовой полости; в процессе развития они растут и распадаются на все более мелкие веточки, заканчивающиеся слепо. Окружающая эпителиальные выпячивания мезенхима превращается в соединительную ткань, концентрирующую как внутри, так и на поверхности желез.

Околоушная железа – сложная альвеолярная, а по характеру концевых отделов чисто серозная. Лишь у свиньи и овцы в ней встречаются небольшие группы слизистых клеток, а у хищных млекопитающих она представляет переход к смешанным железам. У новорожденных в ней бывают слизистые клетки. Число этих клеток с возрастом уменьшается, а у лошади и крупных жвачных они вообще исчезают. Отходящие от капсулы соединительнотканые перегородки проникают внутрь железы и разделяют ее паренхиму на дольки, которые, в свою очередь, состоят из более мелких долек.

Разделение околоушной железы на дольки играет большую роль для регуляции ее кровообращения во время пережевывания корма, так как в междольковых перегородках проходит большое количество кровеносных сосудов. Изменение их просвета во время жевательных движений оказывает присасывающее действие и увеличивает количество приносимой крови. Околоушную железу можно сравнить с «деревом», от магистрального ствола которого отходят «побеги, многократно ветвящиеся и заканчивающиеся сложными листьями». Магистральному стволу соответствует главный выводной проток, ветвям его – вся система более мелких выводных протоков, «сложным листьям» – концевые

отделы. Между всеми этими трубчатыми образованиями находится соединительная ткань с кровеносными сосудами, лимфатическими узелками и ганглиями.

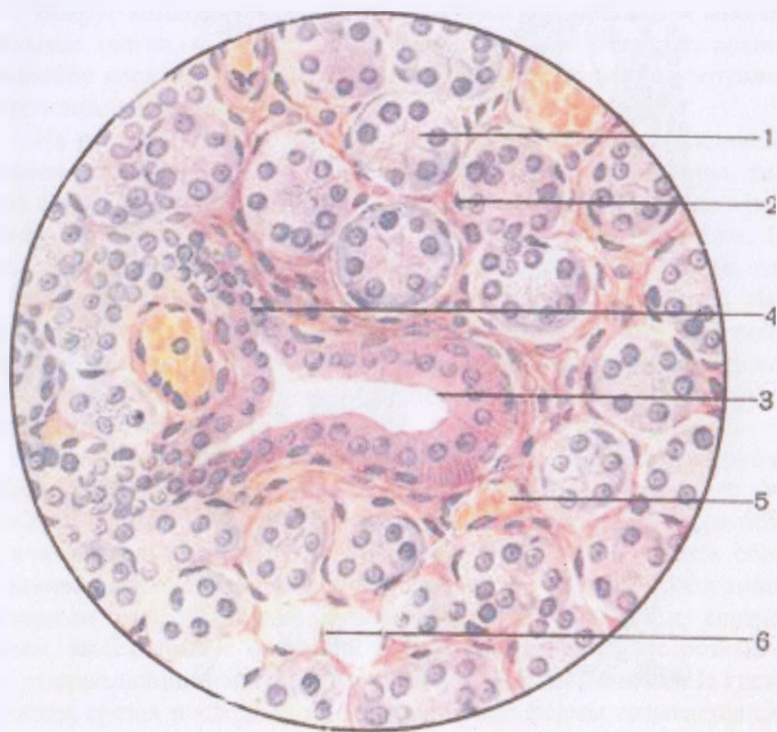


Рисунок 26 – Околоушная железа.

1 – серозный концевой отдел; 2 – миоэпителиальная клетка; 3 – исчерченный проток; 4 – вставочный проток; 5 – кровеносный сосуд; 6 – адипоциты (жировые клетки).

Главный выводной проток, или *околоушной проток*, выстлан двуслойным призматическим эпителием, а снаружи окружен плотной соединительной тканью. Внутри железы он распадается на выводные протоки, проходящие в междольковой ткани; выстилающий эпителий в них становится однослойным призматическим. Разветвляясь далее, выводные протоки проникают в ткань между самыми мелкими дольками и, наконец, внутрь последних. Эпителий по мере ветвления выводных протоков становится все ниже и переходит в кубический. Внутри долек выводные протоки продолжают в виде так называемых исчерченных протоков. Их эпителий отличается палочковидной исчерченностью, так

как базальные части плазмалеммы клеток образуют складки, между которыми располагаются митохондрии.

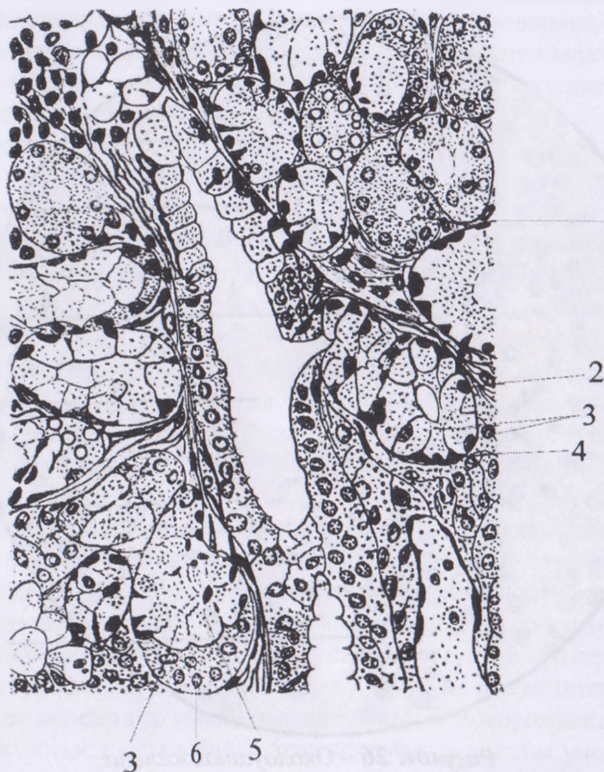


Рисунок 27 – Схематическое изображение строения подчелюстной слюнной железы свиньи.

1 – серозные концевые отделы, 2 – слизистые концевые отделы,
3 – слизистые клетки, 4 – их ядра, 5 – смешанные концевые отделы,
6 – слизистые клетки.

Это говорит о том, что в данных отделах осуществляется секреторная деятельность. Исчерченные протоки, разветвляясь, резко суживаются и переходят во *вставочные протоки*, стенки которых построены из низкого кубического эпителия. Эти отделы также ветвятся и превращаются в *концевые секреторные отделы*, представляющие альвеолы, а у животных некоторых видов трубко-альвеолы, состоящие из серозных клеток, подобных описанным выше в мелких серозных железах ротовой

полости. У жвачных железа функционирует беспрерывно. У животных других видов фазы секреции меняются: можно проследить накопление в клетках секрета и его выведение в просвет альвеолы.

Вокруг концевых и вставочных отделов располагаются миоэпителиальные клетки, которые своими разветвлениями оплетают альвеолы наподобие корзинки (отдельные миоэпителиальные клетки окружают и исчерченные протоки).

На гистологических препаратах околоушной железы видны междольковые соединительнотканые прослойки разной толщины, паренхима в виде множества разрезанных в различных направлениях альвеол, между которыми заметны вставочные и исчерченные протоки. Если срез совпадает с продольным направлением выводных протоков, удастся различить их ветвление и переход одних протоков в другие. Между ними находятся прослойки внутридольковой соединительной ткани и жировые клетки. В междольковой соединительной ткани проходят более крупные выводные протоки различных калибров, кровеносные сосуды и пучки нервных волокон.

Подчелюстная (нижнечелюстная) железа – сложная трубчато-альвеолярная, по характеру выделяемого секрета – смешанная. Междольковой ткани в ней меньше, чем в околоушной железе, и потому дольчатость заметно хуже. В некоторых концевых ее отделах обнаруживаются только слизистые клетки, а в других – клетки обоих типов. В последнем случае основа концевого отдела формируется из слизистых клеток, выстланных с наружной поверхности группами серозных клеток, покрывающий концевой отдел своего рода колпачком. На гистологических срезах последний из-за характерной формы называется *серозным полулунием*. Наличие двух видов клеток в одном концевом отделе объясняется тем, что слизистые клетки происходят за счет вставочных протоков, и потому серозные клетки оттесняются на вершину концевого отдела. В остальном подчелюстная железа не отличается от околоушной.

В нижнечелюстных железах могут обнаруживаться тельца Фатера-Пачини – сложные инкапсулированные нервные рецепторы. Тельца имеют овальную форму размером 1500 мкм и напоминают луковицу, так как состоят из слоев концентрических пластинок. Крупные пластинчатые тельца Фатера-Пачини преимущественно имеют вид округлых образований диаметром до 3000 мкм.

Подъязычная железа по структуре также сложная, трубчато-альвеолярная. У лошади и свиньи она смешанная, как по гистологическому строению, так и по составу секрета. У хищных и жвачных смешанным бывает лишь отдел, имеющий большой выводной проток, ос-

ние. Таким образом, каждая эмалеобразующая клетка превращается в эмалевую призму.

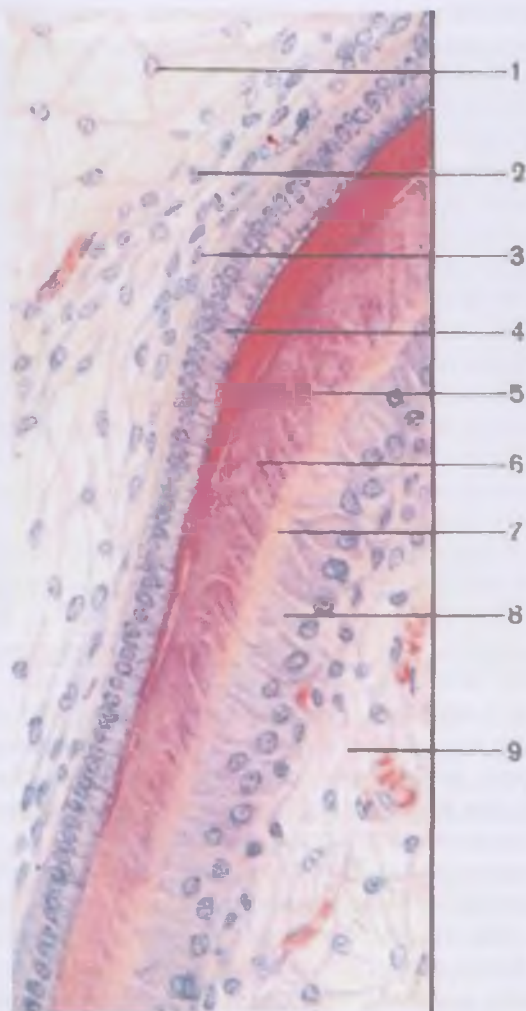


Рисунок 29 – Развитие зуба. Поздняя стадия.

1 – мезенхима; 2 – наружный эмалевый эпителий; 3 – промежуточный слой; 4 – внутренний эмалевый эпителий (адамантобласты); 5 – эмаль; 6 – дентин; 7 – предентин; 8 – одонтобласты; 9 – пульпа зуба.

Поскольку зубной орган – образование эпителиальное, он не имеет кровеносных сосудов и питается за счет тканей зубного сосочка и зуб-

ного мешочка. Когда же между зубным сосочком и эналобластами начинается отложение дентина, питание этих клеток с данной стороны прекращается. Их пластинчатый комплекс со стороны выпуклой поверхности переходит на противоположную сторону, и питание начинается со стороны пульпы зубного органа.

Несмотря на то, что эпителиальный зубной орган появляется довольно рано, основная ткань зуба — дентин — появляется раньше эмали. Она образуется за счет самих наружных клеток зубного сосочка — *одонтобластов*; они призматической формы, лежат непосредственно под эналобластами. Последние и стимулируют развитие дентина, в то время как развивающийся дентин стимулирует развитие эмали. Дентин возникает сначала на вершине зубного сосочка при участии одонтобластов в виде тонкой перепонки — предентина — между энало- и одонтобластами. Эта перепонка образуется на месте базальной мембраны, отделяющей эпителий эмалевого органа от мезенхимы зубного сосочка. Она состоит из радиальных ретикулиновых волокон, имеющих вид щеточки и теряющихся в мезенхиме и основном веществе. Когда она достигает определенной толщины, то оттесняется новыми слоями предентина, волокна которого лежат не в радиальном, а в продольном направлении и, не проходя стадии преколлагеновых, становятся сразу коллагеновыми волокнами, а предентин превращается в дентин. После этого дентин обызвествляется.

Одонтобласты остаются на внутренней поверхности дентина как постоянные клетки.

Остальная масса зубного сосочка, особенно богатая сосудами и нервами, превращается в зубную пульпу, а зубной мешочек дает цемент. Остатки зубного органа сохраняются в виде тонкой оболочки, покрывающей эмаль, — *кутикулы эмали*. Такой сформированный молочный зуб залегает сначала в глубине челюсти, но по мере роста в длину достигает ее края и прорезывается. После этого рост продолжается, и коронка зуба полностью выступает над десной. Зачатки различных зубов зубной аркады возникают одновременно, в результате чего зубы прорезываются и затем стираются в различное время, на основе чего определяется возраст животного.

Количество зубов у свиньи составляет 44, у кошки, льва и тигра (как и большинство других кошачьих) — 30, у собаки, волка — 42, у лисы — 44, у куницы — 38, у зайца — 28, у ежа — 34, у бегемота — 36, у енотовидной собаки — 42-44, у медведей (в зависимости от вида) — 32-42, у овцы, козули — 32-34, у коровы, а — 32, у слона — 2 бивня и 4-6 коренных зубов, у крокодила — 66-68, (у аллигаторов до 80), у белой акулы — 300-

400. Количество зубов у узконосых обезьян 32, у цепкохвостых и большинства полуобезьян – 36.

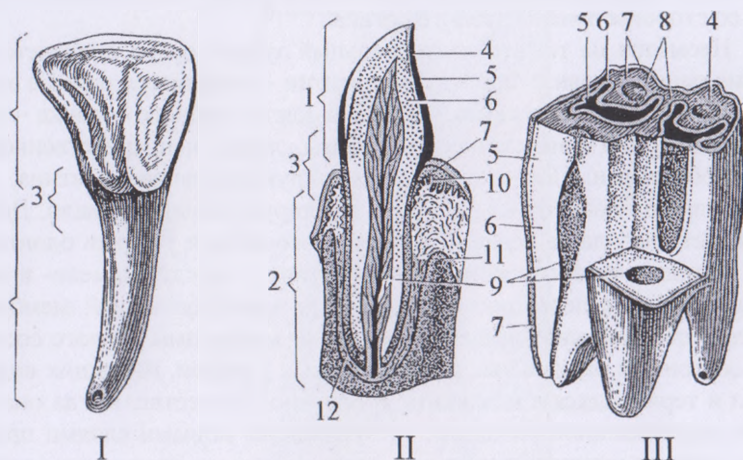


Рисунок 30 – Строение зубов нижней челюсти жвачных.

- I – резцовый зуб; II – продольный распил резцового зуба; III – строение коренного зуба; 1 – коронка; 2 – корень; 3 – шейка; 4 – жевательная поверхность; 5 – цемент; 6 – эмаль; 7 – дентин; 8 – чашечки; 9 – полость зуба, заполненная пульпой; 10 – десна; 11 – нижнечелюстная кость с зубной альвеолой; 12 – надкостница луночки.*

Гистологическое строение зуба. В развивающемся зубе различают три части: коронку, шейку и корень. *Коронкой* именуется его часть, свободно выступающая над поверхностью края челюсти, *корнем* – часть, заключенная в альвеоле кости, *шейкой* – промежуточная часть, покрытая только десной. Внутри коронки находится *полость зуба*, заполненная зубной пульпой; она пронизана кровеносными сосудами и нервами. Эта полость продолжается к вершине корня в виде *корневого канала*, через него внутрь зуба проникают кровеносные сосуды и нервы. Во многокорневых зубах число корневых каналов соответствует числу корней. Основной структурный элемент зуба – дентин. Поверх дентина в области коронки лежит эмаль, а в области корня – цемент. В коренных зубах жвачных, а также во всех зубах лошади цемент располагается и на коронке поверх эмали.

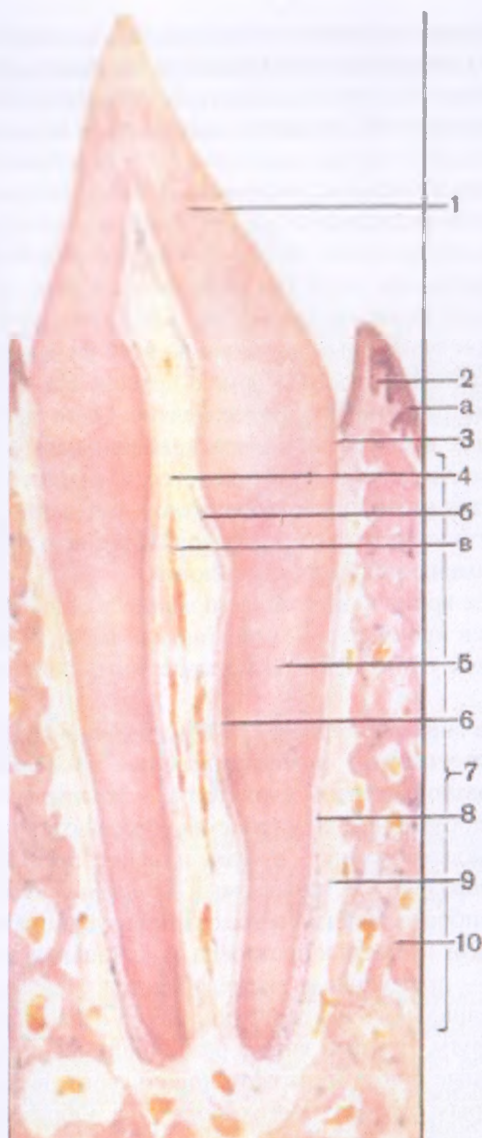


Рисунок 31 – Декальцированный зуб. Гистологический препарат декальцированного резца собаки. Окраска гематоксилин-эозином.

1 – коронка зуба; 2 – десна; а – многослойный плоский эпителий; 3 – шейка зуба; 4 – пульпа зуба; б – одонтобласты; в – кровеносный сосуд; 5 – дентин; б – предентин; 7 – корень зуба; 8 – цемент; 9 – периодонт; 10 – кость зубной альвеолы.

Дентин – видоизмененная, очень твердая костная ткань. По микроскопическому строению он отличается от кости тем, что его одонтобласты концентрируются только на внутренней поверхности и в молочных зубах непосредственно граничат с пульпой. С возрастом между ними появляется бедная клетками волокнистая прослойка. Внутрь дентина проникают только *дентинные отростки одонтобластов*. Они следуют в более или менее радиальном направлении, доходят до поверхности дентина и лежат внутри очень тонких *дентинных трубочек*, диаметр которых несколько больше толщины отростков одонтобластов. Они в канальцах окружены однородным веществом, служащим для питания одонтобластов. От дентинных трубочек по всей их длине отходят боковые веточки, анастомозирующие друг с другом. На границе с эмалью или цементом эти разветвления более мелкие. Одни трубочки здесь обрываются, а другие внедряются в эмаль колбовидными вздутиями. К наружной поверхности дентина они сужаются. С возрастом толщина трубочек уменьшается и наиболее тонкие из них исчезают. Это значит, что процесс обызвествления в дентине продолжается всю жизнь и органические его части заменяются неорганическими.

В последнее время в литературе появились сообщения, что внутри зубных канальцев проникают безмиелиновые нервные волокна и образуют на отростках одонтобластов богатые митохондриями синаптические окончания.

Вследствие неравномерного обызвествления в дентине видны обызвествленные участки – *интерглобулярные пространства*, а также выраженная в разной степени слоистость – *контурные линии*. Самые крупные интерглобулярные пространства встречаются в коронке постоянных зубов, наиболее мелкие – в корне и шейке. Здесь их бывает очень много, что они образуют так называемый *зернистый слой*.

Эмаль – наиболее твердая из всех тканей зуба; она содержит около 97% неорганических веществ и построена из длинных и тонких палочек – *эмалевых призм* – производных энамелобластов. Призмы несколько отклоняются от радиального направления, слегка изгибаются и тесно прилегают друг к другу. В эмали видны различной толщины и степени окраски параллельные линии желтовато-коричневого цвета, которые идут отвесно под острым углом к поверхности зуба. Образование их объясняется и, как считают многие исследователи, зависит от проникновения в эмаль красящих веществ из слюны.

Поверхность эмали защищена тонкой бесструктурной оболочкой – *кутикулой эмали*.

Цемент по составу и гистологическому строению очень близок к грубоволокнистой костной ткани. В нем видны характерные для этой

ткани костные полости. Питается он в отличие от дентина и эмали не со стороны пульпы, а снаружи, от стенки зубной альвеолы. На поверхности цемент иногда приобретает строение, типичное для пластинчатой кости, но гаверсовы каналы в нем находятся лишь в патологических случаях.

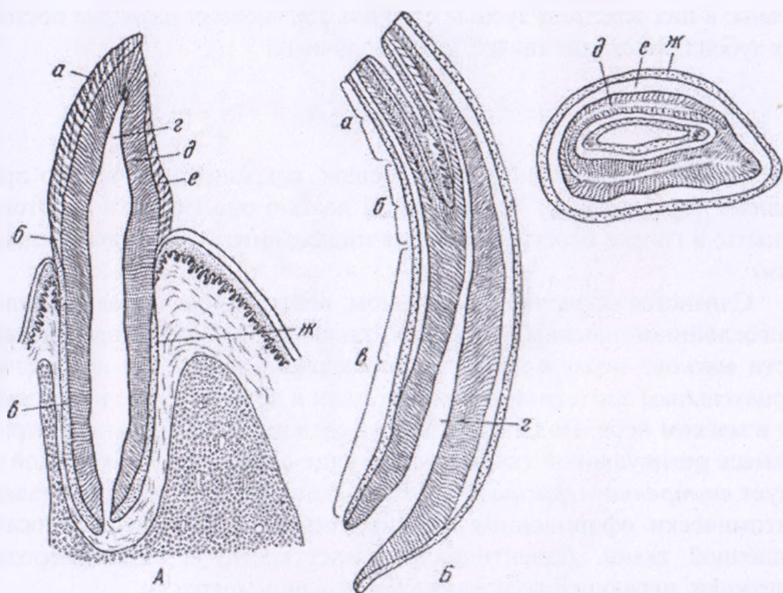


Рисунок 32 – Продольный разрез резца жвачных.

(А) и лошади (Б): а – коронка; б – шейка; в – корень; г – полость зуба; д – дентин; е – эмаль; ж – цемент.

Зубная пульпа представляет рыхлую соединительную ткань своеобразного строения с большим количеством студенистого межклеточного вещества, коллагеновых и преколлагеновых волокон, богатую оседлыми и блуждающими клетками. Самым наружным слоем пульпы, непосредственно граничащим с дентином, служат одонтобласты – клетки призматической формы, тесно прилегающие друг к другу. Они напоминают однослойный призматический эпителий. Одонтобласты взрослого зуба не продуцируют дентин, но способность к этому не утрачивают, и она может проявляться при кариозных процессах.

В пульпе проходит много нервов, часть которых иннервирует одонтобласты.

Смена зубов начинается с рассасывания остеокластами корня молочного зуба. В результате отпадает коронка. Одновременно закладывается постоянный зуб из зубной пластинки, от которой произошел молочный зуб.

До этого времени она не рассасывается и остается в глубине челюсти. Так же, как у зародыша, на этой пластинке появляются эмалевые органы; в них врастают зубные сосочки. Дальнейшее развитие постоянных зубов происходит так же, как и молочных.

5.8. ГЛОТКА

Глотка – воронкообразный мешок, сокращение которого представляет акт глотания. Расширенной частью она открыта в ротовую полость; в глотке перекрещиваются пищеварительный и дыхательные пути.

Слизистая оболочка в гортанном, вентральном, отделе выстлана многослойным плоским эпителием, таким же, как на ротовой поверхности мягкого неба, в носовом, дорсальном, отделе – многорядным мерцательным эпителием переходят один в другой так же постепенно, как в мягком небе. Подэпителиальная соединительная ткань содержит примесь ретикулярной ткани и на границе с мышечной оболочкой образует *внутреннюю фасцию глотки*. Мышечная оболочка представляет анатомически оформленные мышцы глотки из поперечнополосатой мышечной ткани. Адвентиция покрывает глотку в виде фиброзной пластинки, играющей роль *наружной фасции глотки*.

Иннервация глотки. В слизистой оболочке глотки рассеяны разнообразные чувствительные окончания, они служат началом рефлекторных дуг глотательных рефлексов. Мышечная оболочка глотки иннервируется так же, как поперечнополосатая мышечная других органов.

5.9. ПИЩЕВОД

По пищеводу пища быстро продвигается в желудок и пищеварительным процессам не подвергается, поэтому в нем нет пищеварительных желез; внутренняя поверхность защищена от трения слизистой оболочкой. Мышечная оболочка значительной толщины и, сокращаясь, активно помогает быстрому продвижению кома. Развивается пищевод из переднего отдела первичной кишки.

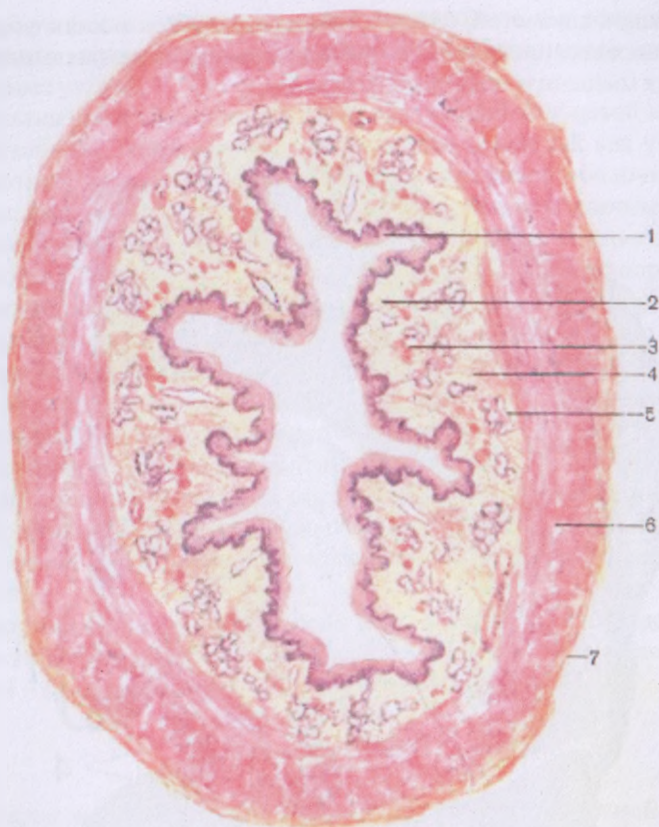


Рисунок 33 – Пищевод свиньи.

1 – многослойный плоский эпителий слизистой оболочки; 2 – собственная пластинка слизистой оболочки; 3 – мышечная пластинка слизистой оболочки; 4 – подслизистая основа; 5 – железы пищевода; 6 – мышечная оболочка; 7 – адвентициальная оболочка.

Слизистая оболочка пищевода покрыта многослойным плоским эпителием. Вследствие большого количества рыхлой соединительной ткани в подслизистой основе слизистая оболочка собирается в глубокие продольные складки, которые расправляются при прохождении корма.

Эпителиальный слой состоит из многослойного плоского эпителия, который у животных разных видов ороговеивает не в одинаковой степени. Собственная пластинка построена из рыхлой соединительной ткани с примесью ретикулярной. Она вдаётся в эпителий в виде сосочков, более высоких у крупного рогатого скота. Мышечная пластинка состоит из отдельных пучков продольных (в соответствии с направле-

нием складок слизистой) гладких мышечных клеток и лишь вблизи желудка становится сплошной. У собаки и свиньи в краниальных частях пищевода мышечная пластинка отсутствует.

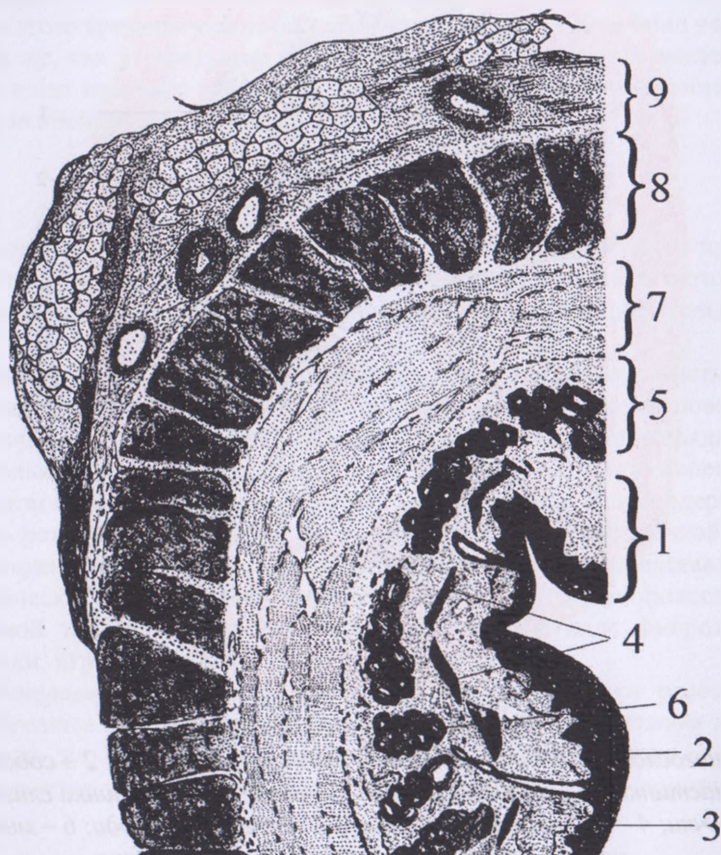


Рисунок 34 – Схематическое изображение поперечного разреза пищевода собаки.

1 – слизистая оболочка, 2 – ее многослойный эпителий, 3 – собственный слой слизистой оболочки, 4 – миоциты, 5 – подслизистая основа, 6 – железы в ней, 7 – внутренний кольцевой и 8 – наружный продольный слои мышечной оболочки, 9 – адвентициальная оболочка.

Подслизистая основа из рыхлой соединительной ткани включает в себе разветвленные, иногда сложные трубчато-альвеолярные слизистые железы. У собаки они располагаются равномерно по всей длине

пищевода, у свињи – лишь в передней его половине, а у лошади, жвачных и кошки – только по соседству с глоткой. У свињи здесь есть также лимфоидные узелки.

В мышечной оболочке два слоя: внутренний кольцевой и наружный продольный. Однако это только исходная схема, так как у домашних животных число и расположение слоев мышечной оболочки очень различны. Так, у хищных и кролика, а часто у лошади и жвачных различают три слоя, а у свињи – даже четыре вследствие того, что к ней присоединяются с обеих сторон дополнительные слои. Часто и направление последних из-за примеси спиральных волокон бывает неправильным. В таких случаях нередко выступает разделение на слои.

В начальных частях пищевода мышечная оболочка состоит в основном из поперечнополосатых мышечных волокон; в каудальном направлении они постепенно заменяются гладкими.

У собаки и жвачных животных мышечная оболочка построена сплошь из поперечнополосатой мышечной ткани; у лошади и кошки в задней трети пищевода есть только гладкая мышечная ткань, а у свињи такое строение свойственно лишь небольшому участку пищевода, вблизи желудка.

Наружная оболочка пищевода в его шейной части представлена волокнистой тканью, или *адвентицией*, в грудной части – *плеврой*, в брюшной – *брюшиной*. Последние две оболочки – серозные.

5.10. ЖЕЛУДОК

Зачаток желудка возникает в виде расширения кишечной трубки, расположенного параллельно продольной оси тела и подвешенного на двух брыжейках – дорсальной и вентральной. Намечающаяся большая кривизна находится со стороны дорсальной брыжейки, а малая – со стороны вентральной. В дальнейшем в результате развития диафрагмы и печени, а также усиленного роста дорсальной брыжейки желудок переворачивается, и большая кривизна становится вентральной, а малая – дорсальной. Одновременно в связи с ростом кишечной трубки в длину и появлением ее изгибов желудок принимает поперечное положение. Дорсальная брыжейка продолжает расти и превращается в малый сальник; между его листками развивается печень и поджелудочная железа. У жвачных зачаток желудка вначале принимает вид веретенообразного расширения кишки, в котором различают две части: переднюю – общий зачаток рубца и сетки и заднюю – зачаток сычуга. Книжка появляется значительно позже, отделяясь от передней части зачатка сычуга.

Однокамерные желудки домашних млекопитающих делят на *простые*, выстланные слизистой оболочкой железистого типа, и *сложные*, в которых ближайшая часть к пищеводу покрыта таким же эпителием, как и слизистая пищевода. В многокамерных желудках три или четыре камеры. Первые две у верблюда и первые три у коровы, овцы и козы называют *преджелудками*; они выстланы многослойным плоским эпителием – продолжением эпителия пищевода. Последняя камера – истинный желудок, покрыта железистым эпителием.

Однокамерный желудок. *Слизистая оболочка* в разных частях желудка макроскопически отличается по цвету. По этому признаку различают три отдела: *вход в желудок*, или *кардиальную часть*, *выход желудка*, или *пилорическую часть*, и *дно желудка*, или *фундальную часть*. Наиболее светлая слизистая оболочка в выходе, наиболее темная – в области дна. Причина такой окраски в различной интенсивности кровоснабжения в связи с неодинаковой функцией желез. У животных разных видов площадь указанных частей также неодинакова из-за различного характера корма и потому неодинаковой потребностью тех или иных ферментов.

Эпителиальный слой слизистой оболочки желудка образован однослойным призматическим эпителием, наиболее типичным в дне желудка, где располагаются *донные железы*, выделяющие основную массу желудочного сока.

На поверхности слизистой лежат высокие призматические клетки эпителия; ядра в них располагаются в основании; цитоплазма богата слизистыми включениями, которые выделяются так же, как в бокаловидных клетках. Выпячивания этого эпителия в собственный слой дают начало железам желудка. *Собственная пластинка* слизистой оболочки представляет собой рыхлую соединительную ткань с примесью ретикулярной. Вокруг желез она образует нежные переплетения волокон в виде тонких оболочек и содержит отдельные гладкие мышечные клетки. У свиньи этот слой особенно сильно инфильтрирован лейкоцитами. *Мышечная пластинка* слизистой оболочки подразделяется на внутренний кольцевой и наружный продольный слои. Отдельные веточки мышечного слоя внедряются между железами в соединительную ткань собственного слоя.

Подслизистая основа из рыхлой соединительной ткани очень толстая и содержит сети кровеносных и лимфатических сосудов, а также подслизистое нервное сплетение. У свиньи в этом слое расположены лимфоидные узелки: особенно много их в боковом выросте кардиальной части.

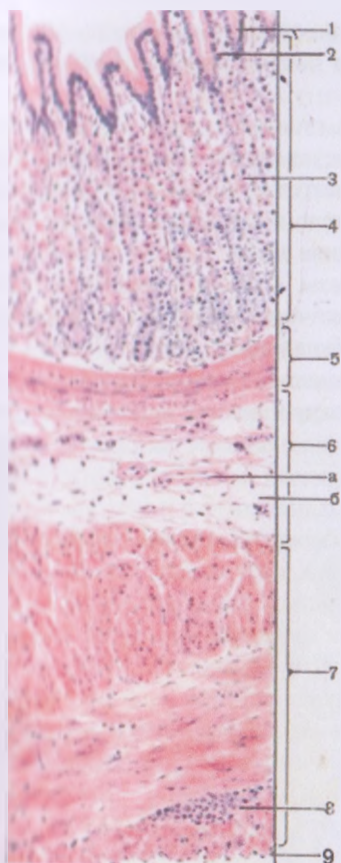


Рисунок 35 – Дно желудочка собаки.

- 1 – эпителий слизистой оболочки; 2 – желудочная ямочка; 3 – собственные (фундальные) железы желудочка; 4 – собственная пластинка слизистой оболочки; 5 – мышечная пластинка слизистой оболочки; 6 – подслизистая основа: а – кровеносный сосуд; б – жировая клетка; 7 – мышечная оболочка; 8 – узел межмышечного сплетения; 9 – серозная оболочка.

Слизистая слепого мешка лошади и небольшой зоны вблизи пищевода у свиньи построена так же, как слизистая пищевода.

Мышечная оболочка вследствие неравномерного роста стенки желудка во время его развития отличается по сравнению с другими частями кишечной трубки рядом особенностей в расположении и направлении слоев. Часть кольцевых волокон внутреннего слоя превратилась в дополнительный внутренний косой слой, ясно выраженный во входной части желудка. В остальных отделах внутренним слоем остается кольцевой. Он особенно сильно развит в пилорической части, где формируется мощный сфинктер привратника. Наружный слой остается продольным на большой и малой кривизнах, а на боковых стенках желудка становится наружным косым слоем.

Серозная оболочка состоит из однослойного плоского эпителия типа мезотелия; под ним лежат сложно построенный тонкий соединительный слой.

Железы желудка делят на донные, пилорические и кардиальные.

Донные железы – трубчатые разветвленные, открываются в глубине *желудочных ямок* – углублений эпителия желудка. В такую ямку впадают две или три железистые трубочки; в каждой из них различают концевую часть, или *дно железы*, средняя часть – *тело железы* и суженное устье – *перешеек (шейка) железы*. Стенки железистой трубки выстланы однослойным низким призматическим эпителием, в котором различают три вида клеток – главные, обкладочные и добавочные.

Главные клетки – *главные glandулоциты* – кубической формы, образуют стенку железы. Цитоплазма их окрашивается основными красителями.

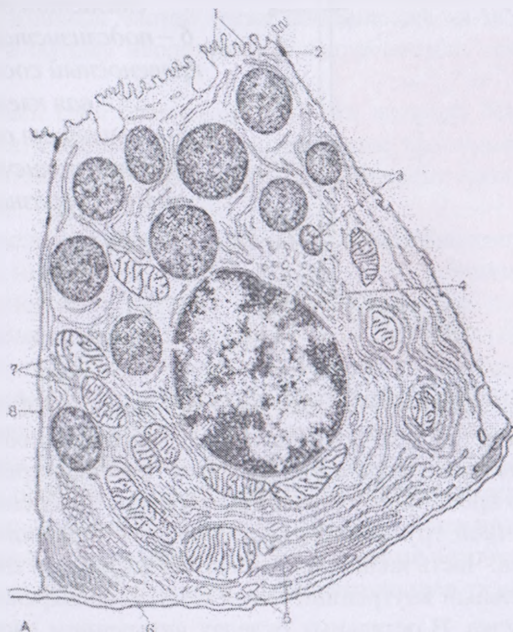


Рисунок 36 – Главная клетка собственной железы желудка. Схема.

- 1 – клеточные микроворсинки; 2 – замыкательные пластинки;
3 – гранулы зимогена; 4 – внутриклеточный сетчатый аппарат;
5 – эндоплазматическая сеть гранулярного типа; 6 – базальная мембрана; 7 – митохондрии; 8 – десмосома.

В ней различают митохондрии, органеллы, связанные с синтезом белка и образованием секрета, хорошо развитую и расположенную в основании клетки цитоплазматическую сеть с рибосомами и пластинчатый комплекс. Здесь также имеются зернышки пепсиногена – предшественника главного фермента желудочного сока – пепсина. У голодных животных эти клетки большие и мутные, во время пищеварения они уменьшаются. Субмикроскопическое изучение главных glanduloцитов установило наличие на их поверхности редко расположенных низких микроворсинок.

Обкладочные клетки – париетальные glanduloциты – грушевидной формы, в значительном меньшем количестве разбросаны по одной между главными или прилегают к ним снаружи.

Цитоплазма их хорошо окрашивается кислыми красителями и имеет отчетливо выраженные внутриклеточные каналцы, открывающиеся между главными клетками в просвете железы. Как на поверхности клеток, так и в этих каналах имеются неравномерно расположенные микроворсинки. Во время секреции в обкладочных клетках появляются очень мелкие зернышки, которые во время пищеварения собираются в группы, разделенные светлыми тяжами цитоплазмы. Это выделяется богатый хлоридами секрет – материал для образования соляной кислоты. Поскольку этот секрет небелкового характера, в обкладочных клетках цитоплазматическая сеть малоразвита и рибосомы имеются в очень небольшом количестве. В то же время митохондрий здесь много, так как образование секрета связано с окислительными процессами.

Добавочные клетки, или мукоциты, встречаются главным образом в начальной части тела железы, вблизи перешейка; они выделяют слизь, подобно покровным клеткам эпителия слизистой желудка. Ядра их вытянуты и лежат у основания. Часть клетки, обращенная к просвету железы, содержит слизистые включения. В отличие от слизи слюнных желез слизь, выделяемая желудком, щелочной реакции. Это предохраняет его стенку от действия кислоты желудочного сока. В добавочных клетках встречаются картины митоза, в связи с чем можно полагать, что за счет их происходит обновление эпителия как желез, так и слизистой оболочки желудка.

Железы дна у хищных с очень короткими выводными протоками, а у лошади извитые, иногда анастомозирующие между собой, вследствие чего эти железы превращаются в сетчатые. У свиньи они ветвятся и извиваются еще сильнее, чем у лошади, но не анастомозируют.

Пилорические железы выделяют, кроме ничтожного количества пепсина, слизистый секрет. Они связаны с более глубокими желудочными ямками, менее густо расположены, сильнее ветвятся и имеют большие просветы концевых отделов, чем донные железы. Стенки их построены лишь из одного ряда клеток с оксифильной цитоплазмой. Иногда среди них встречаются аргентофиновые клетки с темной цитоплазмой. Вследствие ветвления, а иногда закручивания железистых трубочек их концевые отделы значительно чаще, чем в дне желудка, попадают в косые и поперечные разрезы. Секреторные клетки значительно светлее клеток желудочных ямок, овальные, с базофильной цитоплазмой, оттесненным к основанию ядром, выделяют слизистый секрет. Выводные протоки этих желез у лошади длинные, у хищных — очень короткие.

Кардиальные железы имеют длинные выводные протоки и широкие концевые отделы. У хищных они слабо развиты и сосредотачиваются в узком пояске вблизи пищевода, у свиньи сильно ветвятся и извиваются, распространяясь на значительную часть дна желудка и дивертикул. Их железистая часть состоит из одинаковых плазматических или кубических клеток с расположенными базально круглыми ядрами. В противоположной части клетки появляются зернышки, подобные тем, которые встречаются в обкладочных клетках донных желез и также окрашиваются кислыми красителями. Подобно серозным клеткам околоушной железы, их микроструктура изменяется в зависимости от функционального состояния. Выделяют они не слизь, а амилолитический фермент, действующий на крахмал.

Эндокриноциты желудочных желез делятся на несколько разновидностей. Различают P-, EC-, ECL-, G-, D-, D1-, A-, PP-, X- и S-клетки. Для всех этих клеток характерна светлая цитоплазма, треугольная или овальная форма, слабое или умеренное развитие гранулярной эндоплазматической сети и комплекса Гольджи, а также наличие аргентаффиновых секреторных гранул. Благодаря гранулам клетки способны окрашиваться солями азотнокислого серебра и хрома, в связи с чем получили название аргентаффиновых, или хромаффиновых клеток Кульчицкого. Эти клетки входят в состав дисперсной эндокринной (ДЭС), или гастроэнтеропанкреатической системы (ГЭПС). В зависимости от характера расположения в эпителиальном пласте железы различают два типа эндокриноцитов ДЭС. *Клетки открытого типа* открываются апикальной поверхностью в просвет железы и, воспринимая информацию из внешней среды, анализируют химический состав пищи. Эти клетки обнаруживаются главным образом в пилорическом отделе желудка. *Клетки закрытого типа* реагируют на

изменения химического состава внутренней среды, в том числе на содержание регуляторных веществ, механическое растяжение тканей желудка, и не имеют непосредственного контакта с внешней средой, т.к. перекрываются в апикальной части другими эпителиоцитами. Они встречаются в основном в дне и теле желудка. Ответной реакцией эндокриноцитов обоих типов является выделение гормонов.

Таким образом, клетки ДЭС выполняют две основные функции: рецепторную (восприятие информации из внешней и внутренней среды) и эффекторную, которая определяется выделяемыми гормонами. Для D-, VIP-, EC- и ECL-клеток характерен в основном паракринный механизм регуляции, тогда как G-, A- и S-клетки функционируют по принципу эндокринии. Эндокриноциты желудка, так же, как и другие аналогичные клетки желудочно-кишечного тракта, тесно взаимодействуют, с одной стороны, с нервными элементами метасимпатической нервной системы, локализованной в стенке органа и продуцирующими такие же гормоны. С другой стороны, они связаны с иммунокомпетентными клетками, локализованными в собственной пластинке. Эти три взаимодействующие регуляторные системы формируют так называемую периферическую диффузную нейроиммуноэндокринную систему (ПДНИЭС), которая осуществляет местные защитно-приспособительные реакции.

Р-клетки вырабатывают бомбезин, стимулирующий мускулатуру желчного пузыря и секрецию соляной кислоты париетальными клетками. **ЕС-клетки** вырабатывают гормоны серотонин, мелатонин. Серотонин активирует главные и слизистые клетки, регулирует кровоснабжение слизистой оболочки. Совместно с мелатонином он регулирует биоритмы функциональной активности клеток и желез в зависимости от световых циклов (биоритмы). **ECL-клетки** продуцируют гистамин, который повышает проницаемость микрососудов, стимулирует главные и париетальные клетки, а также моторику желудка. **G-клетки** – продуценты гормона гастрина, стимулирующего главные и париетальные клетки. Они же вырабатывают энкефалин, подавляющий чувство боли. **D-клетки** образуют гормон соматостатин, который подавляет секрецию желез и деление клеток, являясь антагонистом соматотропина. Он же является антагонистом инсулина. **VIP-клетки** образуют гормоны вазоинтестинальный полипептид (VIP) и грелин. VIP расслабляет гладкую мускулатуру желудочно-кишечного тракта, расширяет кровеносные сосуды, снижая артериальное давление, а также стимулирует выделение гормонов поджелудочной железой.

5.11. МНОГОКАМЕРНЫЙ ЖЕЛУДОК ЖВАЧНЫХ

У жвачных первые три камеры: рубец, сетка и книжка – лишь подготавливают корм к желудочному пищеварению. Здесь происходят механическая обработка пищи и бактериальные процессы, ведущие к разложению веществ, переработка которых не может начаться в желудке (сычуге) или кишечнике. Слизистая этих отделов выполняет также всасывающую функцию, что отражается на ее структуре. Эпителий слизистой – многослойный плоский ороговевающий – является продолжением эпителия пищевода, не образует желез и имеет морфологические отличия, характеризующие его многогранные функции.

Прежде всего процесс ороговевания здесь происходит не так, как в эпидермисе. Здесь нет блестящего слоя, но есть несколько видов зернистых (содержащих кератогиалин) и роговых (с включениями кератина) клеток. Между клетками эпителия имеется система щелей, через которые проходят их цитоплазматические отростки, связывающиеся между собой в десмосомы. Эти щели представляют пути всасывания веществ по направлению к кровеносным сосудам, хорошо развитые в сосочках рубца. Гистохимически доказана активная роль эпителия в этих процессах.

Рубец. Поверхность *слизистой оболочки* рубца неровная, образует множество различной величины и формы сосочков.

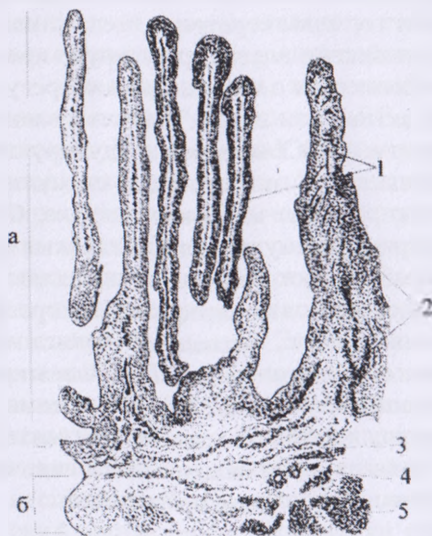


Рисунок 37– Схематическое изображение гистологического строения стенки рубца.

1 – многослойный плоский ороговевающий эпителий, 2 – собственный слой слизистой оболочки, 3 – подслизистая основа, 4 – внутренний мышечный кольцевой слой, 5 – продольный слой; а – слизистая оболочка, б – мышечная оболочка.

Собственная пластинка врастает в эпителий многочисленными высокими соединительнотканными выступами. Мышечная пластинка слизистой оболочки представляет лишь отдельные пучки, хорошо заметные в основании сосочков и внутри них. В *мышечной оболочке* клетки внутреннего кольцевого и наружного продольного слоев расположены правильно. Кольцевой слой, который входит внутрь перегородок рубца, особенно хорошо развит. От наружного слоя в эти места внедряется лишь его внутренняя часть. К гладкой мышечной ткани рубца примешиваются и поперечнополосатые мышечные волокна, больше всего их в области входа в желудок. *Серозная оболочка* особенностей не имеет.

Книжка. *Слизистая оболочка* собрана в продольные складки в виде листов. Покрывающий ее эпителий многослойный, плоский, с низкими сосочками. Хорошо выражена мышечная пластинка, волокна которой направляются продольно и вместе с эпителием и собственным слоем образуют внутри листов продольные складки. На вершинах этих складок мышечный слой утолщается в довольно мощную продольную мускулатуру края листка. В больших и самых больших листках внутрь мышечных складок проникают пластинчатой формы отростки внутреннего кольцевого слоя мышечной оболочки и располагаются в направлении от основания к свободному краю листка, поперечно его длине.

В *мышечной оболочке* кольцевой слой довольно тонок, но на дне книжки превращается в мощную мускулатуру. *Серозная оболочка* построена, как в рубце и сетке.

Сычуг соответствует железистому желудку животных других видов. В нем находят желудочные железы всех трех типов. Железы дна сравнительно короткие, но с длинной шейкой. Пилорические железы длинные. Мышечная оболочка истончается по направлению к привратнику и содержит только внутренний кольцевой и наружный продольный слои, а косых слоев нет.

5.12. ЖЕЛУДОК ПТИЦЫ

В связи с отсутствием зубов, а также характером пищи, которая требует значительной механической переработки, желудок у птиц состоит из двух соединенных короткой *промежуточной зоной* частей: *железистого желудка*, выделяющего пищеварительные соки, и *мышечного желудка*, приспособленного для перетирания пищи. Такое разделение более резко выражено у зерноядной птицы по сравнению с хищными птицами. В железистом желудке пища почти не задерживается и

направляется в мышечный желудок, где происходит ее механическая и химическая переработка.

Железистый желудок представляет лишь небольшое расширение пищеварительной трубки, но его секретирующая поверхность очень велика из-за образования складок, а также специальных углублений. Он выстлан *слизистой оболочкой*, эпителиальный слой которой состоит из однослойного призматического эпителия, выделяющего слизь.

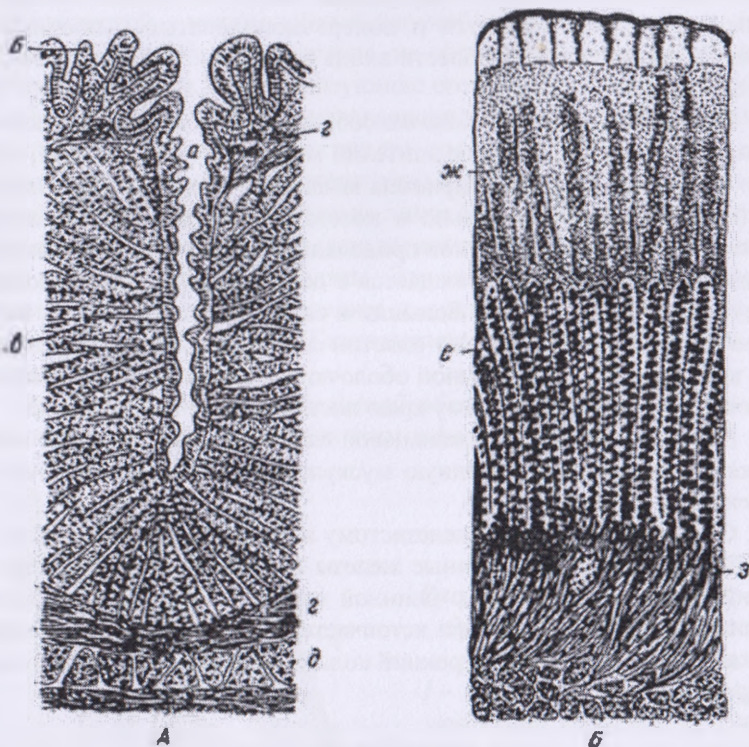


Рисунок 38 – Схематическое изображение гистологического строения желудка птиц.

Слизистая оболочка железистого (А) и мышечного (Б) желудка: а – железистые мешочки; б – поверхностные и в – глубокие железы; г – мышечная пластинка; д – мышечная оболочка; в – железы; ж – роговое вещество; з – соединительная ткань.

Желудочные ямки здесь открываются на возвышениях слизистой, видимых даже невооруженным глазом, и на срезах представляют желе-

зистые мешочки, глубиной до 4 мм. Кроме того, эпителий образует более мелкие углубления в виде трубчатых желез. На поверхности слизистой в устьях мешочков это *поверхностные железы*; трубки их состоят из кубических клеток, содержащих в цитоплазме крупные зернышки секрета. Собственная пластинка слизистой оболочки представлена соединительной тканью, окружающей также и мешочки, в виде богатых кровеносными сосудами перегородок, напоминающих междольковую ткань, в которой встречаются скопления лимфоцитов. Здесь также есть пучки продольных гладких мышечных волокон.

Мышечная оболочка состоит из внутреннего продольного и наружного кольцевого слоев гладких мышечных клеток. Кроме того, имеется тонкий (местами отсутствующий) подсерозный слой из продольных волокон. Серозная оболочка построена, как обычно.

Мышечный желудок в связи с функцией характеризуется очень мощной мышечной оболочкой, на поверхностях богатой сухожильной тканью. Его *слизистая оболочка* покрыта эпителиальным слоем из кубического эпителия, который образует впячивание в виде простых трубчатых желез, слегка расширенных в области дна. Эти железы выделяют секрет, который, затвердевая, образует на поверхности слизистой роговой слой. Вертикальными линиями в нем отграничиваются один от другого столбики секрета, выделенные соседними железами. Вещество рогового слоя белковой природы, по составу не имеет ничего общего с рогом производных кожи и подобно ему лишь по механическим свойствам; в механической обработке пищи этот слой играет роль терки, чему способствует неровная поверхность.

Собственная пластинка слизистой представляет подэпителиальную, межжелезистую и поджелезистую соединительную ткань. Мышечный слой отсутствует, подслизистой основе соответствует плотная соединительная ткань, представляющая внутреннее сухожилие мышечной оболочки. *Мышечная оболочка* очень мощная, состоит из пучков гладких мышечных волокон, образующих анатомически оформленные мышцы. Между пучками находятся соединительнотканые прослойки, представляющие отростки сухожильного слоя слизистой оболочки. *Серозная оболочка* особенностей не имеет.

5.13. ТОНКАЯ КИШКА

В тонкой кишке завершаются процессы пищеварения и питательные материалы всасываются в кровеносное и лимфатическое русло. Эти физиологические свойства находят свое отражение в строении тонкой кишки: она имеет железы, выделяющие пищеварительные секреты, и

специальные органы всасывания – кишечные ворсинки, а также мышечную оболочку, благодаря которой кишка способна передвигать свое содержимое в следующие отделы кишечной трубки.

Первичная кишечная трубка зародыша изгибается к вентральной стенке, принимая форму римской цифры V. Эта первичная кишечная петля; в ней различают переднюю и заднюю части, или *нисходящее* и *восходящее* колена. От изгиба петли у зародыша отходит *желточный стебелек*. В дальнейшем в результате поворота желудка и перемещения его выходной части вправо тонкая кишка отходит туда же. Одновременно она удлинняется, и начальная ее часть оказывается справа и дорсально в брюшной полости. Эта часть в последующем дает начало двенадцатиперстной кишке. Затем на восходящем колене появляется небольшой выступ – зачаток будущей слепой кишки, служащий границей между тонким и толстым отделами кишечника. Нисходящее колено, а именно его часть, лежащая за двенадцатиперстной кишкой, особенно быстро растет в длину, извиваясь петлями, заполняющими всю левую часть брюшной полости, и превращается в тощую кишку. Большая часть восходящего колена, выше зачатка слепой кишки, дает ободочную кишку. У отдельных видов домашних животных отмечают некоторые особенности в сравнении с этой схемой развития. Так, у жвачных тонкая кишка располагается справа.



Рисунок 39 – Гистологические препараты тонкого кишечника.

Слизистая оболочка тонких кишок собрана в многочисленные *кишечные складки (складки Керкрина)*, которые располагаются не совсем правильно и соответствуют кольцевым кишечным складкам как у человека; эти складки более чем в 2 раза увеличивают поверхность слизистой оболочки.

Кроме того, слизистая на всем протяжении густо усеяна выступами — *кишечными ворсинками*, что придает ей бархатистый вид.

Эпителиальный слой слизистой оболочки образован однослойным призматическим каемчатым эпителием, между его клетками — *кишечный эпителиоциты* — имеются одиночные бокаловидные клетки. Как показывает электронная микроскопия, совокупность микроворсинок располагается равномерно или кустиками. Их в каждой клетке до 3000, что увеличивает всасывающую поверхность в 30 раз. Эти микроворсинки обуславливают функцию пристеночного пищеварения. Дело в том, что многие ферменты проявляют свою активность не в растворах, а будучи связанными с клеточными мембранами и располагаясь на их поверхности в определенном порядке. Это объясняется тем, что происходящие здесь процессы гидролиза пищевых веществ и перенос их через мембрану внутрь клетки представляют целую цепь химических реакций, которые протекают в строгой последовательности и на каждую требуется отдельный фермент, образующийся после того, как закончится предыдущая реакция. Каждая микроворсинка имеет субмикроскопический каналец, и это не только увеличивает всасывающую поверхность, но также придает ей свойства пористого катализатора.

Вместе с этим проникновение веществ в эпителиальную клетку при помощи микроворсинок осуществляется также путем пиноцитоза. Из клетки же эти вещества переносятся через мембраны из боковых поверхностей в межклеточные щели, а оттуда через мембрану попадают в кровеносное и лимфатическое русло. Обратное же из щелей в полость кишки они попасть не могут, так как между клетками находятся *закрывающие пластинки*, закрывающие межклеточные щели со стороны полости кишки.

Гистохимически в микроворсинках выявлены мукополисахариды, а также связанные с ними ферменты. Этот вид сахаридов препятствует проникновению в клетки микробов. В цитоплазме видна слоистость в связи с неравномерностью ее гистохимического строения и распределения в ней органелл, что является отражением процессов обмена веществ. Так, мельчайшие жировые капельки проникают между микроворсинками и подвергаются действию липаз. Эти ферменты здесь же выделяются и расщепляют нейтральные жиры на глицерин и жирные кислоты, которые при помощи холестерина и холинэстеразы переводят-

ся в растворимое состояние и проникают внутрь эпителиальной клетки. Здесь они снова синтезируются в нейтральный жир при помощи пластинчатого комплекса и митохондрий. Кроме того, эмульгированные жиры могут проникать и непосредственно через кутикулярную каемку внутрь клетки, а также и между клетками.

Белки в виде включений в эпителиальных клетках встречаются у плодов и новорожденных, где они образуются за счет заглатывания амниотической жидкости. Происхождение же более мелких белковых включений, встречающихся у взрослых животных, и механизм всасывания еще неясен. Углеводы всасываются в виде моносахаридов, причем эпителиальные клетки способны превращать их в гликоген путем фосфорилирования, поскольку в них имеется фермент фосфатаза.

Эпителий между ворсинками образует выпячивания, или *кишечные крипты* — простые, иногда разветвленные трубчатые недоразвитые (либеркюновы) железы, располагающиеся под ворсинками в собственном слое. Форма их у животных разных видов неодинакова: у хищных они прямые, у лошади и жвачных косо поставленные и слегка изгибающиеся, у свиньи более извитые. Наиболее плотно они расположены у хищных, наиболее рыхло — у лошади и свиньи. Кутикула в эпителии железы выражена слабее, чем на поверхности слизистой, а в нижних частях железы отсутствует.

Эпителиоциты крипты способны к митотическому делению. Гисторадиографические исследования, проведенные при помощи включения меченых предшественников ДНК, показали, как размножающиеся клетки крипт передвигаются по направлению к вершине ворсинки, заменяя старые, отпадающие клетки каемчатого эпителия. У лабораторных животных в течение 2–3 суток происходит полная замена эпителия кишки. Бокаловидные энтероциты разбросаны поодиночке в кишечном эпителии как на ворсинках, так и в криптах. Они обладают микроворсинками, пластинчатым комплексом, митохондриями и цитоплазматической сетью. Ядро находится в основании клетки, а цитоплазма заполнена зернышками секрета.

Клетки Панета лежат на дне крипт. По внешнему виду они напоминают ациноциты поджелудочной железы, продуцирующие пищеварительные ферменты. В цитоплазме этих клеток развиты органеллы белкового синтеза, а в апикальной части находятся секреторные гранулы, содержащие белково-полисахаридные комплексы, лизоцим, иммуноглобулины А и G, а также цинк и селен. В клетках Панета высока активность таких ферментов, как трипсин, фосфолипаза А-2, дипептидазы, а также содержится ингибитор панкреатического трипсина. Функции этих клеток, как полагают, следующие: 1 — в опреде-

ленном объеме клетки участвуют в пищеварительной функции, вырабатывая дипептидазы, фосфолипазу А и трипсин; 2 – выработка секрета, нейтрализующего соляную кислоту; 3 – участие в защитной функции путем выработки антибактериального лизоцима (мурамидазы) и депонирования иммуноглобулинов А и G; 4 – Клетки Панета синтезируют и секретируют аминокислоты и белковоуглеводные комплексы, за счет которых, возможно, осуществляют питание расположенных рядом камбиальных клеток (трофическая функция).

Слизистая оболочка двенадцатиперстной кишки отличается тем, что в ней, кроме крипт, есть еще специальные дуоденальные (бруннеровы) железы. Они залегают в подслизистой основе, иногда заполняя ее целиком. По форме эти железы разветвленные, трубчато-альвеолярные, у жвачных – трубчатые. Их выводные протоки прободают мышечную пластинку слизистой оболочки и открываются между криптами или на дне их. Клетки в концевых отделах дуоденальных желез и в пилорических железах часто сходны. Между ними также встречаются аргентофиновые клетки.

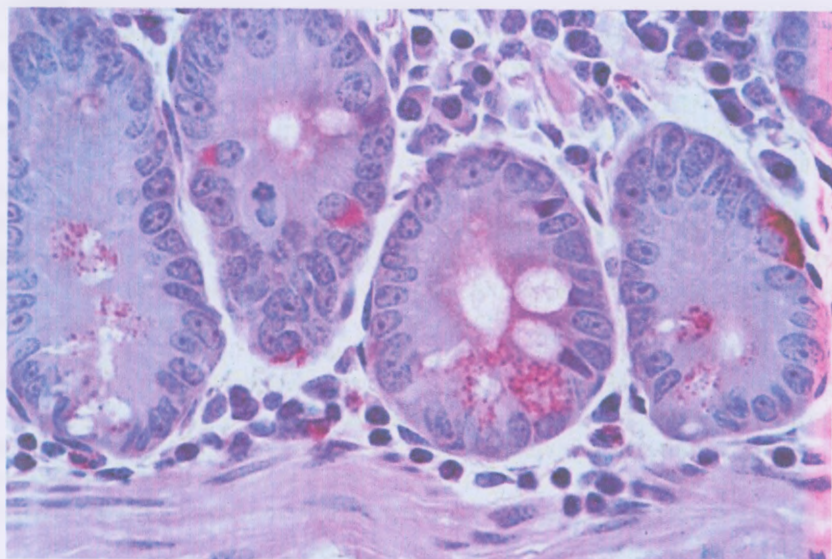


Рисунок 40 – Клетки Панета в тонком кишечнике.

Собственная пластинка слизистой тонких кишок построена из ретикулярной и рыхлой соединительной ткани. В ней содержатся макрофаги, плазмциты и лимфоциты. Кроме того, здесь имеются подэпителиальные лимфоидные узелки и их скопления – пейеровы бляшки. Круп-

ные лимфоидные узелки встречаются в слизистой крупных жвачных, мелкие – у лошади, свиньи и хищных. У мелких жвачных сочетаются крупные и мелкие лимфоидные узелки.

Мышечная пластинка слизистой оболочки из гладкой мышечной ткани образует внутренний кольцевой и наружный продольный слои. Такая двухслойность объясняется пересечением мышечных пучков, следующих в направлениях правой и левой спиралей, угол которых имеет большие видовые различия.

Подслизистая основа построена из соединительной ткани, обильно снабжена кровеносными сосудами и нервами. В двенадцатиперстной кишке между железами этой оболочки встречаются и гладкие мышечные клетки.

Кишечные ворсинки, представляющие собой выросты слизистой оболочки, являются органами всасывания. Их соединительная ткань содержит пучки гладких мышечных клеток, ответвляющиеся от мышечной пластинки слизистой. Под эпителием лежит сеть кровеносных капилляров, а в центре – лимфатический капилляр. На вершине ворсинки короткая артериальная веточка продолжается непосредственно в вену, которая потом принимает в себя капилляры от всей ворсинки. Во время всасывания кровь проходит через капилляры, а в фазе покоя направляется в этот артериальный анастомоз. Все сосуды соединены между собой ретикулярной тканью; волокна ее образуют строуму ворсинки и связывают сосуды с эпителием.

Функционирует ворсинка, подобно всасывающему насосу, в результате сокращения ее мышечных элементов. Во время сокращения содержимое ее капилляров продвигается в более крупные сосуды. Когда ворсинка расправляется, капилляры наполняются вновь, так как между эпителием и строумой образуются щели, способствующие всасыванию. Самые длинные ворсинки – у хищных, наиболее короткие – у жвачных. У овцы они толще, чем у животных других видов, и пронизаны несколькими лимфатическими капиллярами.

Артериальная веточка ворсинки у свиньи и собаки распадается на капилляры высоко – в виде фонтана; у лошади разветвляется в средней части ворсинки. В двенадцатиперстной кишке ворсинки короче и толще, чем в тощей.

Мышечная оболочка. Внутренний кольцевой слой очень мощный, наружный продольный – тонкий. Между ними залегает соединительная ткань, богатая кровеносными сосудами и нервами.

Серозная оболочка особенностей не имеет.

У свиньи в брыжейке на расстоянии 10–15 см от кишки тянется *сосудистый валик* – пучок сосудов, формирующий артериальные, ве-

нозные и артерио-венозные анастомозы. В просветах последних имеются подушечные клапаны из эпителиоидно-мышечных клеток, которыми сосуды в определенных местах могут замыкаться. Этим достигается регуляция кровотока. Клапаны позволяют переключать его по ходу и направлять в тот или иной участок кишки в соответствии с их физиологическими потребностями, а также возвращать кровь в сердце по венозным сосудам. Валик обильно иннервируется и содержит мелкие ганглии с инкапсулированными и свободными нервными окончаниями.

В тонком отделе кишечника ганглии подслизистого и межмышечного сплетений окружены мелкими капиллярными сетями. Они питают нервные элементы даже при обескровливании кишечной стенки, во время сокращения мышечной оболочки.

5.14. ТОЛСТАЯ КИШКА

В толстых кишках пищеварительные процессы играют значительно меньшую роль, чем в тонких; здесь происходит интенсивное всасывание, главным образом воды и минеральных веществ, а также развиваются бродильные процессы; особенности функции отражаются на гистологическом строении стенки толстых кишок.

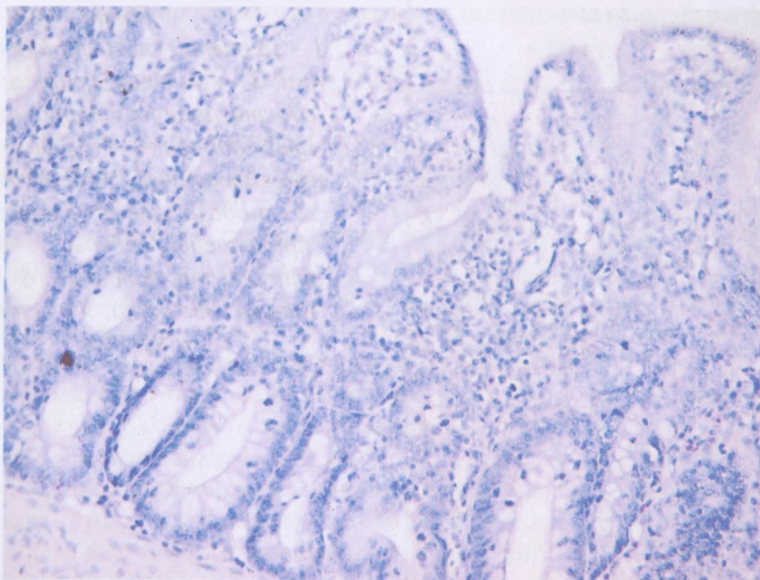


Рисунок 41 – Гистологическое строение толстого кишечника козы.

У зародыша после поворота желудка и формирования первых петель кишечника все восходящее колено перемещается вперед и влево. Развивающиеся новые петли тонких кишок заполняют левую сторону брюшной полости, а толстая кишка еще более поднимается дорсально, сдвигается вправо к медиальной плоскости и прилегает к корню брыжейки с левой стороны. В дальнейшем передняя часть толстого отдела кишечника с формирующейся слепой кишкой, поднимаясь, отгибает корень брыжейки спереди и заворачивает на правую сторону. Так возникает ободочная кишка с ее тремя коленами.



Рисунок 42 – Толстая кишка собаки.

1 – эпителий слизистой оболочки; 2 – кишечная крипта; 3 – собственная пластинка слизистой оболочки; 4 – мышечная пластинка слизистой оболочки; 5 – подслизистая основа; 6 – кровеносные сосуды; 7 – лимфатический фолликул; 8 – мышечная оболочка; 9 – серозная оболочка.

Наиболее просто развивается толстый отдел кишечника у хищных. У домашних животных остальных видов этот процесс значительно сложнее в связи с более сложным их анатомическим строением.

В соответствии с функциями толстая кишка по сравнению с тонкой имеет следующие особенности гистологического строения: 1) крипты лишены энтероцитов с ацидофильной зернистостью и служат главным образом для всасывания воды, а также выделяют незначительное количество ферментов; 2) кишечные ворсинки существуют лишь в зародышевом состоянии, у взрослых животных их нет; 3) каемка кишечного эпителия выражена очень слабо; 4) в толстой кишке значительно больше бокаловидных желез (особенно в криптах) и лимфоидных узелков; 5) у животных с тениями на кишке продольный мышечный слой последних очень утолщен, а между тениями состоит только из отдельных пучков; 6) расположение сосудов и нервов более простое, так как отсутствуют ворсинки и крипты построены проще.

Стенка *прямой кишки* содержит особенно много лимфоидных узелков и пронизана множеством эластических волокон. В задней ее части призматический эпителий слизистой резко заменяется многослойным эпителием кожного типа. У свиньи здесь обнаруживаются *анальные железы* слизистого типа, а у хищных, кроме того, *вокруганальные железы* (паранальные синусы), сходные с сальными железами.

5.15. ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Поджелудочная железа (*pancreas*), состоит из двух разных отделов — *экзокринного*, выделяющего поджелудочный сок, и *эндокринного*, продуцирующего гормоны. Дорсальный зачаток возникает в виде выпячивания дорсальной стенки двенадцатиперстной кишки. Обособляясь, он формирует свой выводной проток — *добавочный поджелудочный проток*. Парный *вентральный зачаток* представляет выросты желчного протока у места впадения его в кишку. Эти выросты вскоре срастаются и соединяются с двенадцатиперстной кишкой *главным поджелудочным протоком*. Некоторое время железа функционирует с двумя выводными протоками. У собаки и лошади такое состояние сохраняется на всю жизнь; у животных других видов один из протоков редуцируется. В зачатке поджелудочной железы сначала различают лишь сильно разветвленные трубки; в дальнейшем на них появляются выросты извитых клеточных тяжей, которые впоследствии концентрируются в группы — альвеолы.

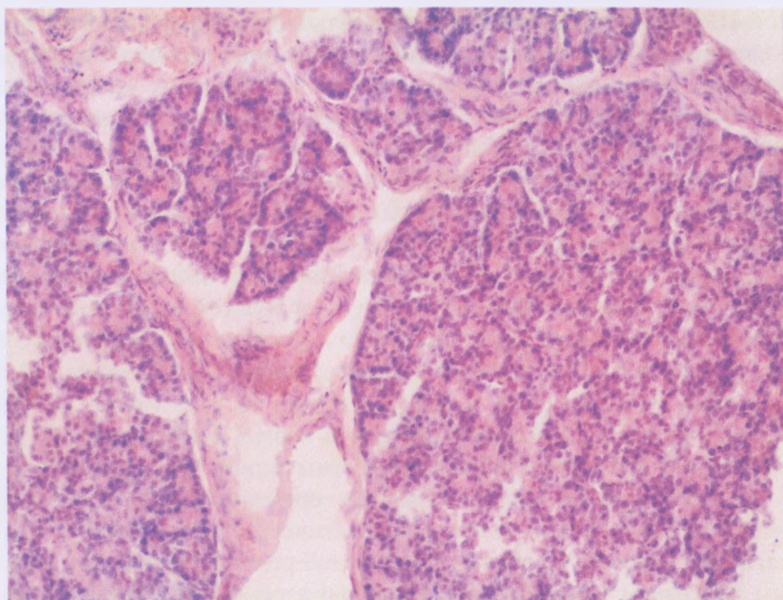


Рисунок 43 – Гистологическое строение поджелудочной железы.

Между несколькими альвеолами остается неизменная ткань, превращающаяся в *панкреатические островки (инсулоциты или островки Лангерганса)* – эндокринная часть железы.

По строению поджелудочная железа сложная, альвеолярная. В стенке ее выводного протока выделяют три оболочки: *слизистую*, собирающуюся в продольные складки и выстланную однослойным призматическим эпителием, *мышечную* – из кольцевых мышечных волокон и *серозную*. В выводных протоках свиньи и добавочном протоке лошади и собаки мышечной оболочки нет. Серозная оболочка есть лишь на незначительном отрезке протока.

По мере уменьшения калибра протока внутри органа эти оболочки истончаются, и в конце концов от них остается лишь эпителий с собственной пластинкой.

Особенности гистологического строения: экзокринный отдел представлен сложными, трубчато-альвеолярными, разветвленными протоками и концевыми отделами – мешочками ацинусов. Стенка ацинуса состоит из одного слоя клеток кубического эпителия. Они имеют коническую форму. Клеткам концевых отделов поджелудочной железы присущи способность двойной окраски.

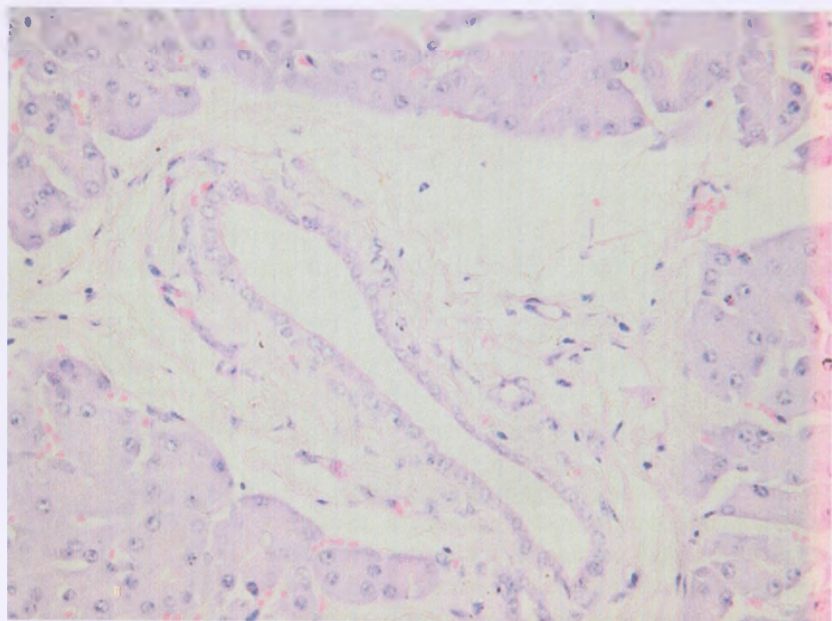


Рисунок 44 – Гистологическое строение поджелудочной железы.
Выводной проток.

Центральная часть альвеолы, соответствующая апикальным полюсам железистых клеток, окрашивается кислыми красителями, а ее периферическая зона – основными. В центральной части окрашиваются зерна *зимогена* (продукт секреторной деятельности клеток – неактивный фермент для переработки углеводов, жиров и белков). Количество его зависит от функционального состояния клетки. У голодающих животных внутренняя часть клетки широкая и заполнена многочисленными зернышками. Во время пищеварения эти зернышки выделяются в просвет альвеолы, и центральная часть клетки становится значительно уже периферической. В этой последней цитоплазма базофильна, с очень хорошо развитой цитоплазматической сетью и прилегающими к ней в большом количестве рибосомами.

В паренхиме поджелудочной железы разбросаны островки Лангерганса – скопления эпителиальных клеток (инсулоцитов), пронизанных густыми сетями кровеносных капилляров и окрашивающиеся слабее, чем концевые отделы железы. Число и величина островков у домашних животных различны и, по-видимому, подвержены изменениям.

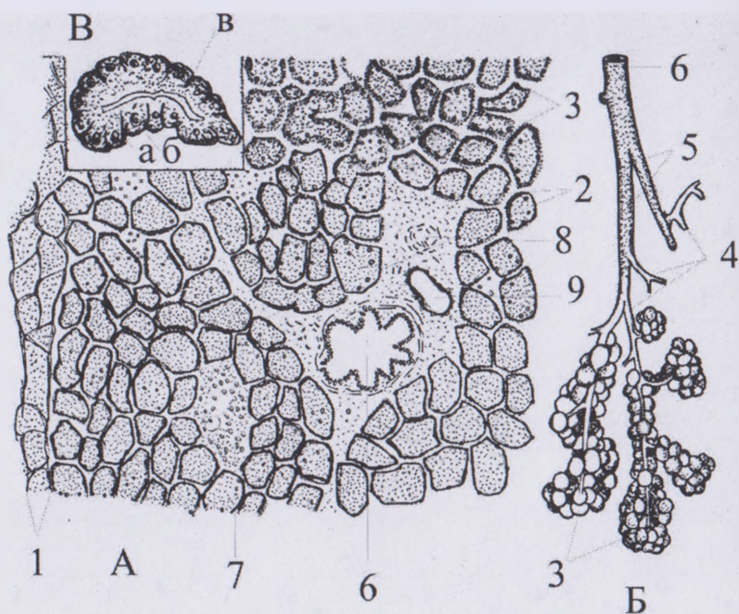


Рисунок 45 — Схематическое изображение строения поджелудочной железы.

А — участок железы на разрезе, *Б* — схема паренхимы железы, *В* — концевой отдел железы (большое увеличение); 1 — соединительнотканная капсула, 2 — междольковая соединительная ткань, 3 — концевые отделы экзокринного отдела: а — апикальный (оксифильный) участок клетки, б — базальный участок клетки, в — просвет концевой отделы, 4 — вставочные отделы, 5 — внутридольковые выводные протоки, 6 — междольковый выводной проток, 7 — островок Лангерганса, 8 — артерия, 9 — вена.

Клетки островков Лангерганса:

1. *В-клетки* (базофильные) — кубической формы с темным гетерохромным ядром, располагаются в центре островков. Вырабатывают гормон инсулин, который усиливает синтез гликогена в тканях из глюкозы крови.

2. *А-клетки* (ацидофильные) — крупные округлые клетки с бледным ядром, рассеяны по всему островку. Вырабатывают глюкагон (антагонист инсулина), который расщепляет гликоген в тканях с образованием глюкозы, тем самым повышая уровень сахара в крови. Преоблада-

ние этих клеток над В-клетками может создать условия для развития сахарного диабета.

3. *D-клетки* (дендритические) – звездчатой формы, располагаются на периферии островков, секретируют соматостатин, подавляющий секрецию В- и А-клеток и секрецию эндокриноцитов желудочно-кишечного тракта.

4. *ВІІР-клетки* – округлой формы с крупным ядром, рассеяны по всему островку, синтезируют вазоактивный интестинальный полипептид, который расширяет сосуды, снижающий артериальное давление, угнетает секрецию соляной кислоты в желудке, стимулирует гормонопоз В- и А-клеток.

5. *РР-клетки* – полигональной формы, расположены на периферии островков, синтезируют панкреатический полипептид, регулирующий скорость и количество экзокринной секреции поджелудочной железы, желчи и печени.



Историческая справка. Сегодня каждый студент, изучающий гистологию, знает имя немецкого анатома и гистолога Пауля Лангерганса. За 40 лет жизни он сделал больше открытий в разных областях науки, чем иная группа ученых. Пауль Лангерганс родился 25 июля 1847 г. в Берлине. Отец, в честь которого и назвали мальчика, был известным врачом. Когда Паулю было шесть, его мать умерла от туберкулеза, оставив супругу трех детей: Пауля и его младших сестер Элизу и Гертруду. Отец женился

снова, и два сына от второго брака также связали свою жизнь с медициной (Рихард Фридрих – стал врачом и практиковал в Берлине, а Эрист Роберт – возглавил кафедру патологической анатомии). Юный Пауль всегда опережал сверстников в учебе. Он был принят в старейшую и престижнейшую берлинскую гимназию, и за выдающиеся академические успехи был освобожден от устных выпускных экзаменов.

Два года молодой Лангерганс изучал медицину в Йенском университете, а затем перевелся в Берлинский университет, под начало Рудольфа Вирхова.

Важнейшие свои открытия Пауль Лангерганс сделал, будучи еще студентом. В 1867 г. Пауль описал дендритные клетки кожи (названные впоследствии его именем). Его рисунки и описания этих клеток, выполненные с использованием примитивного микроскопа, поразительно точны. Тогда же, в 1867 г., студент Лангерганс начал собирать материал для диссертации, однако приостановил работу над этим

проектом, чтобы побороться за приз университетского факультета медицины. Он получил эту награду за исследование осязательных телец при заболеваниях кожи и центральной нервной системы. Затем он вернулся к работе над диссертацией, которую защитил (под руководством Рудольфа Вирхова) сразу после окончания университета 18 февраля 1869 г. (название работы: «Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Bauchspeicheldrüse»). В своей диссертации Пауль Лангерганс впервые описал скопления гормон-продуцирующих клеток в хвосте поджелудочной железы. Именно они были названы впоследствии островками Лангерганса. Впоследствии ученые выяснили, что островки Лангерганса отвечают за выработку инсулина в организме человека и животных, и прекращают вырабатывать инсулин при диабете I типа.

После получения диплома Лангерганс путешествовал по Египту, Сирии, Палестине и Иордании вместе с географом Рихардом Кипертом. Пауль изучал проказу, а также проводил этнографические исследования и антропологические наблюдения в Палестине, интерес к которым он унаследовал от своего наставника и друга Рудольфа Вирхова.

Еще одно важное открытие в области макрофагальной системы было сделано доктором Лангергансом совместно с Фридрихом Хоффманом в лаборатории Рудольфа Вирхова. В ходе экспериментов ученые выяснили, что окрашивающее вещество (киноварь), введенное внутривенно подопытным животным, всегда захватывалось только белыми кровяными тельцами, и никогда красными. Впоследствии краситель накапливался в костном мозге, капиллярах и соединительной ткани печени (в начале двадцатого века эта работа легла в основу концепции Людвига Ашоффа о ретикулоэндотелиальной системе).

Позже из-за франко-прусской войны ученый вынужден был прервать свою научную деятельность. Лангерганс вступил в армию в качестве врача и работал в немецком военном госпитале.

В 1871 г. при поддержке Вирхова Лангерганс получил место профессора в университете Фрейбурга, а через два года — профессорскую должность там же. Считается, что именно в тот период жизни доктор Лангерганс заразился туберкулезом. Он пытался победить болезнь, лечился в Германии, Италии и Швейцарии, но безуспешно. В итоге Лангерганс вынужден был оставить работу в университете.

В октябре 1875 г. Пауль Лангерганс переехал на Мадейру. Ему стало лучше, и он с новыми силами принялся за медицинские и зоологические исследования. Он вел медицинскую практику в главном городе Мадейры, Фуншале, по большей части пытаясь лечить товарищей по несчастью, больных туберкулезом. Помимо научных работ по анато-

мии и гистологии нервной системы, сердца, кожного покрова и костей, эмбриологии, патологических явлений чахотки и проказы, из-под пера доктора Лангерганса в 1885 году вышла книга об острове Мадейра – «Справочник по Мадейре».

Пауль Лангерганс был настоящим врачом. Он известен также своим вкладом в литературу о беспозвоночных, земноводных и других животных, описал десятки новых видов морских червей, за исследование которых Берлинская Академия выплатила ему 2000 золотых марок. Один из открытых Паулем Лангергансом видов был назван им в честь учителя Рудольфа Вирхова – *Virchoviانا*. Некоторые другие носят имя самого Пауля.

Незадолго до смерти Лангерганс женился на Маргарет Эбарт, вдове своего пациента. Свадьба состоялась в 1885 г. в Берлине, и тогда Пауль Лангерганс в последний раз виделся с родными.

Осенью 1887 г. Пауль Лангерганс вынужден был оставить медицинскую практику из-за прогрессирующей почечной недостаточности на фоне туберкулеза. К концу жизни он страдал от отеков, головных болей и временной потери памяти.

20 июля 1888 г., за 5 дней до 41 дня рождения, его не стало. Пауль Лангерганс похоронен на английском церковном кладбище Мадейры, которое сам выбрал и считал «хорошим местом для отдыха». У входа в Немецкий Институт патологии поставлен бюст Лангергансу.

5.16. ПЕЧЕНЬ

Печень – многофункциональный орган, поэтому ее часто называют центральной лабораторией организма. Она является пищеварительной железой, так как выделяет желчь, служащую для переработки жиров; из вредных продуктов азотистого обмена продуцирует мочевину и участвует в выделительной функции; здесь синтезируются белки кровяной плазмы; сюда поступают продукты разрушенных эритроцитов, которые перерабатываются в желчные пигменты; печень представляет склад, в котором в виде гликогена сохраняются запасы углеводов; играет защитную роль, так как в ней биологически фильтруется проходящая через нее от желудка и тонких кишок кровь, содержащая воспринятые организмом пищевые вещества; наконец, у зародыша печень – орган кроветворения.

Таким образом, печень участвует в обмене углеводов, жиров и белков. Из этого видно, что одни функции печень выполняет путем обмена веществ с кровью, а другие – путем выделения выработанных ею продуктов в кишечный канал. Следует отметить, что большинство ука-

занных функций выполняется одними и теми же клетками, из которых построена паренхима печени. Поэтому каждая клетка имеет связь как с кровеносными сосудами, так и с выводными протоками. Это и определяет гистологическое строение печени, совсем не похожее на строение какой-либо другой железы, и характерное расположение кровеносных сосудов, желчных протоков и рядов клеток в виде сетей.

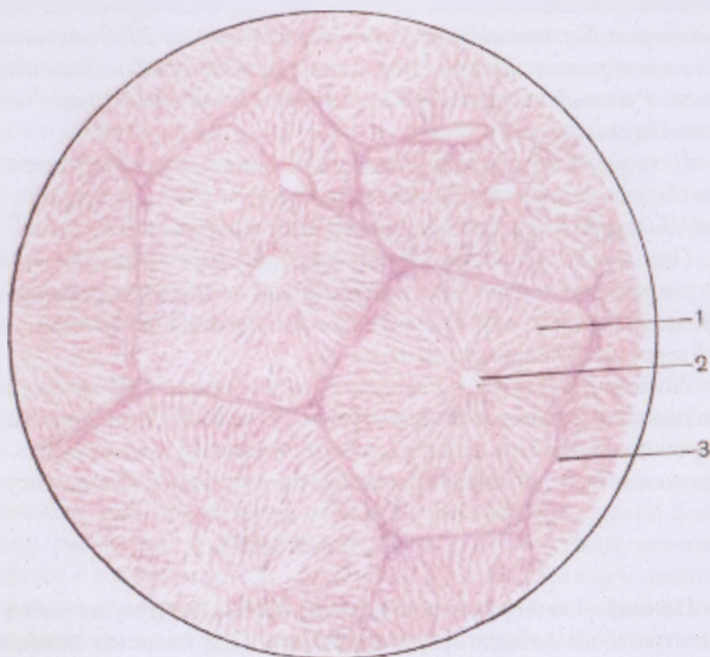


Рисунок 46 – Печень свиньи.

1 – дольки печени; 2 – центральная вена; 3 – междольковая рыхлая волокнистая соединительная ткань.

У млекопитающих печень закладывается раньше поджелудочной железы в виде желобкообразного выпячивания вентральной стенки двенадцатиперстной кишки. В процессе развития зачаток разделяется на две части: краниальную, или *печеночную*, которая затем превращается в ткань печени, и каудальную, или *пузырную*, дающую начало желчному пузырю. Особенно быстро растет печеночная часть. В ней появляются эпителиальные выросты, соединяющиеся между собой в сети. Пространства между ними занимают кровеносные капилляры. В дальнейшем печень увеличивается за счет новых выростов и скоро становится самым большим органом зародыша. Одновременно перестраивается

эпителий, формируются печеночные балки и выводные протоки. Паренхима образует защитные и кровеносные элементы, а соединительнотканная строма.

Гистологическое строение печени. С поверхности печени брюшиной; под ней лежит *волокнистая капсула печени* соединительной ткани, проникающая внутрь органа и разделяющая паренхиму на дольки. Капсула из плотной неоформленной ткани, которая срастается с висцеральным листком перитонеума и носит название *капсула Глиссона*. Наибольшее количество соединительной ткани у свиньи, поэтому у них лучше, чем у животных других видов, выражена дольковая структура; дольки видны даже невооруженным глазом. Значительно хуже заметна дольчатость у лошадей — у жвачных и особенно плохо — у хищных и грызунов вследствие того, что дольки отграничиваются одна от другой лишь междольковыми сосудами и желчными протоками.

Дольки — это небольшие участки печеночной паренхимы многогранной формы, размером от 0,5 до 1 мм. Внутри них довольно равномерно размещаются печеночные клетки, которые группируются в двухрядные радиальные тяжи — *печеночные балки*, которые соединяются в сеть. В промежутках между балками расположена сеть синусоидных капилляров. Приблизительно в центре дольки проходит портальная вена; в нее собираются все капилляры дольки. Многие клетки печеночных балок — гепатоциты — часто содержат также обнаруживают другие признаки амитоза, в то время как нормальная функция в печени подавлена. В средней зоне печеночной дольки синтезируется большая часть белков кровяной плазмы, в периферической зоне — клетки максимальной величины. Вместе с этим в печени имеются полиплоидные клетки (их число с возрастом увеличивается). Таким образом, двуядерность и полиплоидия компенсируют размножение печеночных клеток, которое в постнатальном онтогенезе тормозится.

Форма клеток может изменяться в зависимости от функционального состояния. Так, после приема корма они увеличиваются и становятся более округлыми. Их цитоплазма приобретает зернистый вид и светлеет. Через некоторое время в клетках появляются включения гликогена в виде зернышек разной величины (хорошо выявляются гистохимическим методом). В дальнейшем скопления гликогена уменьшаются в связи с выделением его в кровь.

Если прием корма не возобновится, через 1–2 суток, с уменьшением интенсивности мышечной деятельности, гликоген из печени исчезает, и в меньшей степени ритмически появляются и

суток. У домашних животных днем в гепатоцитах более выражены явления, характерные для секреции (зернистость цитоплазмы), в ночное время – синтез гликогена.

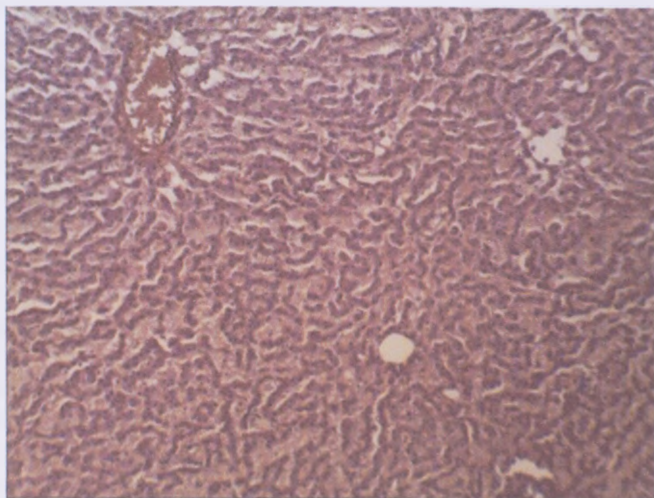


Рисунок 47 – Гистологическое строение печени куницы.

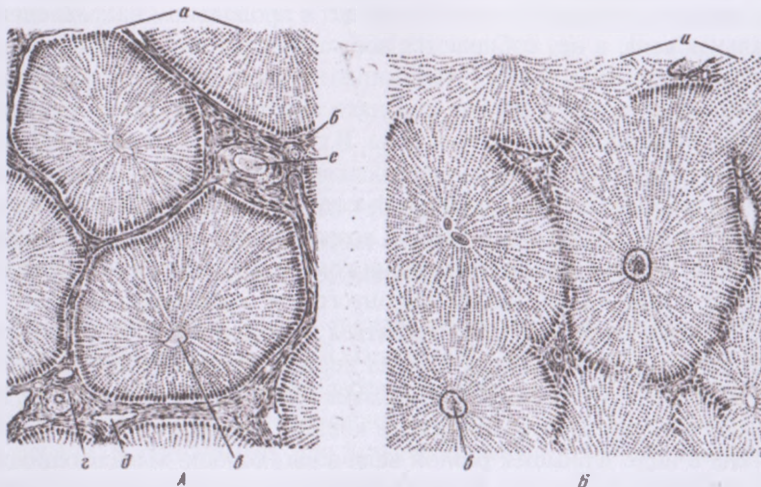


Рисунок 48 – Гистологическое строение печени свиньи (А) и лошади (Б): а – дольки; б – междольковая ткань; в – центральная вена; г – междольковая артерия; д – междольковая вена; е – желчные выводные протоки.

Иногда в печеночных клетках удается обнаружить липиды (лецитин, холестерин, а также миелин как продукт распада мембранных структур). Эти включения, характерные для определенных физиологических состояний печени, не следует принимать за патологические явления жирового перерождения, когда количество жира значительно превышает возможности его использования. Имеются также белки, в частности фермент уриказа (медьсодержащий фермент) в виде микросом, участвующая в синтезе мочевой кислоты и потому отсутствующая у человека. Из пигментов следует отметить липофусцин и гемосидерин, а также другие продукты распада эритроцитов и образования желчи.

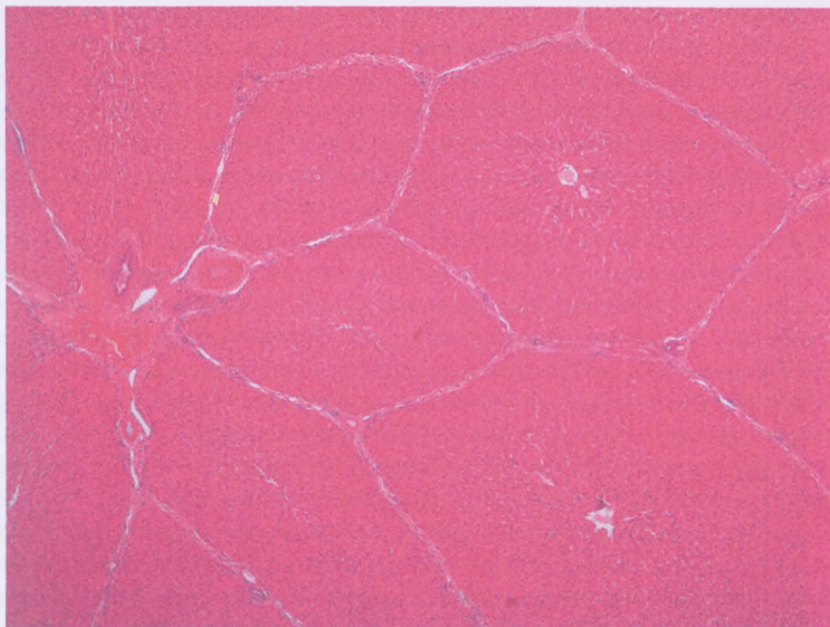


Рисунок 49 – Гистологический препарат печени свиньи.

Отложение всех запасных веществ осуществляется главным образом на периферии дольки. Поскольку гепатоциты вырабатывают также в большом количестве и белки крови, цитоплазматическая сеть с рибосомами в них развита очень хорошо. У голодных животных она в значительной степени исчезает. Встречаются, кроме того, мембраны без рибосом, регулирующие синтез гликогена. С секрецией желчи связано наличие аппарата Гольджи, который в процессе желчеобразования настолько увеличивается, что превращается в зернистость. Для выполнения присущих печени многообразных

функций требуется большое количество энергии. Поэтому печень является одним из органов, богатых митохондриями, размножающимися в ее клетках. Обнаруживают здесь также и лизосомы, действующие на продукты пищеварения, не растворившиеся в кишечнике.

Кровеносные синусоидные капилляры, проникая между балками, оставляют на ребрах их клеток следы вдавлений, а между соприкасающимися поверхностями клеток остаются округлые щели, являющиеся желчными капиллярами, по ним течет желчь к периферии дольки. Лишь выйдя за пределы последней, желчь попадает в выводные протоки с собственной стенкой. Поверхность гепатоцита, участвующая в образовании стенки капилляра, неровная, образует редкие микроворсинки. Такие же микроворсинки имеются и на обращенных одна к другой поверхностях этих клеток, между которыми находится узкая щель – продолжение *вокругсинусоидного пространства* (пространство Диссе), расположенного между эндотелием капилляров и поверхностями гепатоцитов. Наличие пространств Диссе объясняет, почему принятые с пищей вещества быстро могут попадать в желчь. В дольке залегает строма из ретикулярных решетчатых волокон, которые переплетаются в нежные сети, прикрепляющиеся к стенке центральной вены и продолжающиеся между балками и капиллярами за пределы дольки к стенкам междольковых сосудов. *Pit-клетки* – их цитоплазма содержит много секреторных гранул различного цвета, так как это эндокринные клетки. Они располагаются на прерывистой базальной мембране, которая четко выражена в периферическом и центральном отделах долек.

Внутридольковые синусоидные капилляры – очень мелкие сосуды, их стенки построены из тонкой прозрачной пленки эндотелия, границ между клетками которого на обычных препаратах не видно. На внутренней его поверхности, особенно в местах ветвлений капилляров, встречаются *клетки Купфера* (звездчатые макрофаги), связанные своими отростками с эндотелием и представляющие специфическую дифференцировку его клеток. В некоторых из них часть отростков в виде щупалец направлена в просвет капилляра. Таким образом, большая часть поверхности таких клеток омывается кровью, что облегчает выполнение присущих им фагоцитарных функций. Эти клетки также обладают микроворсинками, располагающимися в *вокругсинусоидном пространстве*. Вместе с микроворсинками гепатоцитов они представляют мощный аппарат для всасывания в печень различных веществ из крови. В перисинусоидном

пространстве залегают также *клетки Ито* (перисинусоидальные адипоциты), которые депонируют жирорастворимые витамины А, Д, Е, К. Клетки Ито способны функционировать в двух различных состояниях – спокойном и активированном. Активированные клетки Ито играют главную роль в фиброгенезе – формировании рубцовой ткани при повреждениях печени. В неповрежденной печени эти клетки находятся в спокойном состоянии – имеют несколько выростов, охватывающих синусоидный капилляр. Другой отличительной чертой клеток Ито является присутствие в их цитоплазме запасов витамина А (ретиноида) в форме жировых капель, особенно много у жирафа, овец, ряда рыб (трески, палтуса, морского окуня). Спокойные клетки Ито составляют 5–8% численности всех клеток печени.

Ткань печени легко регенерирует. Ее физиологическая регенерация, компенсирующая постоянную гибель клеток, осуществляется путем амитоза и эндомитоза. При восстановлении печеночных балок и даже после травмы и некоторых инфекционных заболеваний регенерация происходит путем митотического деления клеток.

Кровообращение печени. Печень получает кровь от *воротной вены и печеночной артерии*. Первая приносит кровь от желудка и тонких кишок, содержащую питательные вещества, вторая – артериальную кровь, необходимую для дыхания ткани печени. Капилляры, происшедшие в результате ветвления этих сосудов, сливаются в одну общую сеть. Из печени кровь выносится по *печеночной вене*.

Воротная вена, проникнув внутрь печени через ворота, отдает ветви к отдельным долям. При дальнейших ветвлениях она образует микроскопической величины сосуды, называемые *междольковыми венами*. Последние внедряются между дольками – *вокругдольковые вены* – и отдают в соседние долики множество мелких сосудов в виде сети синусоидных капилляров, заполняющие пространство между печеночными балками и собирающиеся в *центральную вену*. Таким образом, кровь внутри долики течет от периферии к центру. Центральная вена направляется к основанию долики и, выйдя за ее пределы, впадает в более крупные сосуды – *собираательные, или поддольковые, вены*. Последние сливаются с другими такими же венами в более крупные стволы и формируют *печеночные вены*.

Печеночная артерия тоже вступает в ворота печени и внутри нее разветвляется так же, как воротная вена. Ее конечными стволиками служат междольковые артерии. Они посылают ветви внутрь долек и через них соединяются с синусоидными капиллярами.

Желчные протоки. Стенки междольковых желчных протоков, в которые собираются из печеночных долек желчные капилляры, построены из однослойного кубического эпителия. По мере увеличения их диаметра клетки эпителия становятся все выше и принимают призматическую форму. Соединительнотканый слой также утолщается. В крупных протоках появляется настоящий мышечный слой из кольцевидно расположенных гладких мышечных клеток.

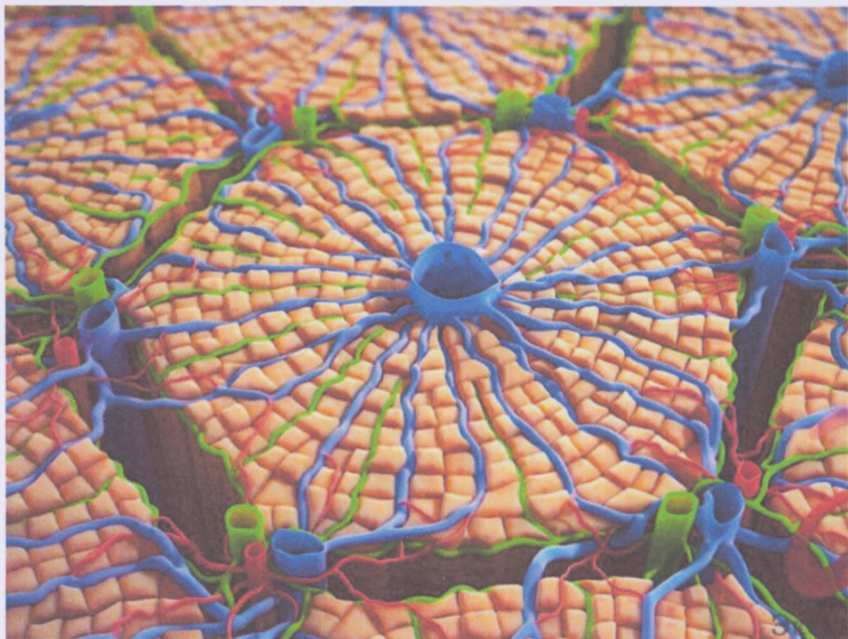


Рисунок 50 – Схема кровоснабжения печеночной дольки.

Таким образом, между долями артерия, вена и желчный капилляр следуют вместе, образуя *печеночную триаду*. Артерия и вена отличаются друг от друга по величине просвета и толщине стенки, а желчный капилляр – по однослойному кубическому эпителию с круглыми ядрами.

5.17. ЖЕЛЧНЫЙ ПУЗЫРЬ

Желчный пузырь построен из таких же трех оболочек, как и крупные желчные протоки. Его слизистая оболочка собрана в множество складок и покрыта однослойным призматическим эпители-

ем, у жвачных – с бокаловидными железами. Кроме того, у жвачных здесь много сезонных слизистых трубчатых желез. У свиньи и хищных последние встречаются в небольшом количестве и в отношении места расположения содержатся подэпителиальные лимфоидные узелки. Мышечная оболочка, особенно ее кольцевой слой, выражена лучше, чем в желчных протоках. У однокопытных, у которых желчный пузырь отсутствует, для слизистой оболочки желчных протоков характерно наличие большого количества продольных складок.

Среди млекопитающих желчного пузыря нет у многих грызунов (мыши, крысы, хомяки), китообразных, слонов, непарнокопытных (лошади, тапиры, носороги), а также некоторых парнокопытных (косули, олени, верблюды).

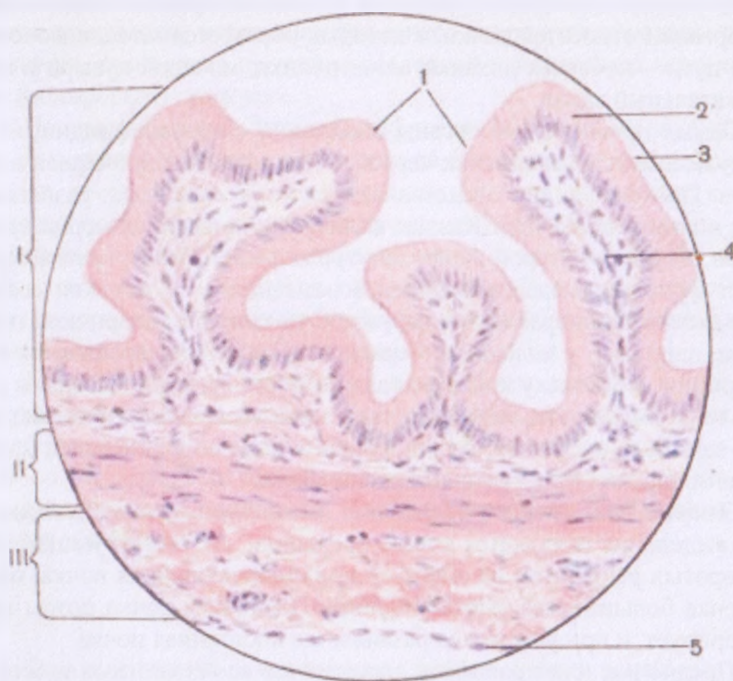


Рисунок 51 – Желчный пузырь. Гистологический препарат.

Окраска гематоксилин-эозином. Увеличение: об. 40, ок. 7.

I – слизистая оболочка и подслизистая основа; **II** – мышечная оболочка; **III** – наружная оболочка; **1** – складки слизистой оболочки; **2** – эпителий слизистой оболочки; **3** – всасывающая кайма; **4** – собственная пластинка слизистой оболочки; **5** – мезотелий.

ГЛАВА 6. МОЧЕВАЯ СИСТЕМА

В процессе диссимиляции углеводы и жиры в организме распадаются в итоге до углекислоты и воды, которые выводятся при дыхании через легкие. Белки, имеющие в своем составе азот, серу, фосфор и другие вещества, отсутствующие в углекислоте и воде, дают ряд продуктов обмена, содержащих эти элементы. Такие продукты для организма не нейтральны, а иногда даже бывают ядовитыми. Нейтрализуются они в печени, превращаясь в мочевины, выделяемую в кровь. Выделение же мочевины из организма путем фильтрации крови, а также поддержание в нем постоянной концентрации солей при помощи одновременного обратного всасывания воды и является функцией органов выделения. К этим органам относятся почки, в которых образуется моча, и мочеотводящие пути – почечная лоханка, мочеточники, мочевого пузыря и мочеиспускательный канал.

Самые примитивные органы выделения – протонефридии; их находят у бесполостных плоских червей, у личинок высших червей и моллюсков. Протонефридии представляют систему канальцев, разветвляющихся в тканях всего тела. Каждая их веточка замыкается мерцательной клеткой, жгутики которой входят внутрь канальца. Такая клетка осуществляет функцию выделения путем всасывания, а ее жгутики создают ток жидкости по направлению наружу. С появлением вторичной полости тела, например у кольчатых червей, эти органы превращаются в метанефридии. Поскольку концы канальцев этого органа омываются в полости тела жидкостью, мерцательная клетка теряет свое значение, и ее место занимает открытый, расширенный в виде воронки конец канальца, окаймленный мерцательными ресничками.

Эмбриогенез органов выделения млекопитающих. Закладка органов выделения появляется в виде предпочки, соответствующей почке круглоротых рыб. Затем на смену ей приходит первичная почка, подобная почке большинства рыб и амфибий. Первичная почка потом также дегенерирует, и при участии ее развивается постоянная почка.

Предпочка, или пронефрос, развивается из сегментных ножек или нефротомов, соединяющих у зародыша вентральную мезодерму с сомитами. В области шеи на 4–5 таких ножках с каждой стороны образуются слепые выпячивания – канальцы предпочки. После отделения дорсальной мезодермы от вентральной, канальцы остаются в связи с последней, и их полость является продолжением вторичной полости тела. Основания их расширены в виде воронок, открывающихся в полость тела и покрытых мерцательным эпителием. По соседству с воронкой под эпите-

лием располагается артериальный клубочек, где из крови выделяются продукты обмена, попадающие в каналец. Таким образом, продукты обмена, выделившись из крови, сначала попадают в полость тела, а потом в каналец. Слепые концы трубок предпочки сливаются в общий выводной проток – выводной проток предпочки; он растет в каудальном направлении и открывается в клоаку.

Первичная почка, или мезонефрос, или вольфово тело, возникает на смену предпочке еще до ее исчезновения. Развивается она также из слепых трубок, но расположенных в грудной и поясничной частях тела. Число их в каудальном направлении все увеличивается и превышает число сегментов, с которыми они связаны. Мочевые канальцы здесь также имеют воронки, но, кроме того, стенки канальцев образуют капсулы – двойные выпячивания, куда врастают артериальные клубочки. Проток предпочки, после того как в него откроются канальцы первичной почки, становится протоком последней и называется мезонефральным (вольфовым) протоком.

Постоянная почка, или метанефрос, развивается из двух источников: ее мозговое вещество образуется из выпячивания мезонефрального протока, которое дает также мочеточник и почечную лоханку; корковое вещество постоянной почки образуется из нефрогенной ткани – густо расположенных трубочек каудальной части первичной почки, переплетающихся в сплошной клубок. Отдельные трубочки постоянной почки лишены воронок, поэтому продукты обмена попадают из крови в мочевые канальцы только через почечную капсулу.

Мочевой пузырь развивается в результате слияния аллантоиса с вентральным отделом клоаки. Его основание, или треугольник, представляет производное мочеточников. У зародыша мочевого пузыря открыт со стороны верхушки, где отходит первичный мочеточник, являющийся частью аллантоиса. После рождения он запустевает и превращается в связку.

6.1. ПОЧКИ

Основой почечной паренхимы служат мочевые канальцы, ход которых и ветвление довольно сложны, но подчиняются определенной закономерности. Так, в глубоких частях почки они приблизительно прямые и следуют в радиальном направлении к почечной лоханке, в поверхностных частях извиваются. В соответствии с этим, а также вследствие неодинаковой насыщенности кровеносными сосудами ткань почки даже макроскопически разделяется на поверхностное, или корковое, и глубокое, или мозговое, вещество. Первое обильнее снабжено крове-

носными сосудами и потому более темного цвета. Для него характерны почечные (мальпигиевы) тельца. На границе между корковым и мозговым веществом, где проходят крупные артерии и вены, заметна особенно темная полоска.

Корковое вещество делится идущими в радиальном направлении кровеносными сосудами на мелкие дольки. В их центральные части проникают в виде лучей прямые канальцы мозгового вещества. Канальцы коркового вещества, в отличие от канальцев мозгового вещества, не ветвятся. Каждый такой каналец отделяется от более крупного канальца мозгового вещества, расположенного по оси луча. Противоположный его конец слепой и образует расширение, которое связывается с артериальным клубочком, образуя почечное тельце. Такой неразветвляющийся каналец – структурный и функциональный элемент почки – нефрон, так как большая его часть обладает свойствами всасывания и секреции, то есть участвует в образовании мочи. В нефроне различают: капсулу нефрона (капсулу Шумлянско-Боумена), проксимальный отдел, петлю Генле (в части нефронов, называемых юкстамедуллярными, петля заходит в мозговое вещество), дистальный отдел и связующий отдел.

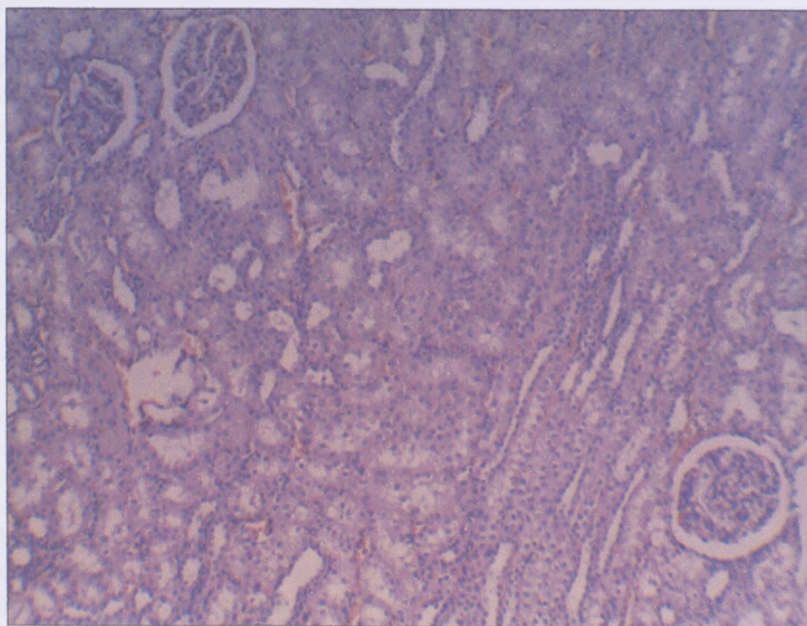


Рисунок 52 – Гистологическое строение почки.

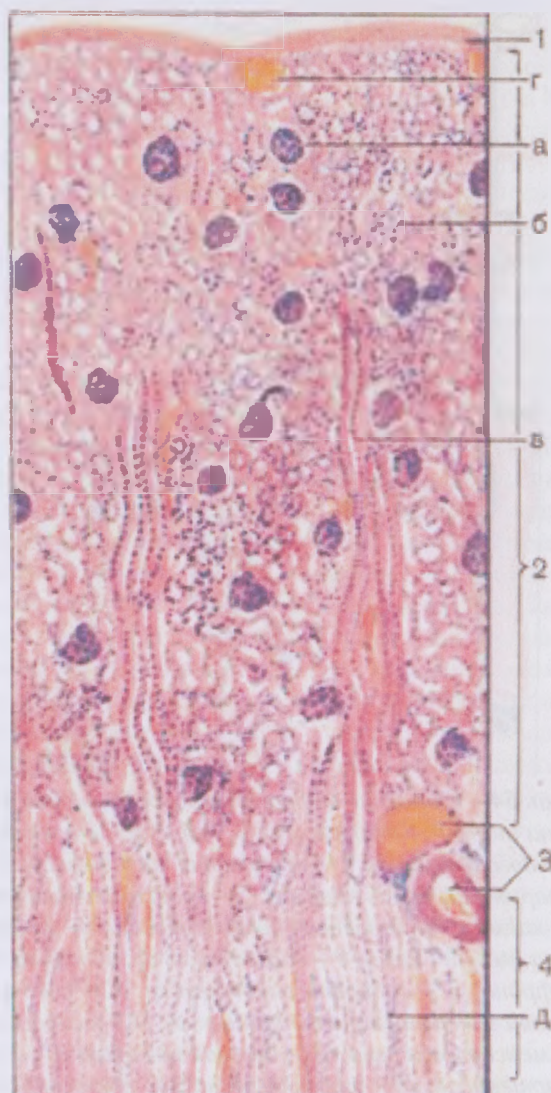


Рисунок 53 – Почка кошки.

- 1 – волокнистая капсула; 2 – корковое вещество: а – почечное тельце;
 б – проксимальные и дистальные отделы нефронов; в – мозговые лучи;
 г – звёздчатая венула; 3 – дуговые сосуды; 4 – мозговое вещество;
 д – прямые каналы (нисходящие и восходящие части петли нефрона,
 собирательные трубочки).

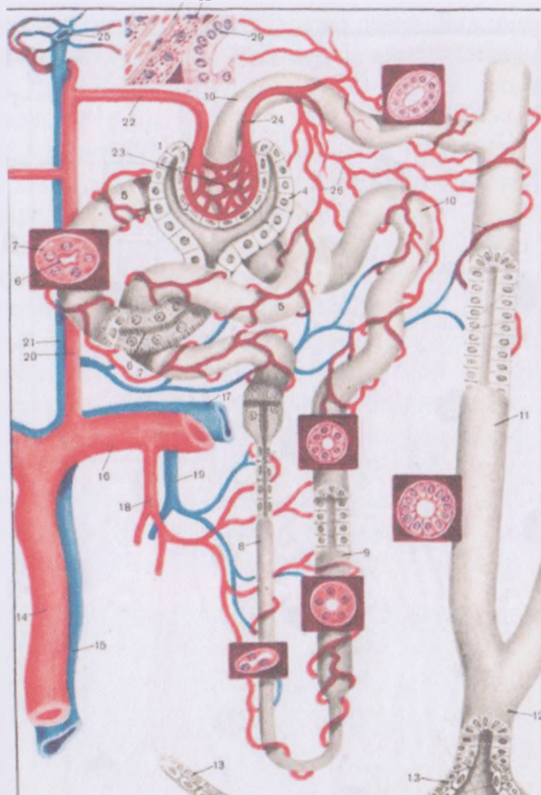


Рисунок 54 – Строение нефрона и кровообращение в почке.

Схема нефрона (по Е.Ф. Котовскому): 1 – капсула почечного тельца (капсула Шумлянского-Боумана); 2 – внутренняя часть капсулы; 3 – просвет капсулы; 4 – наружная часть капсулы; 5 – проксимальный отдел нефрона; 6 – щётчатая кайма; 7 – базальная исчерченность; 8 – нисходящая часть петли нефрона (петли Генле); 9 – восходящая часть петли; 10 – дистальный отдел нефрона; 11 – собирательная трубка; 12 – сосочковый проток; 13 – переходный эпителий почечной чашечки; 14 – междольковая артерия почки; 15 – междольковая вена; 16 – дуговая артерия; 17 – дуговая вена; 18 – прямая артериола; 19 – прямая венула; 20 – междольковая артерия; 21 – междольковая вена; 22 – приносящий сосуд (артериола); 23 – кровеносные капилляры клубочка; 24 – выносящий сосуд (артериола); 25 – звёздчатая венула; 26 – кровеносные капилляры коркового вещества; 27 – эндотелиальные клетки приносящего сосуда (артериолы); 28 – параволомерулярные клетки; 29 – плотное пятно дистального отдела.

Капсула нефрона или капсула Шумлянского-Боумена – расширенный слепой конец мочевого канальца из однослойного плоского эпителия. Он вдавливается сам в себя, поэтому стенка его двойная. Щель между наружным и внутренним листками стенки является продолжением полости канальца. Внутренний листок срастается с залегающим внутри капсулы артериальным клубочком (мальпигиевым клубочком), вместе с которым образует почечное тельце. Во время эмбрионального развития этот листок имеет вид сплошной эпителиальной пленочки. Однако потом, в связи с разрастанием клубочка, эпителий натягивается, его клетки расходятся, а связанные с десмосомами участки цитоплазмы превращаются в очень разветвленные отростки, мелкие веточки которых видны лишь под электронным микроскопом. Таким образом, внутренний листок капсулы нефрона представляет сетевидную структуру, внешне напоминающую мезенхиму. Клетки его называются подоцитами.

Через внутренний листок капсулы нефрона и стенку капилляров артериального клубочка выделяется в полость капсулы первичная моча – фильтрат кровяной плазмы, свободный от белков и содержащий глюкозу, с такой же концентрацией мочевины, как и в крови. Электронно-микроскопическое изучение этого барьера между кровеносным руслом и мочевыми канальцами дает представление о том, как происходит фильтрация. Стенка капилляра состоит только из эндотелия, в виде сита с мельчайшими отверстиями, и базальной мембраны, между волокнами которой происходит фильтрация, и потому в полость капсулы не могут проникать из крови молекулы белка. Подоциты покрывают эту оболочку, не прилегая к ней плотно, а образуя между ней и своими разветвленными отростками систему щелей, сообщающихся с полостью капсулы нефрона. Таким образом, продукты обмена попадают из крови в мочевые канальцы не осмотическим путем, а в результате фильтрации.

Короткая суженая часть канальца непосредственно за капсулой называется шейкой капсулы. Ее стенки образованы эпителием, представляющим переход от плоского к кубическому. Шейка продолжается в проксимальный отдел – довольно длинную, извивающуюся, с узким просветом трубку. Ее стенки состоят из кубического однослойного эпителия. Для его клеток характерна мутная цитоплазма с бурым оттенком на свежих препаратах, щетковидная каемка на поверхности и палочковидная исчерченность в основании. Границы между клетками извилисты и становятся заметными только после обработки препарата азотно-кислым серебром. Чем ближе к капсуле нефрона, тем эти признаки выражены более ярко.

В проксимальном отделе первичная моча превращается во вторичную путем поглощения из нее сахара и одновременного всасывания

значительного количества воды (десятки литров в сутки, у крупных животных даже свыше сотни литров), а также хлоридов. В результате этого мочевины в почках концентрируется, а организм защищается от обезвоживания. Как показывают электронно-микроскопические исследования, щетковидная каемка представляет собой, подобно каемке эпителия кишечника, приспособление для всасывания – комплекс микроворсинок. В ней гистохимически можно обнаружить фермент – щелочную фосфатазу; при его недостатке задерживается всасывание, что ведет к выделению сахара с мочой.

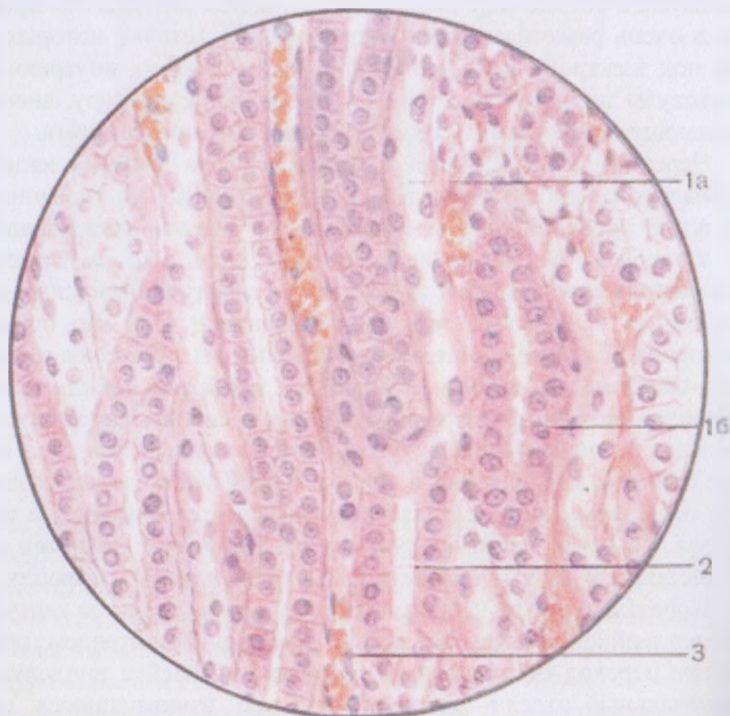


Рисунок 55 – Мозговое вещество почки кошки.

1а – нисходящая часть петли нефрона; 1б – восходящая часть петли нефрона; 2 – собирательная трубка; 3 – кровеносный сосуд.

Палочковидная исчерченность возникает от расположенных вертикально митохондрий, которые отделяются одна от другой мембранами, являющимися складками плазмалеммы. Между листками каждой складки остается щель, сообщающаяся с окружающей соединительной тканью. Здесь плазмалемма в комплексе с митохондриями продуцирует

ферменты, необходимые для освобождения энергии, потребляемой в процессе обратного всасывания. Все эти гистофизиологические особенности характерны не только для почки млекопитающих, но и для канальцев мезо- и пронефроса низших позвоночных.

Проксимальный отдел выполняет также и секреторную функцию. Так, можно наблюдать, как от щетковидной каемки отделяются пузырьки, накапливающиеся в полости канальца в виде пенистого секрета, в состав которого входят соединения йода. По мере удаления от капсулы нефрона щетковидная каемка и палочковидная исчерченность постепенно становятся менее выраженными. Эти структуры изменяются также при различных функциональных состояниях канальца.

За проксимальным отделом следует петля нефрона (открытая в 18 столетии А. М. Шумлянским и через 50 лет вторично описанная Генле). Это прямой каналец, направляющийся радиально из коркового вещества в мозговое — нисходящая часть — и возвращающийся оттуда, не извиваясь, в корковое вещество — восходящая часть. Поскольку диаметр этих частей различный, в петле, кроме того, отмечают тонкую и толстую части. Эпителий тонких частей, занимающий главным образом нисходящую часть петли, низкий и напоминают эндотелий; эпителий толстых частей почти такой, как в проксимальных отделах. Клетки его с мутной цитоплазмой, однако они несколько ниже, у них не так отчетливо выражена исчерченность и нет щетковидной каемки. По направлению к поверхности почки диаметр толстых частей увеличивается, а цитоплазма клеток делается более прозрачной.

За петлей нефрона (петля Генле) начинается извитой дистальный отдел. Выстилающий его эпителий отличается от эпителия проксимальных отделов отсутствием щетковидной каемки и более бледной окраской. Здесь происходит обратное всасывание воды и хлоридов, но отсутствует секреция. Каналец дистального отдела в одном месте прилегает к артерии, приносящей кровь к артериальному клубочку капсулы нефрона. Этот участок эпителия канальца отличается скоплением ядер, небольшим количеством митохондрий и мембранных структур и образует так называемое плотное пятно.

Конечной частью дистальных отделов служит менее извитый связующий отдел, переходящий в канальцы, относящиеся к системе выводных протоков и впадающие в собирательные трубки. Все эти отделы построены из кубического эпителия с выраженными клеточными границами.

Мозговое вещество. Граница между корковым и мозговым веществом неровная, так как канальцы мозгового вещества впячиваются внутрь коркового в виде мозговых лучей. Каждый луч складывается из

комплекса собирательных канальцев. В средней части луча они сливаются и дальше соединяются, чаще всего попарно, в более крупные. В глубоких частях мозгового вещества сливаются канальцы различных лучей. Самые крупные из таких собирательных канальцев — сосочковые. Они открываются на вершинах мальпигиевых пирамид и заметны на поверхности каждой из них как решетчатое поле. Канальцы мозгового вещества построены из однослойного кубического эпителия; он становится все выше по мере увеличения калибра канальца и переходит в призматический. В сосочковых канальцах эпителий многослойный. Вокруг канальцев залегает небольшое количество соединительной ткани, в основном ретикулярной; она сопровождает кровеносные сосуды, нервы и соединяет между собой канальцы. В этой ткани много малодифференцированных клеток и ретикулиновых волокон.

6.2. МОЧЕОТВОДЯЩИЕ ПУТИ

Почечная лоханка — расширенная часть мочеточника, находящаяся внутри почки. В стенке ее три оболочки: слизистая, мышечная и адвентиция.

Слизистая оболочка выстлана характерным для мочеотводящих путей переходным эпителием. У лошади и собаки в ней содержатся слизистые железы трубчато-альвеолярного типа.

Слизь в мочевых канальцах предохраняет эпителий от раздражающего действия мочи и, как защитный коллоид, способствует растворению труднорастворимых солей. Собственный слой состоит из рыхлой и ретикулярной тканей. Он обрывается у основания сосочков, и сосочек бывает покрыт только эпителием. Мышечная оболочка построена из отдельных пучков мышечных клеток, которые распределяются во внутренний продольный, средний кольцевой и очень слабо выраженный наружный продольный слой. Адвентиция представлена рыхлой и ретикулярной тканью, у жвачных и хищных с примесью мышечных волокон. Все эти оболочки очень богаты нервами. Местами встречаются и мелкие ганглии.

Мочеточники. В стенке мочеточников также три оболочки. Слизистая покрыта переходным эпителием; вследствие большого количества соединительной ткани она собрана в глубокие продольные складки, которые при растягивании стенок мочеточника расправляются. У лошади в начальных частях мочеточников, как и в почечной лоханке, есть слизистые трубчато-альвеолярные железы. Мышечной пластинки в слизистой оболочке нет, поэтому не выделяется и подслизистая основа. Мышечная оболочка состоит из трех слоев: двух тонких продольных и

одного толстого кольцевого между ними. Наружной оболочкой в некоторых местах служит адвентиция, большая же часть мочеточников покрыта серозной оболочкой. Мочеточники очень богаты кровеносными и лимфатическими сосудами. Они формируют две основные сети — в наружной и слизистой оболочках. Нервов в мочеточниках также много. Для нервных сплетения находятся в наружной и слизистой оболочках. От этих сплетений отходят чувствительные нервные волокна ко всем трем оболочкам, двигательные — к мышечной.

Мочевой пузырь. Слизистая оболочка покрыта переходным эпителием. Его поверхностные клетки часто бывают многоядерными, размножаются амитотически, на свободной поверхности образуют кутикулы, препятствующие проникновению мочи в стенку мочевого пузыря. Эти клетки отторгаются, а лежащие под ними набухают и также становятся непроницаемыми для мочи. Слизистая оболочка собрана в многочисленные складки, за исключением области треугольника. В этой части эпителия заметны впячивания в виде желез; однако признаков секреции не обнаружено. Собственная пластинка из волокнистой соединительной ткани пронизана многочисленными эластическими волокнами. У крупного рогатого скота есть мышечная пластинка слизистой, а под ней — подслизистый слой из соединительной ткани. Мышечная оболочка состоит из трех слоев гладких мышечных клеток: внутреннего и наружного продольных и среднего кольцевого, располагающихся неправильно и содержащих много спиральных и косых клеток. В шейке мочевого пузыря средний мышечный слой образует мощный внутренний сфинктер мочевого пузыря. На верхушке, в том месте, где у зародыша начинается первичный мочеточник, мышечной оболочки нет. Наружная оболочка той части мочевого пузыря, которая выступает в брюшную полость, особенно при его наполнении, серозная. Остальная часть, особенно шейка, покрыта адвентицией.

Сосуды и нервы мочевого пузыря. Кровеносные сосуды очень многочисленны. Одна основная сеть их лежит очень близко к эпителию в наружной оболочке, а другая — во внутренней оболочке. От этих сетей отходят ветви во все слои стенки органа. Расположение нервных элементов соответствует схеме строения трубчатого органа. Кроме двигательных нервных волокон для мышечной оболочки и сосудов, в мочевом пузыре встречаются и чувствительные, заканчивающиеся не только в слизистой и ее эпителии, но и в мышечной оболочке. Они, очевидно, играют роль проприорецепторов и посылают в центральную нервную систему сигналы о состоянии натяжения и тонуса стенки мочевого пузыря, то есть об его наполнении. Нервные окончания поливалентные, а чувствительные и двигательные нервные волокна проходят в общих ка-

белых пучках. В наружной оболочке обнаруживают пластинчатые тельца.

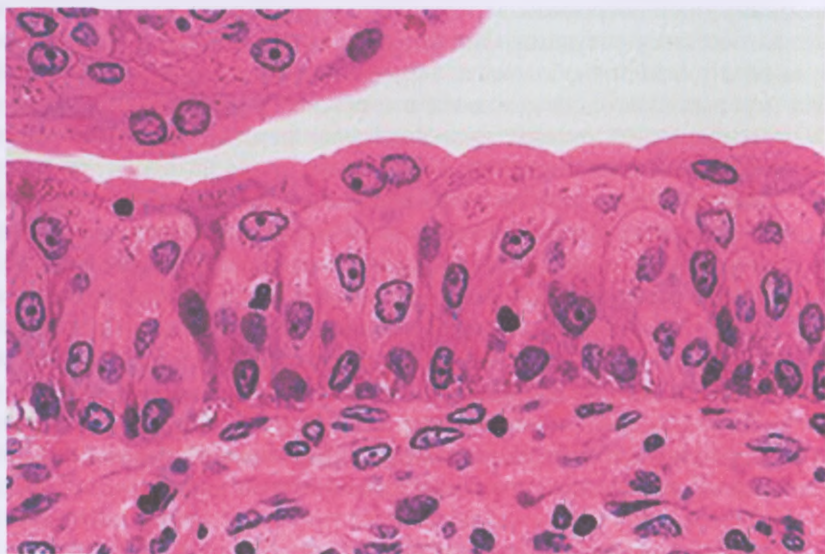


Рисунок 56 –Переходный эпителий в мочевом пузыре.

Мочеиспускательный канал самки – короткая трубка, открывающаяся в преддверие влагалища. Его слизистая оболочка покрыта многослойным плоским эпителием. Собственная пластинка из рыхлой соединительной ткани содержит густое венозное сплетение широких тонкостенных вен, способных к набуханию. Мышечная оболочка построена из отдельных гладких мышечных волокон, идущих в кольцевом и продольном направлениях. Наружная оболочка из волокнистой соединительной ткани включает пучки поперечнополосатых мышечных волокон, образующих наружный сфинктер мочевого пузыря. Иннервация мочеиспускательного канала самки очень богатая. Основное нервное сплетение со множеством ганглиев находится в наружной оболочке, откуда отходят волокна во все оболочки. Очень густое и тонкое сплетение находится под эпителием. В подэпителиальной соединительной ткани имеются своеобразные свободные нервные окончания.

Мочеиспускательный канал самца входит в состав полового члена, поэтому описывается вместе с органами размножения.

ГЛАВА 7. ПОЛОВАЯ СИСТЕМА САМЦОВ

7.1. СЕМЕННИКИ

Семенники покрыты собственной влагиалищной оболочкой, то есть висцеральным листком брюшины. Она тесно срастается с плотной соединительнотканной белочной оболочкой семенника, содержащей много эластических волокон. От этой оболочки проникают внутрь органа радиальные перегородки, между которыми залегает паренхима семенника. Кроме того, белочная оболочка врастает плотным тяжем внутрь семенника и со стороны его вогнутой поверхности, там, где к семеннику прилегает его придаток, и образует средостение семенника, пронизанное множеством щелей, которые соединяются между собой, образуя сеть. При повышении внутреннего давления натягивается не только белочная оболочка и ее перегородки, но и средостение, в результате чего остаются открытыми щели сети семенника, через которые оттекает семенная жидкость в придаток. У жеребцов в белочной оболочке много мышечных клеток; они располагаются в три слоя и проникают в перегородки семенника.

Паренхима семенника состоит из извитых семенных канальцев довольно большого диаметра; они начинаются слепо или образуют дуги.

В промежутке между каждыми двумя перегородками все семенные канальцы представляют одну систему – сливаются в общий каналец и направляются в средостение. Здесь извитые канальцы переходят в прямые и продолжают в сеть семенника; от них начинаются выносящие канальцы. Они сливаются в канал придатка, переходящий в семяпровод. Выносящие канальцы в совокупности формируют головку придатка, а канал придатка – его тело.

Стенки семенных канальцев построены из половых и соматических клеток, перемешавшихся между собой в процессе развития половой закладки. В результате дальнейшей дифференцировки из первых образовался сперматогенный эпителий, из вторых – клетки Сертоли (трофические, сустентоциты, поддерживающие клетки). Цитоплазма последних содержит много включений и потому имеет пенистый характер. В нее погружены клетки сперматогенного эпителия, представляющие различные переходные формы – от первичных половых клеток до сперматоидов. Сперматогенные клетки, погружаясь в цитоплазму фолликулярных клеток, тянут за собой их плазмалемму. Поэтому границы между этими клетками различимы лишь на субмикроскопическом уровне. Выступы цитоплазмы сустентоцитов в сторону просвета канальца

служат для питания созревающих сперматозоидов. В таких случаях образуются широкие основания, которыми клетки соединяются друг с другом. Ядра клеток Сертоли часто треугольной формы, довольно большие, светлые, с хорошо выраженными ядрышками и лежат в основании. В различных местах извитых канальцев сустентоциты выделяют-ся не с одинаковой четкостью, что зависит от стадии сперматогенеза.

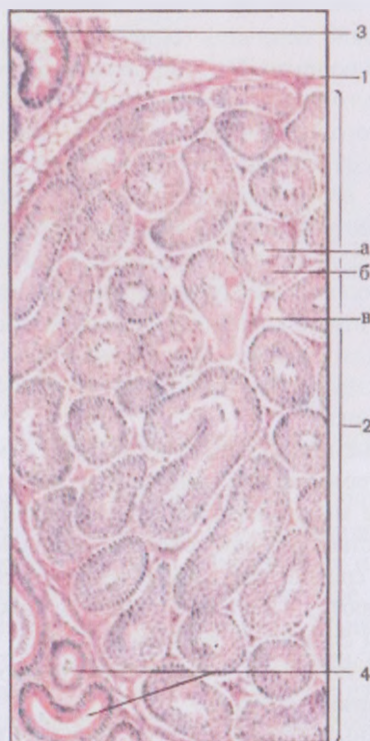


Рисунок 57 – Семенник с придатком.

1 – белковая оболочка; 2 – семенник: а – извитые семенные канальцы; б – сперматогенный эпителий; в – интерстиций; 3 – выносящий каналец семенника; 4 – проток придатка семенника.

Стенки извитых канальцев представляют структурные образования, в которых происходит развитие сперматозоидов – сперматогенез. В этом процессе различают четыре периода: размножения, роста, созревания и формирования. Самые молодые половые клетки, находящиеся в стадии размножения, называются сперматогониями. Это наиболее мелкие клетки, концентрирующиеся на периферии канальца; в весенний сезон (сезон гона домашних животных) в них можно часто видеть фигуры

митоза. Через некоторое время сперматогонии утрачивают способность размножаться и переходят в стадию роста; это сперматоциты 1 порядка. Они крупнее и занимают в стенке канальца более центральное положение. После этого наступает стадия созревания, или мейоз, которая сводится к двум последовательным делениям, ведущим к уменьшению количества хромосом вдвое. Клетки, образовавшиеся в результате первого деления, именуются сперматоцитами 2 порядка. Поскольку они, едва образовавшись, вновь делятся, не проходя стадии интерфазы, на препаратах их обнаруживают очень редко. В результате второго деления из сперматоцитов 2 порядка образуются сперматиды; число хромосом в них будет вдвое меньше по сравнению со всеми соматическими клетками организма. Сперматиды располагаются в несколько рядов на внутренней поверхности извитого канальца. Они меньше сперматоцитов и отличаются более светлой окраской ядра.

Сперматиды в процессе превращения в сперматозоиды притягивают к себе цитоплазму клеток Сертоли, в результате чего образуются ее выступы по направлению к просвету канальца, которые вместе с находящимися на них сперматозоидами образуют фигуру, напоминающую «колосок».

В разных местах канальца видны неодинаковые микроскопические картины сперматогенеза, так как этот процесс совершается не одновременно по всей длине канальца, а волнами и в некоторых местах может даже отсутствовать. Такие канальцы называют запустевшими; сперматогенный эпителий в них сползает, а цитоплазма sustentocитов оказывается обнаженной.

Микроскопическое исследование семенников разных видов домашних млекопитающих показывает, кроме того, что в одних и тех же участках канальцев новый цикл сперматогенеза начинается еще до того, как заканчивается образование предыдущего поколения сперматозоидов. Так, в некоторых местах видны первые стадии сперматогенеза – размножение сперматогониев, и одновременно на поверхности этих клеток располагаются в несколько рядов сперматиды, представляющие конечную стадию завершившегося в этом участке предыдущего цикла сперматогенеза.

Каждый каналец окружен соединительнотканым собственным слоем. Между канальцами залегает рыхлая соединительная ткань, содержащая кровеносные сосуды и нервы. В ней находятся группы округлых и многоугольных клеток с зернистой цитоплазмой и включениями, называемых интерстициальными – клетки Лейдига. Этим клеткам свойственна способность выделять мужской половой гормон – тестостерон, обуславливающий развитие вторичных половых признаков и развитие

добавочных половых желез. Стимулятором их деятельности является лютеинизирующий гормон гипофиза. В интерстициальных клетках у жеребца и кота содержатся желтоватый пигмент, жировые включения и кристаллы белка. Больше всего клеток Лейдига наблюдается у половозрелых самцов в период гона (брачный период).

Особенности клеток Лейдига. Эндокринные клетки ненейрогенного происхождения составляют меньшинство. Они представлены клетками Лейдига в мужских половых железах и фолликулярными клетками в яичниках. Выделяют стероидные гормоны и развиваются из целомиического эпителия. Клетки Лейдига расположены между семенными канальцами в семенниках, в них производится тестостерон и другие соединения андрогенного ряда, также в них образуется небольшое количество женских половых гормонов эстрогенов и прогестинов.

Классификация клеток Лейдига в семенниках млекопитающих:

В онтогенезе претерпевают периоды:

- 1) активной пролиферации и дифференцировки
- а) первая половина эмбриогенеза
- б) препубертатный период
- 2) апоптоза (первая неделя и первый месяц после рождения)
- 3) период «покоя», когда в популяции практически отсутствуют зрелые клетки и не выражена пролиферативная активность их предшественников
- 4) регрессии

Источники дефинитивной популяции клеток Лейдига:

- а) малодифференцированные фибробластоподобные клетки
- б) дифференцированные клетки Лейдига, способные к митотическому делению

По топографическому распределению:

- 1) кластерный (групповой) тип популяции, перивазальные зоны органа
- 2) одиночный тип, перитубулярное расположение

По локализации:

- а) паренхиматозные (до 95%)
- б) гетеротопические (внепаренхиматозные до 5%), локализованы преимущественно в средостении, способствуют транспорту тестостерона в головку придатка семенника

По содержанию липидов:

- 1) светлые клетки, содержащие мало липидов
- 2) темные клетки, почти вся цитоплазма заполнена липидными включениями

По размерам:

- а) малые инволюционирующие клетки
- б) большие клетки, содержащие крупные капли липидов
- в) средние – функционально активные клетки
- г) малые незрелые клетки (камбиальные элементы)

По форме клеток и ядер:

- 1) овальные или веретенообразные (малые клетки диаметром 10 мкм) клетки, ядра округлые (диаметром 6 мкм) в молодых клетках и формы тутовой ягоды в инволютивных клетках
- 2) полигональная или грушевидная форма (средние клетки диаметром 17 мкм), ядра округлые (диаметром 8 мкм)
- 3) округлые или неправильной формы (большие клетки диаметром 30 мкм), ядра шаровидные (диаметром 15 мкм).

Прямые каналцы и сеть семенника выстланы однослойным эпителием из клеток разной высоты – от высоких призматических до плоских. Нервы проникают в семенник вместе с кровеносными сосудами по семенному канатику. Основное нервное сплетение находится в соединительной ткани, а большая часть нервных волокон заканчивается в кровеносных сосудах. Вокруг извитых каналцев также есть сплетения; от них мелкие варикозные веточки следуют в промежутки между сперматогонными клетками.

7.1.1. Видовые особенности семенников

I. Семенники пожизненно лежат высоко в брюшной полости.

В этом случае семенники остаются лежать в своем исходном положении, высоко в брюшной полости, а именно под поясницей, позади почек, придаток отставлен внутрь. Это положение является первичным. Оно наблюдается у однопроходных, многих насекомоядных и якобы у ламанов.

II. Семенники лежат в брюшной полости, но смещены назад.

Это положение отличается от первого тем, что семенники смещены назад, ближе к тазовой полости, и одеты дубликатурой брюшины. Мошонки нет. Такое положение свойственно некоторым насекомоядным (например, еж), неполнозубым (ленивец, муравьед) и носит у них, очевидно, первичный характер, а также свойственно хоботным и сиреновым (вторичный характер).

III. Семенники еще лежат в брюшной полости, но сильно опущены книзу – в паховую область. При таком положении обозначены паховые каналы. Подобная картина имеет место, очевидно, в результате вторичных изменений у высших, специализированных к особым условиям жизни, млекопитающих (китообразные, броненосцы).

IV. Семенники периодически (во время яра) временно опускаются из брюшной полости под кожу. У ряда примитивных млекопитающих наблюдаются резкие сезонные изменения положения семенников: во время яра они набухают от прилива крови, становятся больше и тяжелее (возможно также, что при этом расслабляются связки), в силу чего они опускаются под кожу. По прекращении же полового сезона семенники приходят в нормальное состояние (связки несколько стягиваются) и подтягиваются в брюшную полость. К таким животным относят многих насекомоядных и рукокрылых. Некоторые авторы считают, что периодическое опускание семенников имеет место и у некоторых грызунов и даже у ряда высших млекопитающих, а именно у некоторых обезьян, а также у хорьков и даже оленей.

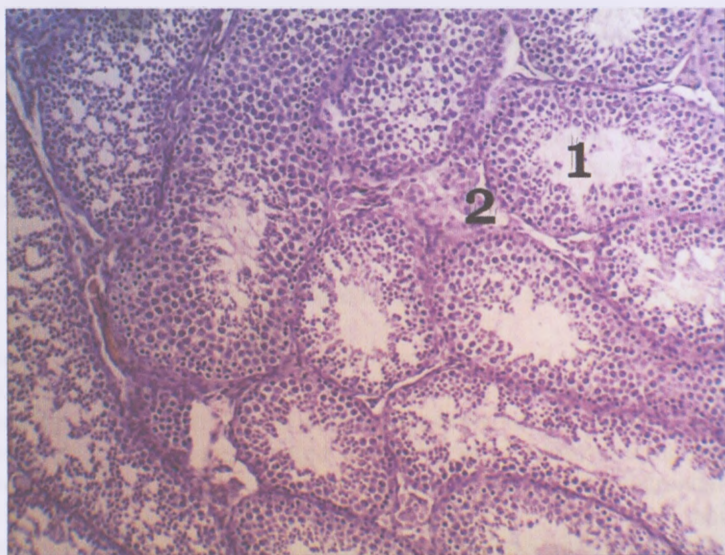


Рисунок 58 – Гистологическое строение семенника половозрелого самца.

1 – извитые семенные канальцы, 2 – клетки Лейдига.

V. Крупные семенники находятся в подтазовых кожных мешках и могут легко уходить в брюшную полость. У ряда грызунов (морская свинка, крыса и др. и некоторые насекомоядные) очень крупные семенники лежат в особых парных кожных мешках снизу дна таза, которые можно рассматривать как упрощенные гомологи будущей мошонки. Эти кожные мешки спереди сообщаются прямыми короткими

широкими ходами с брюшной полостью, продолжением которой они фактически и являются (паховые каналы и кольца не развиты).

Семенники под действием сильного наружного поднимателя, играющего в данном случае роль констриктора, могут легко выжиматься из мошоночных мешков в смежные паховые ходы (крысы) или даже в брюшную полость (морские свинки).

Иногда семенники находятся в парных упрощенных мошонках, но могут уходить (втягиваться) в широкие паховые каналы. Упрощенная мошонка является парной, в виде небольших кожных выростов (отсутствует мышечно-эластическая оболочка) и лежит снизу таза. Сюда следует отнести трубказуба и отдельных грызунов (кролик, заяц и др.), у которых это явление носит первичный характер. При этом семенники под действием сильного наружного поднимателя легко уходят в паховые ходы, не имеющие паховых колец (кролик), а отчасти также и дальше в брюшную полость (заяц).

VI. Семенники находятся постоянно в упрощенной парной мошонке. Семенники находятся постоянно в небольших парных мошоночных выростах. Последние представляют лишь выступы кожи и не являются еще типичной мошонкой. Сюда относятся ластоногие, якобы отдельные хищные (выдра, вивверы), тапиры, носороги, а также многие обезьяны, у которых упрощение мошонки можно рассматривать как вторичное явление, некоторые сумчатые (вомбат и др.), грызуны (бобер, нутрия и др.), ящеры, у которых это носит упрощенное строение (отсутствует мышечно-эластичная оболочка), а в других они приближены к обычному строению.

VII. Семенники находятся постоянно в типичной одиночной мошонке. В данном случае семенники пожизненно расположены в типичной непарной мошонке. К таким животным относится большинство высших плацентарных (многие сумчатые, копытные, хищные, некоторые полуобезьяны, широконосые и узконосые обезьяны, человек). При этом у ряда обезьян имеется сидячая мошонка (некоторые ее вторичные упрощения в связи с древесным образом жизни), и семенники якобы могут втягиваться внутрь, особенно у молодых.

7.2. ПРИДАТОК СЕМЕННИКА И СЕМЯВЫВОДЯЩИЕ ПУТИ

Придаток семенника — орган, в котором накапливается семенная жидкость и происходят процессы секреции и всасывания, а на сперматозоидах образуется цитоплазматическая вакуоль, то есть осуществляются условия для окончательной подготовки спермы в семявыносящих путях.

Головка придатка построена из узких выносящих канальцев. В их стенке различают эпителий и соединительный слой. Одни клетки эпителия – призматические мерцательные, содержат липоидные включения, другие – более низкие, лишены ресничек и выделяют в просвет канальца капельки секрета, отрывающиеся от их верхушек. Эти клетки, кроме того, способны захватывать твердые частички, а также обладают всасывающей деятельностью. Движение ресничек служит для перемешивания сперматозоидов с секретом и облегчает дальнейшее продвижение семенной жидкости. Из-за неодинаковой высоты клеток контур просвета канальца на поперечном разрезе неровный, и там, где клетки низкие, образуются бухтовидные углубления. Собственный соединительнотканый слой пронизан отдельными гладкими мышечными клетками.

Выносящие канальцы сливаются в канал придатка, который сильно извивается, поэтому попадает на препаратах в срез несколько раз. Стенка канала у половозрелых самцов покрыта двухслойным эпителием. В основании его располагаются очень низкие базальные клетки, а между ними находятся высокие, способные к секреции. В зависимости от состояния секреции на их поверхности появляются бугорки, или реснички, а иногда и выросты наподобие булав (в зависимости от семейств и отрядов животных).

В их цитоплазме заметны зернышки, разные по величине и расположению в клетке. Эти картины представляют последовательные стадии образования и отделения секрета. Эпителий окружен соединительной тканью и кольцевым слоем гладких мышечных клеток, пронизанным эластической сетью.

Кровеносных сосудов в придатке меньше, чем в семеннике, а лимфатических – больше.

Семявыносящий проток. Слизистая этого протока покрыта сначала двухрядным, местами с ресничками, а потом однослойным призматическим эпителием без ресничек и собрана в глубокие продольные складки, иногда сложные. В клетках эпителия имеется много гранул гликогена. У крупных копытных под эпителием много адипоцитов.

Дистальная часть семявыносящего протока называется ампулой (у kota нет) и представляет добавочную железу полового аппарата самца, секрет которой служит питательной средой для сперматозоидов. В области ампулы для слизистой оболочки характерно множество углублений и выпячиваний. Собственно железами в ампулах являются такие углубления или более крупные выпячивания эпителия. Они очень мелкие у хряка, несколько крупнее у кобеля, еще больше и бухтовиднее у быка и наиболее крупные и ветвящиеся у жеребца. В крупных полостях желез у быка и жеребца встречаются амилоидные тела (амилоид – своеобразное

белковое вещество). Мышечная оболочка состоит из внутреннего кольцевого и наружного продольного слоев гладких мышечных клеток, отчетливо выраженных у барана и хряка, перемешанных у жеребца, быка и кобеля. Рефлекторное сокращение этих волокон вызывает перистальтику, в результате чего секрет выделяется в полость протока, где быстро смешивается со спермой. Серозная оболочка без особенностей.

В стенке семявыносящего протока заключено нервное сплетение из миелиновых и безмиелиновых волокон с большим количеством мелких ганглиев. Двигательные нервные окончания разветвляются на кровеносных сосудах и в мышечной оболочке, а чувствительные – и в слизистой и мышечной оболочках, а также и в сосудах.

7.3. ДОБАВОЧНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ ПОЛОВОГО АППАРАТА САМЦА

У лошадей, грызунов, кроликов, крупного рогатого скота и приматов имеются все добавочные железы полового аппарата.

Семенные пузырьки, или пузырьковидные железы, как и ампулы семявыносящего протока, генетически являются производными последнего и открываются в него выводными протоками. У жеребца и грызунов это слепые трубки. Слизистая оболочка их способна выделять секрет и покрыта призматическим эпителием, собранным вместе с собственной пластинкой в многочисленные складки. У жвачных и всеядных они представляют ветвящиеся трубчато-альвеолярные железы и окружены капсулой из плотной соединительной ткани, содержащей гладкие мышечные волокна и разделяющей железу на дольки. В полостях долек собирается секрет железы, перемещающийся в главный выводной проток. У грызунов секрет семенных пузырьков выделяется лишь с последней порцией спермы.

Семенные пузырьки отсутствуют у однопроходных, сумчатых, плотоядных, китообразных и некоторых насекомоядных, приматов, исключительно велики у макаков-резусов и малы у человека. Они отсутствуют у одомашненных кроликов, мелкие или зачаточные – у некоторых мышевидных, крупные – у броненосцев и средние – у ленивцев.

Предстательная железа. Тело предстательной железы заключено в капсулу из гладких мышечных клеток. Отходящие от капсулы перегородки проникают внутрь железы и разделяют ее на дольки. Каждая долька у жеребца и хряка имеет центральную полость с большим количеством выростов, в которые впадают широкие трубчатые концевые отделы. Центральная полость сообщается с главными выводными протоками, открывающимися в мочеиспускательный канал. Концевые отделы, центральные полости и их выросты покрыты однослойным призма-

тическим эпителием неодинаковой высоты в разных местах. Главные выводные протоки выстланы переходным эпителием, таким же, как в начальной части мочеиспускательного канала. В разбросанной части (а у жвачных и хищных и в теле железы) центральных полостей нет, и в выводных протоках часто встречаются сгустки секрета. Они иногда пропитываются минеральными солями и превращаются в простатические камни. Секрет предстательной железы, возможно, стимулирует движение сперматозоидов после длительного их пребывания в придатке, и нейтрализуют кислую реакцию влагалища. У кастрированных самцов эта железа атрофируется, а у старых – часто гипертрофируется. Она очень богата мелкими ганглиями и нервами (у некоторых видов – крупными двоядерными мышечными клетками). Двигательные окончания последних достигают кровеносных сосудов и мышц капсулы железы. Еще больше здесь чувствительных окончаний в виде древовидных разветвлений и разных инкапсулированных образований между железистыми клетками, а также мелких ганглиев.

Только наличие предстательной железы и отсутствие других добавочных желез полового аппарата наблюдается у китообразных (китов, морских свиней), некоторых хищников, включая собак, ласок, хорьков и медведей.

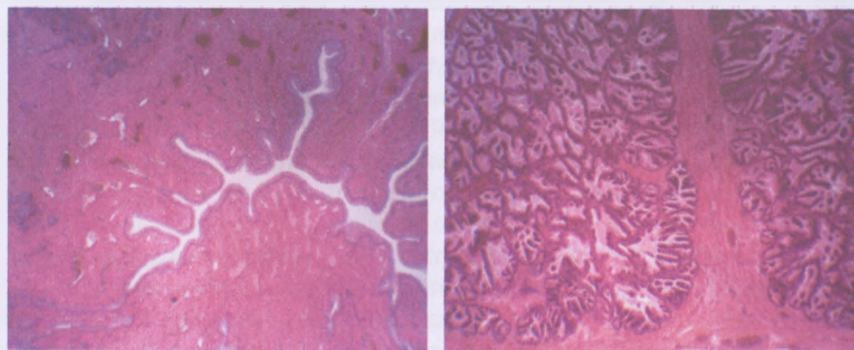


Рисунок 59 – Гистологическое строение предстательной железы собаки.

Многие грызуны, насекомоядные и зайцеобразные имеют три отдельные доли простаты; у некоторых млекопитающих (некоторые приматы и плотоядные) предстательная железа представляет собой единую массу с долями и охватывает мочеиспускательный канал у основания мочевого пузыря.

Собаки могут вырабатывать за один час столько же простатической жидкости, сколько человек за один день. Они выделяют эту жидкость вместе с мочой, чтобы пометить свою территорию.

Луковичные (куперовы) железы у домашних животных представлены одной парой. Они очень велики у жеребца и хряка, слабо развиты у коша и отсутствуют у кобеля.

Морфологически это сложные трубчато-альвеолярные железы, причем концевые отделы их у домашних животных одних видов больше приближаются к трубчатым, у других — к альвеолярным. Концевые отделы построены из однослойного призматического эпителия с довольно большими просветами, переходят в выводные протоки, сливающиеся в главный выводной проток (таких протоков может быть несколько). Между концевыми отделами соединительной ткани больше, чем в других железах. В иннервации луковичных желез и предстательной полное сходство. О значении секрета куперовых желез пока единого мнения нет. Большинство ученых считают, что секрет желез способствует освобождению мочеполювого канала от остатков мочи и смазыванию слизистой оболочки уретры перед прохождением сперматозоидов. Секрет желез у хряка большинства видов грызунов свертывается и образует слизистую пробку в шейке матки, препятствуя вытеканию из нее спермы после оплодотворения.

7.4. МОЧЕИСПУСКАТЕЛЬНЫЙ КАНАЛ И ПОЛОВОЙ ЧЛЕН

Слизистая оболочка *мочеиспускательного канала* самца в тазовой части, вблизи мочевого пузыря, покрыта переходным эпителием, таким же, как в мочевом пузыре, а дальше эпителий становится многослойным призматическим. Под эпителием залегает соединительная ткань, в которой встречаются лимфатические узелки, а в глубоких слоях своеобразного строения венозная сеть, переходящая дальше в пещеристое тело мочеиспускательного канала. Вблизи мочевого пузыря в подэпителиальной соединительной ткани под венозной сетью находятся дольки разбросанной части предстательной железы. Таким образом, слизистая стенка тазовой части мочеиспускательного канала состоит из четырех слоев: эпителиального, собственного, сосудистого и железистого. Каудальнее предстательной железы в слизистой лишь два слоя: эпителиальный и пещеристое тело мочеиспускательного канала. Последнее представляет продолжение венозной сети и построено из плотной соединительной ткани с многочисленными различной формы и величины, напоминающими губку полостями, выстланными эндотелием. Снаружи оно образует белочную оболочку; от нее отходят отростки, или балки, формирующие внутреннюю ткань пещеристого тела. В наружных частях последнего полости

большие и наполнены венозной кровью, которая собирается сюда из центральных частей и капилляров балок. Вблизи просвета мочеиспускательного канала имеются мелкие артериальные пространства, анастомозирующие с венозными полостями, вследствие чего пещеристое тело быстро наполняется кровью, и мочеиспускательный канал во время проведения спермы превращается в эластическую трубку.

Мышечная оболочка представлена мускулом мочеиспускательного канала из кольцевых волокон поперечнополосатой мышечной ткани. У жеребца этот слой неясно разделяется на два слоя с преимущественно продольным направлением волокон вблизи слизистой и кольцевым на периферии. Наружной оболочкой служит поверхностный слой соединительной ткани. Кавернозная часть мочеиспускательного канала входит в состав полового члена. Ее просвет покрыт многослойным плоским эпителием, окруженным пещеристым телом мочеиспускательного канала.

Половой член состоит из двух пещеристых тел полового члена. На их вентральной поверхности (у кобы на дорсальной) образуется желобок для мочеиспускательного канала. Пещеристые тела полового члена, как и мочеиспускательного канала, покрыты богатой эластическими волокнами белочной оболочкой, образующей медианную фиброзную перегородку; у жеребца она имеет множество щелевидных отверстий, в результате чего первоначальная парность пещеристых тел теряется. От перегородки отходят внутрь отростки в виде балок и пластинок, формирующие пещеристую ткань, в которой есть и гладкие мышечные клетки.

У жеребцов, у которых половой акт относительно продолжителен и во время эрекции половой член значительно увеличивается, пещеристые тела сосудистого типа. На всем протяжении они построены из пещеристой ткани; пещеры при наполнении кровью значительно расширяются, превращаясь из щелей в округлые пространства. Для жвачных характерен фиброзно-эластический тип пещеристых тел полового члена. Из настоящей пещеристой ткани построена только проксимальная часть тела, а в дистальном направлении она переходит в фиброзно-эластическую со значительной примесью адипоцитов. Удлинение полового члена происходит вследствие выпрямления его S-образной извилины при сокращении мышц. Адипоциты из-за их тургора играют механическую роль. У жеребцов и хищных – сосудистый или васкулярный типы строения пещеристых тел. У хряка и кобеля пещеристые тела промежуточного типа.

Полости пещеристой ткани полового члена являются прямым продолжением просветов кровеносных сосудов и заполнены венозной кровью. Артерии в пещеристой ткани образуют множество разветвлений, которые переходят в артериовенозные анастомозы, называемые улитковыми артериями. Они извиваются наподобие штопора, имеют утолщенную интиму, формирующуюся из вытянутых вдоль эпителиоидно-

мышечных клеток подушечный клапан. Прямое сообщение артерий и венозных пространств пещеристой ткани обеспечивает очень быстрое наполнение кровью полового члена во время эрекции. Это происходит в результате расслабления подушечных клапанов и открытия просветов улитковых артерий, которые в этот момент выпрямляются. Одновременно затрудняется отток венозной крови из-за растяжения белочной оболочки, в результате чего вены, расположенные в ее поверхностных слоях, сдавливаются.



Рисунок 60 – Гистологический препарат полового члена.

С прекращением возбуждения клапаны улитковых артерий закрываются, и приток крови по ним к пещерам приостанавливается. Наполняющая их кровь оттекает вследствие эластичности пещеристой ткани и сокращения ее гладких миоцитов. У жеребца и кобеля их очень много, у быка и хряка значительно меньше, а эластических волокон, наоборот, больше. В спокойном состоянии пещеристые тела получают венозную кровь в основном из капилляров. Отсюда кровь собирается в вены.

Основу головки полового члена составляет также пещеристое тело, сосудистая система которого у жеребца и хищных анастомозирует с пещеристым телом мочеиспускательного канала. У хряка и жвачных имеется только субэпителиальный кавернозный слой, и потому во время эрекции в противоположность жеребцу и кобелю увеличения головки полового члена не происходит.

Кожа головки полового члена нежная, эпидермис содержит очень тонкий роговой слой, который, однако, утолщается при старении.

Покрывающая головку крайняя плоть, или препуций, представляет кольцевидную складку кожи; наружный листок ее по гистологическому строению не отличается от кожи других участков тела. Внутренний, или париетальный, листок препуция покрыт многослойным плоским эпителием и посредством рыхлой соединительной ткани связан с наружным листком. Он не покрыт волосами, в слизистой содержит тельца Фатера-Пачини и половые тельца Догеля, а в месте перехода к обычной коже содержит сальные и разветвленные трубчато-альвеолярные железы, выделяющие смегму – смесь секретов этих желез и продуктов распада клеток покрывающего париетальный листок эпидермиса. Висцеральный листок препуция представляет дальнейшее продолжение этого эпидермиса и покрывает головку, где он неподвижно срастается с ее фиброзной тканью, лишен волос и желез, но содержит множество нервных окончания и инкапсулированных телец. В слизистой оболочке губчатой части уретры расположены *уретральные железы Литтле*. Они являются простыми трубчато-альвеолярными железами и в некоторых случаях могут проникать в кавернозные тела.

Внутренняя поверхность крайней плоти увлажнена препуциальными железами, а внешняя поверхность иногда покрыта шипами или твердыми чешуйками, как у представителей кошачьих.

Иннервация полового члена. Все пещеристые тела очень богаты сосудодвигательными и чувствительными нервами. Своеобразными нервными окончаниями в наружных половых органах являются инкапсулированные генитальные тельца Догеля округлой или овальной формы. Внутри них находятся клубочки соединяющихся друг с другом нервных волокон. Тельца Фатера-Пачини и Мейснера концентрируются главным образом в коже, покрывающей головку полового члена.

ГЛАВА 8. ПОЛОВАЯ СИСТЕМА САМОК

8.1. ЯИЧНИКИ

Половозрелый яичник периодически продуцирует готовые к оплодотворению яйцеклетки, а также половые гормоны. У взрослых самок домашних животных яичник парный, чаще овальной формы.

Яичники покрыты однослойным кубическим зачатковым эпителием, представляющим продолжение эпителия брюшины. Под эпителием лежит белочная оболочка из плотной соединительной ткани.

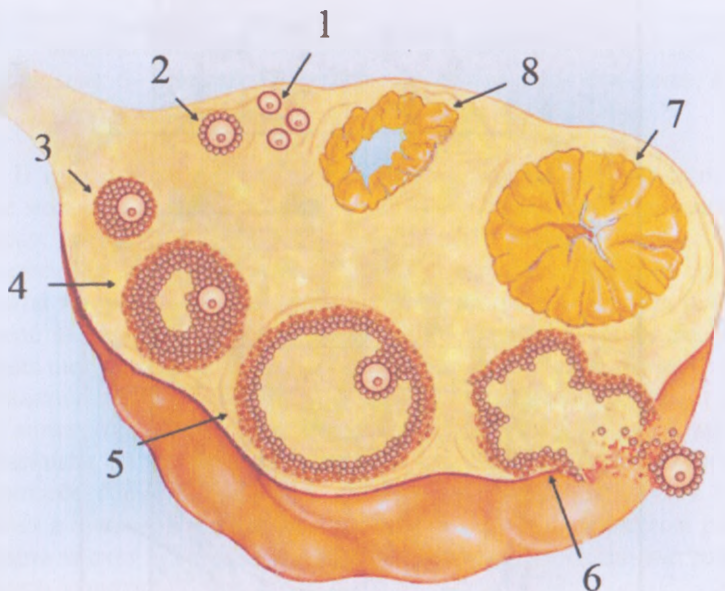


Рисунок 61 – Схема гистологии яичника енотовидной собаки.

1 – примордиальные фолликулы, 2 – первичные фолликулы, 3 – растущий фолликул, 4 – вторичный фолликул, 5 – Граафов пузырь, 6 – лопнувший фолликул, 7 – желтое тело, 8 – атретическое тело.

В яичнике различают корковое и мозговое вещество. Остов того и другого сформирован из соединительной ткани, в мозговом веществе рыхлой, отчасти ретикулярной, в корковом – представленной тонкими пучками коллагеновых волокон и веретеновидными фиброцитами. Эластическими волокнами эта ткань крайне бедна. Для коркового вещества характерно большое количество фолликулов, для мозгового – крупных

кровеносных сосудов. У лошади корковому веществу соответствует только часть яичника с углублением – овуляционной ямкой. Остальная часть яичника соответствует мозговому веществу. В соединительной ткани яичника как в корковом, так и в мозговом веществе есть интерстициальные клетки, которых больше всего у кошки. Они мезенхимного происхождения, участвуют как в трофической, так и в эндокринной функциях, выделяя женские половые гормоны.

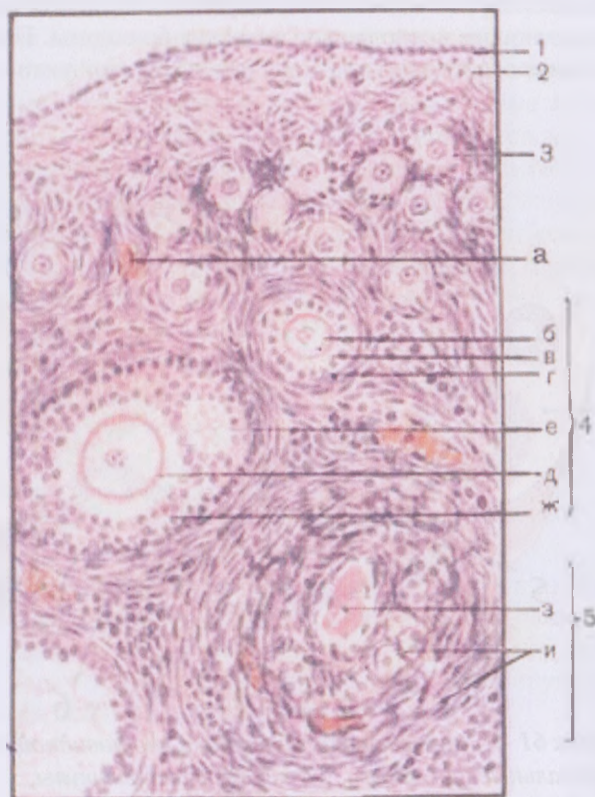


Рисунок 62 – Корковое вещество яичника.

- 1 – серозная оболочка; 2 – белочная оболочка; 3 – первичные фолликулы;
 а – кровеносный сосуд; 4 – растущие фолликулы: б – яйцеклетка;
 в – блестящая зона; г – фолликулярные клетки; д – лучистый венец;
 е – образование полости; ж – соединительнотканная покрывка фолликула;
 5 – атретическое тело: з – блестящая зона; и – фолликулярные и соединительнотканые клетки.

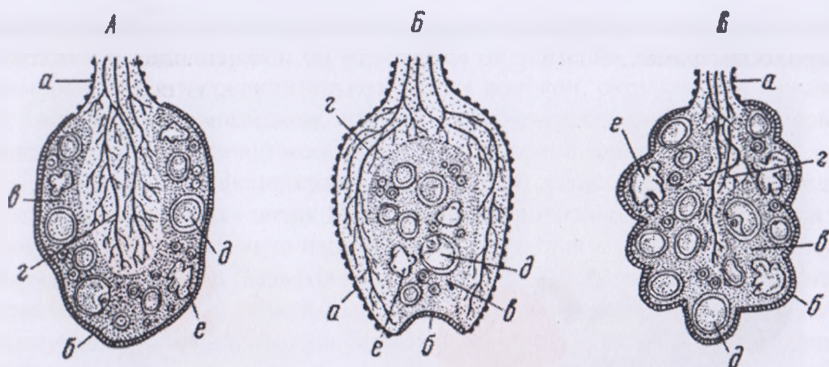


Рисунок 63— Схема взаимоотношения между корковым и мозговым веществом яичника у коровы (А), лошади (Б) и свиньи (В): а — брюшина; б — зачатковый эпителий; в — корковое вещество; з — мозговое вещество; д — фолликул; е — жёлтое тело.

В самом наружном слое коркового вещества располагаются наиболее молодые половые клетки. Однако это не овогонии, размножение которых прекращается еще в зародышевый период развития самки (за исключением некоторых случаев у собаки, кролика и морской свинки), а овоциты I порядка, находящиеся в стадии длительного роста или покоя и представляющие как бы запас яйцеклеток на всю жизнь самки. Они сначала окружены только одним слоем плоских клеток и вместе с ними называются первичными фолликулами. Сначала некоторый рост фолликула может происходить до наступления половой зрелости, однако в дальнейшем он осуществляется лишь под влиянием фолликулостимулирующего гормона гипофиза. Количество таких фолликулов обычно связано с числом будущих эмбрионов. Вместе с фолликулом растут и овоциты за счет включений различных веществ, необходимых для дальнейшего развития.

По мере развития фолликулы постепенно перемещаются в глубину коркового вещества, и фолликулярный эпителий из плоского становится кубическим, а потом — призматическим. Затем на овоцитах образуется как продукт их метаболизма блестящая оболочка, и эпителий становится многослойным. Это уже будут растущие фолликулы; в них различают самый внутренний слой фолликулярного эпителия — лучистый венец, для которого характерно правильное радиальное расположение клеток. Для созревающей яйцеклетки клетки этого слоя играют трофическую роль. Их длинные отростки проникают через тончайшие отверстия в блестящей оболочке между микроворсинками цитоплазмы, не прободая плазмалеммы яйцеклетки. Между клетками лучистого венца находятся

полисахариды и гиалуроновая кислота. Остальной эпителий называется зернистым слоем.



Рисунок 64 – Разрез яичника стельной коровы.
Желтое тело беременности.



Рисунок 65 – Атретическое тело яичника.
1 – волокнистая соединительная ткань; 2 – фолликулярные клетки;
3 – блестящая оболочка.

Соединительнотканная тека фолликула формируется на его поверхности. Ее наружный слой образован пластинчатыми пучками и

клетками и беден кровеносными сосудами. Внутренний слой богат клетками и капиллярами; он отделяется от эпителия тонкой базальной мембраной. Сеть соединительнотканых волокон, окружающая фолликул на границе с эпителием, принимает субмикроскопические размеры, связывается с базальной мембраной и проникает в зернистый слой.

С развитием фолликула вследствие выделения жидкости между клетками появляются щели. Постепенно увеличиваясь, они сливаются в одну полость, а фолликул наполняется жидкостью и превращается в пузырьчатый фолликул (граафов пузырь), который продолжает расти и становится видимым с поверхности невооруженным глазом. Внутри него выступает утолщение фолликулярного эпителия – яйценосный бугорок с яйцеклеткой.

В фолликулярной жидкости можно обнаружить биологическими реакциями женский половой гормон – эстроген, который синтезируется как интерстициальными клетками, так и клетками зернистого слоя под влиянием лютеинизирующего гормона гипофиза. Этот гормон появляется в период полового созревания. Он вызывает развитие вторичных половых признаков и вместе с этим молочной железы, стимулируя рост ее выводных протоков. У взрослых животных он вызывает течку, в то время как для роста и размножения клеток фолликула требуется фолликулостимулирующий гормон.

В результате дальнейшего накопления жидкости и повышения внутреннего давления стенка фолликула разрывается. У домашних животных это совпадает с сезоном года, то есть со временем течки, когда яичник и все половые органы самки особенно сильно снабжаются кровью, что усиливает образование фолликулярной жидкости. Непосредственная причина разрыва фолликула – нервный импульс, вызывающий расширение сосудов оболочки граафова пузыря. Если овуляция осуществляется во время полового акта, этот импульс связан с половым возбуждением. Во время спонтанной овуляции, когда случка не происходит, наблюдается влияние на нервную систему эндокринных факторов, вследствие чего и возникает вызывающий разрыв граафова пузыря нервный импульс.

После разрыва фолликула жидкость из него выливается, и вместе с ней выносятся яйцеклетка, окруженная лучистым венцом. Яйцеклетка попадает на воронку яйцевода и поступает в последнюю, где и встречается со сперматозоидом. Процесс выведения яйцеклетки из граафова пузыря называется овуляцией. Он обусловливается рядом факторов, главным образом – внутренней секрецией гипофиза, регулируемого нервной системой. У однородящих животных, как правило, овулирует одна яйцеклетка, а у многоплодных – несколько. Созревание яйцеклетки проис-

ходит в связи с овуляцией и заключается в выделении двух редуционных телец. В результате выделения первого тельца, которое происходит до овуляции, овоцит I порядка превращается в овоцит II порядка, в результате выделения второго тельца – в зрелую яйцеклетку. Таким образом, этот процесс мейоза происходит так же, как и при созревании мужских половых клеток, и превращения хромосом будут такими же.

После овуляции фолликул превращается в желтое тело. Сначала его полость заполняется сгустком крови из разорвавшихся сосудов оболочки фолликула. Затем начинают размножаться клетки зернистого слоя и внутреннего слоя теки фолликула, которые постепенно замещают кровяной сгусток. В клетках откладывается желтый пигмент лютеин. Они располагаются рядами, принимают многоугольную форму. Сюда же врастает соединительная ткань со стороны оболочки вместе с кровеносными сосудами и образует радиальные перегородки, разделяющие желтое тело на дольки. Сосуды проникают внутрь долек и, разветвляясь, опутывают клетки. Желтое тело под влиянием пролактина выделяет гормон прогестерон, подготавливающий слизистую оболочку матки к восприятию оплодотворенной яйцеклетки и вызывающий изменения слизистой во время беременности, а также стимулирующий рост концевых отделов молочной железы. У овцы, козы и свиньи в связи с отсутствием лютеина это тело не желтое, а серо-белое. Образование желтого тела стимулируется лютеинизирующим гормоном гипофиза. Этот же гормон при взаимодействии с фолликулостимулирующим гормоном вызывает овуляцию. Просуществовав известное время, желтое тело рассасывается. Клетки его съеживаются, распадаются, а соединительная ткань разрастается. В конце концов, от него остается лишь беловатый соединительнотканый рубец.

У жвачных мелкие фолликулы рассеяны равномерно, у хищных концентрируются в хорошо заметные группы. У лошади яйцевые клетки видны не отчетливо, у овцы и кошки различимы очень хорошо. В фолликуле, как правило, находится одна яйцеклетка, но у некоторых видов хищных, свиньи и овцы иногда бывает от двух до шести яйцеклеток.

Поскольку размножение яйцеклеток происходит лишь в эмбриональный период, к рождению самка имеет запас их на всю жизнь. У половозрелой коровы в обоих яичниках около 120 тыс. яйцеклеток, из которых каждый 21 день созревает и овулирует одна или редко – две. Однако число их резко уменьшается, и через 6–8 лет остается около 2000 яйцеклеток. Следовательно, значительная часть их не доживает до созревания и гибнет на разных стадиях развития. Этот процесс называется атрезией фолликулов, а фолликулы в состоянии обратного развития именуется атретическими. При атрезии фолликулярный эпителий раз-

рыхляется, а яйцевая клетка перерождается. Сюда также врастают и интерстициальные клетки. По истечении довольно длительного времени от нее остается лишь собранная блестящая оболочка, которая впоследствии тоже исчезает. Значение такого большого количества недозревших фолликулов заключается в том, что на их долю приходится выделение полового гормона, которым одни созревающие фолликулы обеспечить организм не могут.

Нервы проникают внутрь яичника вместе с кровеносными сосудами. Часть нервов заканчивается в стенках сосудов, а более значительная часть внедряется в корковое вещество, формируя сплетения вокруг фолликулов. Некоторые волокна направляются внутрь фолликулов. Иногда удается проследить их ход до самой яйцеклетки. Нервные сплетения опутывают также желтые тела, атретические фолликулы и интерстициальные клетки, что свидетельствует о нервной регуляции деятельности этих структурных образований. У половозрелых животных в яичнике нервных элементов значительно больше, чем у новорожденных и неполовозрелых.

8.2. ЯИЧНИК ПТИЦ

Яичная продуктивность птиц зависит от морфогенетических процессов яичника. Известно, что правый яичник, как правило, не созревает после вылупления птенца и остается только в зачаточном состоянии. Тем не менее появление функционального (способного к овуляции) правого яичника встречается у нескольких видов хищных птиц – ушастая сова, канюк, ястреб-перепелятник и тетеревиный.

Морфологические перестройки в яичнике часто зависят от двух факторов – сезона года и возраста птицы. Рост и созревание фолликулов яичника у домашних голубей и цесарок не зависит от сезона года, однако для некоторых птиц сезонность морфологических перестроек железы характерна. Так, у ворон масса яичника с декабря по июнь увеличивается в 373 раза, а наибольший диаметр фолликула увеличивается в 8 раз.

Количество снесенных яиц в гнезде разных видов *домашних птиц* зависит от морфогенетических процессов их яичника. У них правый яичник, как правило, не созревает после вылупления птенца и остается только в зачаточном состоянии.

Левый яичник у половозрелых птиц гроздевидной формы, состоит из долей разной величины. В нем, как и у млекопитающих, имеется корковое и мозговое вещество. В корковом находятся фолликулы на разных стадиях развития, в которые заключены овоциты в состоянии роста. Самые молодые из них величиной около 40 мкм, с пузырьковидными яд-

рами. Перед овуляцией они достигают размеров желтка. Стенка фолликула состоит из соединительнотканного и зернистого слоя – представляет одно- или двухслойный кубический эпителий. При овуляции разрыв фолликулярной стенки происходит по так называемой стигме – месту, лишенному крупных сосудов. Желтое тело после овуляции не образуется, благодаря чему происходит ежедневная кладка яиц в период яйценоскости. В то же время прогестерон продуцируется и вызывает секрецию желез яйцевода.

У птиц бывают и атретические фолликулы, особенно при скудных условиях кормления. Как рудиментарный орган у птиц редко встречается и правый яичник, который состоит лишь из мозгового вещества, то есть без фолликулов и яйцеклеток.

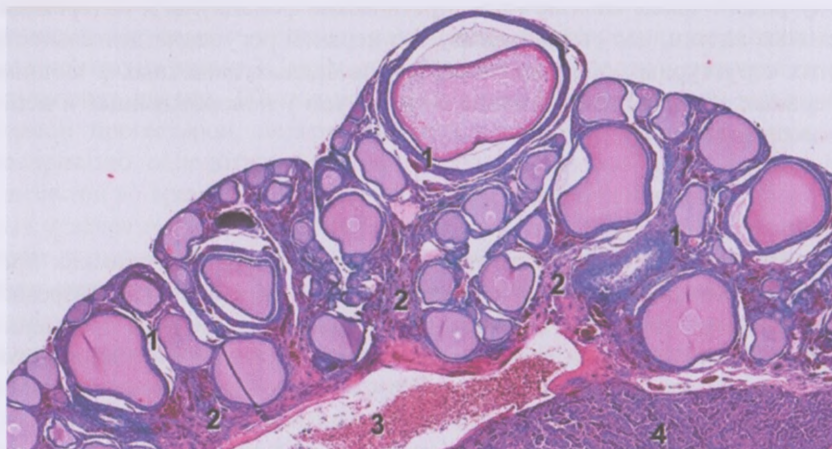


Рисунок 66 – Гистологическое строение яичника птиц:
 1 – кора с фолликулами, 2 – мозговое вещество, 3 – кровеносный сосуд, 4 – надпочечник.

8.3. ЯЙЦЕВОД

Яйцевод не только проводит яйцеклетку в матку, но выполняет и ряд других функций. Труба принимает овулировавшую яйцеклетку, является органом, в котором происходит оплодотворение, при помощи выделяемого секрета создает для этого условия, направляет движение сперматозоидов навстречу яйцеклетке и, наконец, транспортирует оплодотворенную яйцеклетку к матке. Строение яйцевода приспособлено к выполнению этих функций.

Слизистая оболочка покрыта мерцательным эпителием, реснички которого движутся по направлению к матке. Желез в эпителии нет,

секретирует вся его поверхность, так как между мерцательными клетками располагаются слизистые клетки; количество и расположение последних изменяется в различные стадии полового цикла. Так, во время межтечки большинство клеток является мерцательными, а секретирующих очень мало. Во время течки отмечают обратные отношения. Реснички мерцательных клеток движутся в направлении к матке, вызывая этим движение зиготы. Во время межтечки такое движение играет защитную роль от попадания посторонних веществ и микроорганизмов через половые органы самки из внешней среды в брюшную полость. Как мерцательные, так и слизистые клетки обладают микроворсинками.

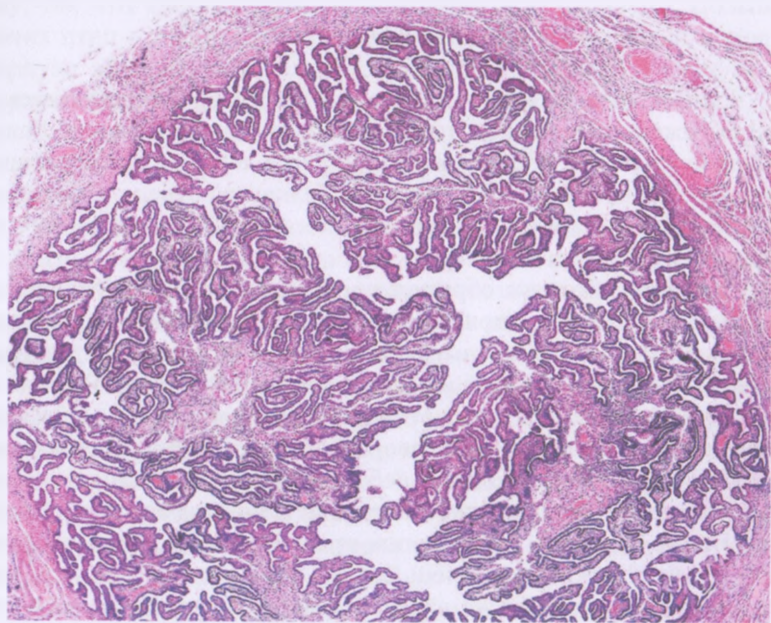


Рисунок 67 – Гистологический препарат яйцевода.

Под эпителием находится собственная пластинка слизистой оболочки из ретикулярной ткани, в которой находят и отдельные мышечные клетки. Поскольку оформленного мышечного слоя нет, то нет и подслизистой основы. Из-за мощной собственной пластинки слизистая оболочка собрана в многочисленные продольные складки, часто даже сложные, которые распрямляются при передвижении по яйцеводу оплодотворенной яйцеклетки. Образующиеся на них вторичные и третичные складки правильного направления не имеют. Больше всего

рами. Перед овуляцией они достигают размеров желтка. Стенка фолликула состоит из соединительнотканного и зернистого слоя – представляет одно- или двухслойный кубический эпителий. При овуляции разрыв фолликулярной стенки происходит по так называемой стигме – месту, лишенному крупных сосудов. Желтое тело после овуляции не образуется, благодаря чему происходит ежедневная кладка яиц в период яйцекладки. В то же время прогестерон продуцируется и вызывает секрецию желез яйцевода.

У птиц бывают и атретические фолликулы, особенно при скудных условиях кормления. Как рудиментарный орган у птиц редко встречается и правый яичник, который состоит лишь из мозгового вещества, то есть без фолликулов и яйцеклеток.

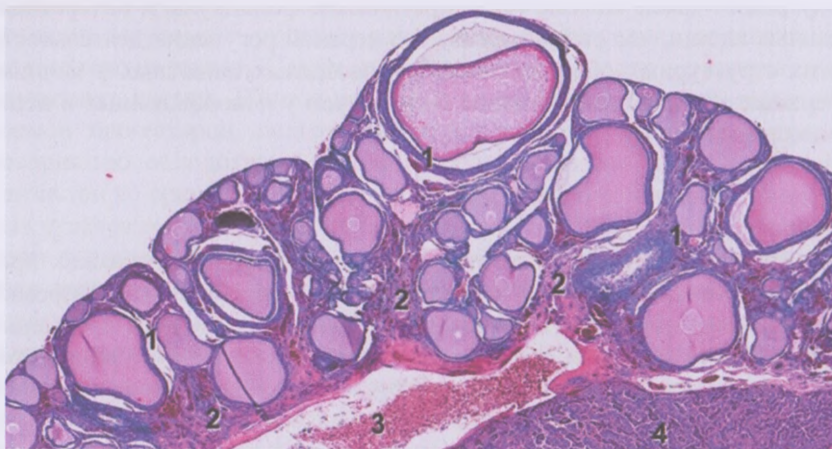


Рисунок 66 – Гистологическое строение яичника птиц:

1 – кора с фолликулами, 2 – мозговое вещество, 3 – кровеносный сосуд, 4 – надпочечник.

8.3. ЯЙЦЕВОД

Яйцевод не только проводит яйцеклетку в матку, но выполняет и ряд других функций. Труба принимает овулировавшую яйцеклетку, является органом, в котором происходит оплодотворение, при помощи выделяемого секрета создает для этого условия, направляет движение сперматозоидов навстречу яйцеклетке и, наконец, транспортирует оплодотворенную яйцеклетку к матке. Строение яйцевода приспособлено к выполнению этих функций.

Слизистая оболочка покрыта мерцательным эпителием, реснички которого движутся по направлению к матке. Желез в эпителии нет,

секретирует вся его поверхность, так как между мерцательными клетками располагаются слизистые клетки; количество и расположение последних изменяется в различные стадии полового цикла. Так, во время межтечки большинство клеток является мерцательными, а секретирующих очень мало. Во время течки отмечают обратные отношения. Реснички мерцательных клеток движутся в направлении к матке, вызывая этим движение зиготы. Во время межтечки такое движение играет защитную роль от попадания посторонних веществ и микроорганизмов через половые органы самки из внешней среды в брюшную полость. Как мерцательные, так и слизистые клетки обладают микроворсинками.

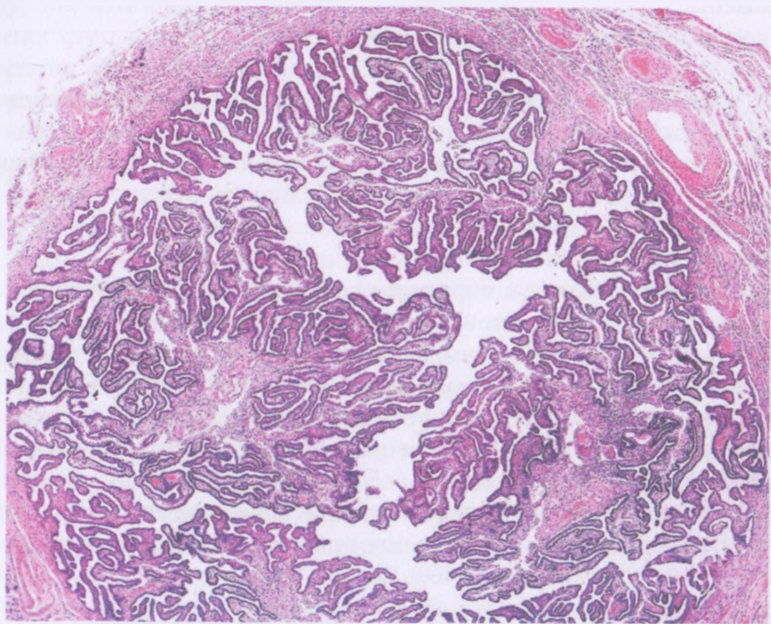


Рисунок 67 – Гистологический препарат яичевода.

Под эпителием находится собственная пластинка слизистой оболочки из ретикулярной ткани, в которой находят и отдельные мышечные клетки. Поскольку оформленного мышечного слоя нет, то нет и подслизистой основы. Из-за мощной собственной пластинки слизистая оболочка собрана в многочисленные продольные складки, часто даже сложные, которые распрямляются при передвижении по яйцеводу оплодотворенной яйцеклетки. Образующиеся на них вторичные и третичные складки правильного направления не имеют. Больше всего

их в слизистой жвачных и часто – у лошадей. По направлению к матке их высота и число уменьшаются, но особенно сильно они развиты в области перешейка фаллопиевой трубы, где образуют своеобразный клапанный аппарат, участвующий в механизме передвижения оплодотворенной яйцеклетки из яйцевода в матку и в нагнетании спермы в яйцевод.

Мышечная оболочка в виде кольцевого слоя гладких мышечных клеток в области ампул и вблизи матки очень тонкая и подкрепляется малочисленными косыми мышечными клетками.

Серозная оболочка представляет продолжение брыжейки фаллопиевой трубы и построена, как и в других органах брюшной полости.

8.4. ЯЙЦЕВОД ПТИЦ

У самок птиц развит только левый яйцевод. Он начинается хорошо выраженной воронкой, где происходит оплодотворение. Дальше яйцевод суживается, образуя шейку воронки, а потом снова расширяется в виде длинного и толстостенного белкового отдела. Дальше следует перешеек, резко расширяющийся в матку. Конечная часть – влагалище – открывается в клоаку.

Слизистая оболочка образует продольные складки. Она покрыта одно- или двухслойным призматическим мерцательным эпителием, в котором разбросаны отдельные бокаловидные железы. В матке мерцательные клетки разделяются на апикальные и базальные. Все они обладают ресничками и достигают свободной поверхности. Они также имеют и микроворсинки, что говорит об их способности к всасыванию. Под эпителием находится собственный слой. Мышечного слоя слизистой нет. Железы слизистой трубчатые и размещаются в собственном слое. В области воронки они продуцируют белок халаз. В белковом отделе клетки желез очень богаты РНК, так как здесь продуцируется основная масса белка яйца. Железы матки представляют извитые трубки, для клеток которых характерно наличие вакуолей, гранул и микроворсинок. Они продуцируют минеральную часть скорлупы, в то время как органическая ее основа выделяется эпителием слизистой матки. Мышечная оболочка построена из решеткообразно расположенных гладких миоцитов, иногда разделяющихся на два слоя, из них внутренний слой заходит в складки слизистой. Серозная оболочка построена, как обычно. В стенке яйцевода хищных птиц находятся скопления лимфоцитов и многочисленные плазматические клетки.

Яичная скорлупа состоит на 95–97% из карбоната кальция, поэтому изначально она белого цвета. Красноватый и коричневый цвет

она приобретает вовремя продвижения яйца по яйцеводу птицы, клетками желез которого также выделяют пигмент протопорфирин. насыщенность окраски и рисунок яйца зависят не только от вида птицы, но и от скорости продвижения по яйцеводу: чем медленнее движется яйцо, тем больше пигмента оно получит и тем будет темнее. Протопорфирин покрывает скорлупу только снаружи, изнутри скорлупа остается белой.

Зеленая и голубая окраска получается иначе: за нее отвечает зеленый желчный пигмент биливердин (промежуточный продукт распада гемоглобина) и его производный ооцианин. Оба пигмента закладываются еще на этапе формирования скорлупы и проникают в ее структуру, так что краска как бы пропитывает всю скорлупу. Поэтому у певчих птиц – зяблик, дрозд и скворец и даже у некоторых пород кур скорлупа яйца голубая как снаружи, так и изнутри; у страуса Эму скорлупа яйца – темно-зеленого цвета.

8.5. МАТКА

Все оболочки матки, и в первую очередь слизистая, приспособлены к изменениям, подготовляющим этот орган к восприятию оплодотворенной яйцеклетки и осуществлению связи между организмом матери и зародышем, что достигается богатой васкуляризацией и большой пластичностью всех оболочек матки.

Тело матки у некоторых млекопитающих (например, кролики, слоны и некоторые грызуны, летучие мыши, насекомоядные) содержит два отдельных канала (двудольную матку). У других млекопитающих (копытных, многие китообразные, большинство плотоядных и летучих мышей) тело матки имеет одно тело, от которого идут два рога. У обезьян и человека рогов нет, а маточные трубы опорожняются прямо в тело матки.

Слизистая оболочка матки – эндометрий – покрыта призматическим эпителием, клетки его частично и непостоянно, главным образом вблизи маточной трубы, являются мерцательными, а их реснички движутся в сторону влагалища. Остальные клетки выделяют слизисто-серозный секрет и располагаются на поверхности слизистой в виде тонкого слоя. Ядра клеток круглые, с центральным расположением. От соединительной ткани эпителий отделяется базальной мембраной. В зависимости от фазы полового цикла эпителий приобретает количественные и качественные изменения в морфологии и секреторной деятельности.

У жвачных на 10–11-й день после овуляции, когда желтое тело достигает наибольшей величины, эпителий матки однослойный, высоко

призматический, способный к мерокриновой секреции. При обратном развитии желтого тела эпителий становится двухрядным. Цитоплазма поверхностных его клеток делается пятнистой и клетки дегенерируют. Отмечают кровоизлияния, секреция эпителия голокриновая; при развитии следующего желтого тела эпителий снова становится однослойным.

В процессе полового цикла изменяется активность ферментов секреторных клеток, а также содержание в них гликогенов и гликопротеинов. Так, в различные фазы развития фолликулов наблюдают различие количества расположения в клетках секреторных гранул, рибосом, митохондрий, а на поверхности – микроворсинок. Для предтечки и течки характерно скопление рибосом в полисомы, развитие цитоплазматической сети, что осуществляет подготовку клеток эпителия к продуцированию секрета. Такие ультрамикроскопические явления происходят под воздействием гормонов яичника.

Эпителий образует многочисленные впячивания – маточные железы. Они бывают простыми или разветвленными трубчатыми и располагаются по всей поверхности слизистой, за исключением области впадения фаллопиевых труб, где эпителий, вместо упомянутых углублений, образует складки, продолжающиеся в трубу.

Железы построены из такого же эпителия, как и в эндометрии – однослойного, местами мерцательного, призматического. У хищных железы матки ветвятся и извиваются очень мало, неодинаковой длины, у кобылы извиваются и разветвляются больше, а у жвачных и свиньи еще больше и в глубине становится более узкими. По направлению к шейке матки число их уменьшается. У коровы железы располагаются параллельными рядами под косым углом поверхности слизистой и проникают довольно глубоко, почти в мышечную оболочку. В зависимости от толщины собственной пластинки, которая в различные фазы полового цикла неодинакова, изменяется степень ветвистости и извитости желез.

Залегающая под эпителием собственная пластинка значительной толщины, содержит много соединительной ткани, которая особенно богата клетками под эпителием (подэпителиальную часть собственной пластинки поэтому иногда называют зернистым слоем) и в окружении желез. В щелях между соединительнотканными волокнами лежит основное студенистое вещество. Для глубокой же части собственной пластинки характерно большое количество кровеносных сосудов. У жвачных собственная пластинка местами утолщается, вследствие чего в соответствующих участках поверхности слизистой получают возвышения – карункулы, служащие для соединения с котиледонами хориона. В

этих местах имеется густая сеть кровеносных сосудов и гладкие миоциты.

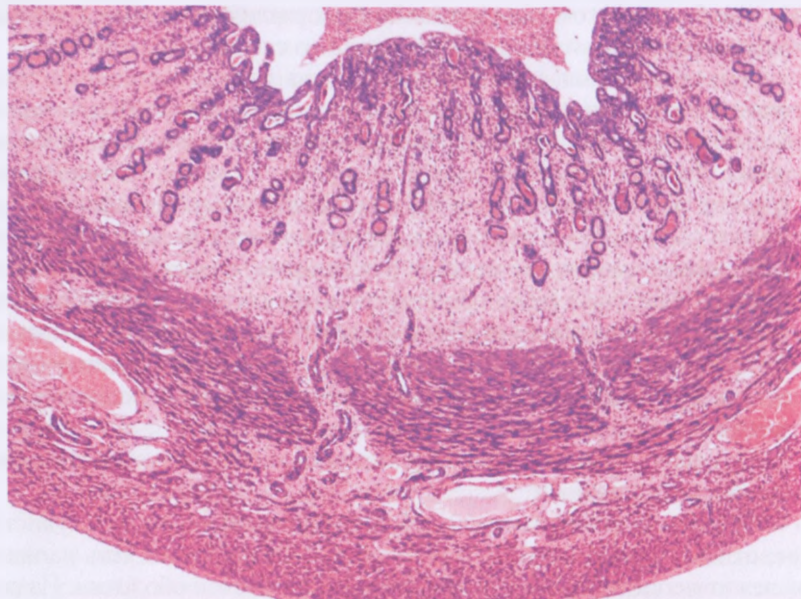


Рисунок 68— Гистологический препарат матки.

Слизистая оболочка шейки матки характеризуется наличием множества продольных складок, которые разветвляются на вторичные. Это значительно увеличивает секретирующую поверхность, а также обеспечивает во время родов необходимое расширение цервикального канала. Трубчатые железы в шейке имеются только у плотоядных. У остальных домашних животных густая и липкая слизь шейки выделяется исключительно однослойным высокопризматическим эпителием. В этом эпителии различают клетки двух типов: слизистые и промежуточные, последние снабжены ресничками. На краях и боковых поверхностях складок слизистой оба типа клеток в процессе полового цикла испытывают большие изменения, в то время как в основании складок эпителия никаких изменений не обнаружено. У многократно рожавших животных в шейке появляется многослойный плоский эпителий.

Мышечная оболочка матки — миометрий — состоит из внутреннего кольцевого и наружного продольного слоя гладких мышечных клеток (оба слоя спиральные и только приближаются к кольцевому и продольному; в правом роге спираль правая, а в левом — левая). Эти слои разделяет соединительная ткань, очень богатая кровеносными сосудами и

нервами, – сосудистый слой. У коровы он развит слабо и иногда располагается внутри наружной половины кольцевого мышечного слоя. У коровы и кобылы в этом слое встречаются в различном количестве гладкие мышечные клетки. У свиньи сосудистого слоя нет.

Мышечная ткань миометрия построена из очень длинных, часто разветвляющихся мышечных клеток. У одноплодных животных наружный слой мышечной оболочки матки тоньше кольцевого, а у многоплодных оба слоя примерно равной толщины. У свиньи, собаки, кошки на границе рогов матки с телом кольцевой слой образует сфинктер рогов путем соединения и взаимного перекрещивания их мышечных пучков. Во время родов поочередно сокращается правая и левая части сфинктера, благодаря чему при закрытом одном роге второй остается открытым. В шейке матки особенно сильный кольцевой слой, образующий главную массу этой части матки. Здесь мышечные клетки соединяются в пучки, напоминающие пластинки, последние располагаются уступами.

Серозная оболочка, или периметрий, характеризуется обычным для брюшины строением.

Кровеносные сосуды матки образуют основную сеть в сосудистом слое; от нее отходят ветви во все оболочки. Очень густая сеть капилляров лежит непосредственно под эпителием слизистой оболочки. Из всех оболочек кровь собирается в вены; основное сплетение их также находится в сосудистом слое.

8.6. ПЛАЦЕНТА И ЕЕ ТИПЫ У РАЗНЫХ ВИДОВ ЖИВОТНЫХ

Плацентой называется комплекс тканевых образований, развивающихся из сосудистой оболочки плода и слизистой оболочки матки для связи плода с материнским организмом, обеспечивающим питание плода. **Плацента** – жизненно-важный орган является временно существующим, то есть формируется и функционирует только в период беременности. В плаценте млекопитающих различают 2 части: *материнскую* и *плодную*. От плодной поверхности отходит пуповина. Пуповина представляет собой шнуровидное образование, соединяющая плод и плаценту. В пуповине находятся три сосуда: один несущий артериальную кровь и два – венозную кровь.

Функции плаценты:

- 1) обеспечение транспорта кислорода и углекислого газа плоду;
- 2) доставка к плоду необходимых ему питательных веществ;

3) гормональная функция, то есть обеспечивает выработку необходимых гормонов – хорионический гонадотропин и прогестерон, релаксин (единственный гормон у собак и кошек);

4) барьерная функция, с помощью плацентарного барьера, который обеспечивает избирательную проницаемость веществ (у многих животных барьерная функция считается слабо выраженной, так как многие, даже вредные вещества и микроорганизмы могут проникать к плоду);

5) участие в формировании иммунитета плода.

Материнская часть плаценты может быть:

1) отпадающей – у приматов; в процессе прививки зародыша плацентарный участок слизистой оболочки настолько разрушается под влиянием ферментативного действия ворсин хориона, что в результате растворения тканей слизистой оболочки и плотного сращения с ней плацентарной части хориона ворсины плодной плаценты оказываются погруженными в специальные лакуны, в которых циркулирует материнская кровь.

2) неотпадающей – у всех сельскохозяйственных животных.

По характеру связи плодной и материнской частей плаценты бывают: 1) ахориальная (кенгуру, самка кита); 2) эпителиохориальная (кобыла, свинья, верблюдица); 3) десмохориальная (корова, овца, коза); 4) эндотелиохориальная (плотоядные); 5) гемохориальная (крольчиха, крыса, обезьяна).

По характеру питания плода плаценты разделяются на гистиотрофные, при которых плодная часть плаценты всасывает питательные вещества, образовавшиеся вследствие разжижения и растворения тканей ферментами хориона, и на эмбриотрофные, когда материнская часть плаценты вырабатывает особый секрет-эмбриотроф (маточное молоко), всасываемый ворсинками плодной части плаценты.

Эпителиохориальная плацента. В ее составе эпителий хориона соприкасается с эпителием слизистой оболочки матки, причем ворсинки хориона проникают в маточные крипты. Питательным веществом является маточное молоко, выделяемое эпителием слизистой оболочки матки. Этот тип плаценты характерен для копытных млекопитающих. Анатомически она *диффузная плацента* – ее ворсинки развиваются по всей поверхности хориона.



Рисунок 69 – Типы плацент.

Десмохориальная плацента. В этом случае ворсинки хориона разрушают эпителий слизистой оболочки матки и контактируют с ее соединительной тканью. Питательные вещества ворсинки берут из соединительной ткани той же слизистой оболочки. Из соединительной ткани эти вещества поступают в кровеносную систему зародыша. Этот тип плаценты встречается у жвачных. Анатомически она **котиyledонная плацента** – ворсинки хориона расположены кустиками – котиyledонами. Они соединяются с утолщениями стенки матки, которые именуются **карункулами**. Комплекс **котиyledон – карункул** называется **плацентомом**.

Эндотелиохориальная плацента. Ворсинки хориона разрушают соединительную ткань слизистой оболочки матки и соприкасаются с эндотелием ее сосудов. Питательные вещества поступают через эндотелий сосудов в ворсинки хориона. Этот тип плаценты наблюдается у хищных млекопитающих. Анатомически она **поясная плацента** – зона залегания ворсинок хориона в виде широкого пояса окружает плодный пузырь. У собак и кошек этот пояс окружает плодный пузырь полностью, а у хорьков и енотов – не полностью (то есть две половины пояса).

Гемохориальная плацента. Ворсинки хориона разрушают стенку кровеносных сосудов, на месте которых в дальнейшем образуются кровяные лакуны. Питание зародыша осуществляется осмотическим путем (через стенку ворсинок хориона) из крови матери. Однако кровь матери и плода никогда не смешивается! Этот тип плаценты встречается у приматов, а, следовательно, и у человека. Анатомически она **дискоидальная плацента** – зона контакта ворсинок хориона и стенки матки имеет форму диска.

ГЛАВА 9. СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

Сердечно-сосудистая система принимает участие в обмене веществ организма. Она порождает движение и определяет пути тока крови, служащей посредником между внешней средой и тканями организма. Сосудистая система представляет комплекс разветвленных трубок разного диаметра, по которым вместе с кровью приносится к тканям кислород, питательные материалы и гормоны, а уносятся продукты обмена веществ. Таким образом, сосудистая система разделяется на две части – *кровеносную и лимфатическую*.

9.1. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

В состав кровеносной системы входят сердце, приводящее в движение кровь, и кровеносные сосуды: *артерии*, по которым кровь течет на периферию, *вены*, несущие кровь к сердцу, и *капилляры*, соединяющие концы самых мелких артерий и вен. Кроме того, различают *артериолы*, представляющие переходы артерий в капилляры, и *венулы*, являющиеся продолжением капилляров в сторону вен. Стенки артерий и вен состоят из трех оболочек – внутренней, средней и наружной. Внутренняя оболочка – *интима* – построена из эндотелия с находящимися под ним элементами соединительной ткани; средняя оболочка – *медиа* – мышечная или мышечно-эластическая; наружная – *адвентиция* – образована из волокнистой соединительной ткани. В кровеносных капиллярах сплошной и постоянной оболочкой служит только эндотелий. Поскольку функцией их является не столько проведение крови, сколько обмен веществ между нею и тканями, то они построены по другому принципу.

Кровеносные сосуды. Развитие кровеносных сосудов в стенке желточного мешка и в теле зародыша происходит неодинаково. В стенке желточного мешка они образуются из *кровеных островков* – скоплений, отцепившихся от мезенхимной ткани клеток в результате втягивания их отростков. Эти клетки развиваются в двух направлениях: лежащие в центральных частях островка (первичные кровяные клетки) превращаются в форменные элементы крови; находящиеся на периферии островка становятся плоскими, располагаются в один слой, тесно прилегая друг к другу, они дают начало эндотелию будущих капилляров. В результате непрерывного появления новых островков и соединения их между собой образуются сплошные сосудистые трубки – капилляры,

которые, сливаются с другими такими же трубками и формируются в капиллярную сеть.

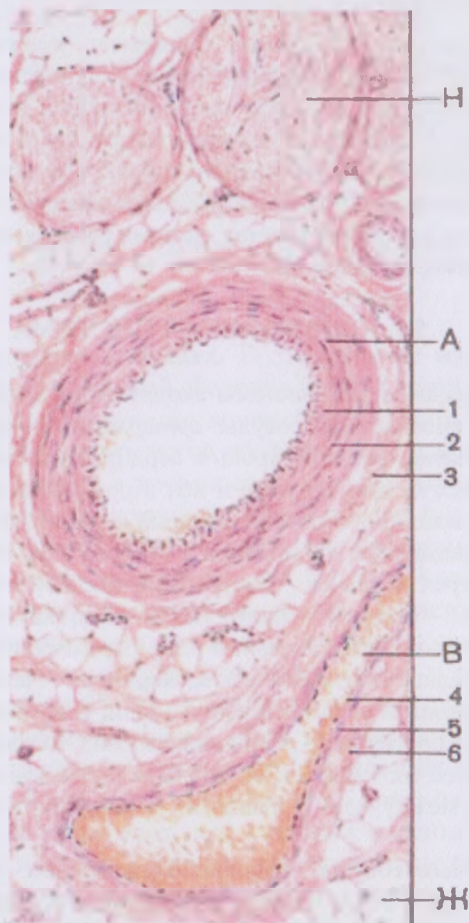


Рисунок 70 – Сосудисто-нервный пучок.

А – артерия мышечного типа; 1 – внутренняя оболочка; 2 – средняя оболочка; 3 – наружная оболочка; В – вена мышечного типа; 4 – внутренняя оболочка; Н – мякотный нерв; Ж – адипоциты.

В теле зародыша кровеносные сосуды закладываются в виде неправильной формы щелей, заполненных тканевой жидкостью. Стенкой их является окружающая мезенхима; ее клетки становятся плоскими и теряются связь с остальной мезенхимой. Когда по сосудам начинается движение крови, эти клетки принимают более правильные, соответст-

вующие эндотелию очертания, а из окружающей мезенхимы формируются средняя и наружная оболочки.

Сосудистая система обладает очень большой пластичностью. Прежде всего отмечается значительная изменчивость густоты сосудистой сети, так как в зависимости от потребностей органа в питательных веществах и кислороде в широких пределах колеблется количество приносимой ему крови. Это вызывает, в свою очередь, изменения скорости движения крови, кровяного давления и др., что ведет к образованию новых сосудов или запустеванию и обратному развитию старых. Одновременно с этим в соответствии с новыми условиями перестраиваются и стенки сосудов. Так происходит превращение мелкого сосуда в более крупный с характерными особенностями строения его стенки, или наоборот. Особенно большие изменения возникают в сосудистой системе при развитии окольного, или коллатерального, кровообращения.

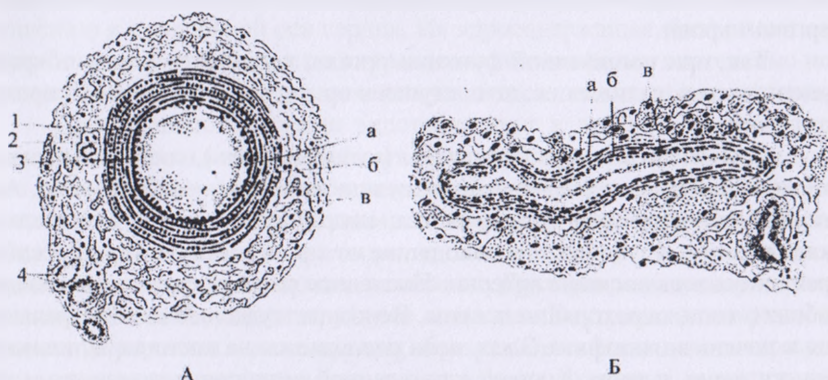


Рисунок 71 — Схематическое изображение гистологического строения сосудов.

А — артерия мышечного типа: а — интима, б — медиа, в — адвентиция, 1 — эндотелий, 2 — удлиненные ядра, 3 — внутренняя эластическая мембрана; Б — вены среднего калибра: а — интима, б — медиа, в — адвентиция.

Это наблюдается, когда на пути движения крови встречается какое-либо препятствие. Тогда формируются новые капилляры и сосуды. Существующие превращаются в сосуды большего калибра. Если у животного вырезать участок артерии и на ее место вшить вену, то последняя в условиях артериального кровообращения будет перестраиваться и превратится в артерию.

Переход артериальных сосудов в венозные осуществляется в организме по-разному, но большей частью посредством *капилляров общего типа*. При этом артериола распадается на сеть капилляров, которые собираются в венулу. Внутри некоторых органов (селезенка, гипофиз, печень и некоторые другие) имеются *синусоидные капилляры*. Такие капилляры отличаются непостоянством своей формы, которая зависит от строения органа. Они тесно прилегают к его тканям и клеткам, часто образуя расширения, а между эндотелиальными клетками – отверстия или щели. Клетки эндотелия синусоидных капилляров способны к фагоцитозу и превращениям в блуждающие элементы. Кроме того, почти во всех органах есть *артериовенозные анастомозы*, обеспечивающие очень быстрый переход крови из артерии в вены. Они представляют собой довольно короткие сосуды, соединяющие мелкие артерии с мелкими венами и способны к быстрому замыканию своего просвета. Эти анастомозы играют большую роль в регуляции количества приносимой органам крови.

Так, при пониженной функции органа, когда потребность в крови уменьшается, излишек ее, не поступая в орган, через анастомозы проходит в вены.

Существуют также капилляры (*чудесная сеть*), соединяющие артериальные сосуды с артериальными или венозные – с венозными. Артериальные чудесные сети имеются, например, в почках. Это мелкие капиллярные клубочки, происходящие от приносящих артерий и собирающиеся в выносящие артерии. Последние распадаются на капилляры общего типа, переходящие в вены. Венозные чудесные сети встречаются в печени и гипофизе. Здесь вена распадается на капилляры, вливающиеся вновь в вену. К такой капиллярной сети присоединяются и капилляры общего типа.

Капилляры выполняют основную функцию кровеносной системы по обмену веществ между кровью и тканями, играя роль гистогематического барьера и осуществляя пути микроциркуляции. Это и определяет их структуру как самых мелких кровеносных сосудов. Просвет капилляров очень небольшой, иногда даже меньше диаметра эритроцита. В таких случаях они, проходя по капиллярам, вытягиваются. Капилляры всегда формируют различной формы сети, что зависит от строения органа и расположения его клеток. Наиболее развита капиллярная сеть в сером веществе центральной нервной системы и в эндокринных железах, особенно в парашитовидных железах. Далее следуют скелетная мускулатура, сердце и жировая ткань животных. У человека на 1 мм³ коры больших полушарий общая протяженность капилляров более 1 м, а в белом веществе – лишь до 30 см. Даже в одном и том же органе ка-

пиллярная сеть разветвлена неодинаково и в разные периоды его деятельность и изменяется вследствие запустевания и атрофии капилляров или их новообразования. Длина капилляров может достигать нескольких миллиметров.

Стенки капилляров построены из эндотелия и окружены базальной мембраной. Мышечных элементов в них нет. В зависимости от непрерывности эндотелия капилляры делят на три типа: 1) капилляры со сплошной эндотелиальной выстилкой, в клетках или между клетками которой нет никаких отверстий или щелей (основной тип), а проницаемость осуществляется путем линоцитоза; 2) капилляры, клетки эндотелия которых имеют мельчайшие отверстия – поры (почки, тонкая кишка, железы внутренней секреции); 3) капилляры с широкими межклеточными щелями (печень, селезенка, костный мозг), через которые могут проникать форменные элементы крови.

Клетки эндотелия плоские, неправильной формы, вытянуты по отношению к продольной оси сердца. Их ядросодержащая часть имеет самую большую толщину, а по направлению к периферии постепенно истончается и на краях клетки может исчисляться лишь сотнями ангстрем.

Присоединяются клетки эндотелия друг к другу своими свободными краями или накладываются в виде черепицы. Встречаются и другие виды соединения клеток между собой – пальцевидные выпячивания (наподобие зубчатого шва), десмосомы, иногда периферические части смежных клеток образуют отвороты, заходящие друг за друга в виде крючков, а также замыкающие пластинки. Доказано, что между клетками имеется особое цементирующее вещество. Внутренняя поверхность эндотелия неровная – плазмалемма образует впячивания в виде кармашков и различных по форме и по-разному расположенных выростов цитоплазмы, в числе которых больше всего микроворсинок. Эти образования, увеличивая площадь клеточной мембраны, играют большую роль в обменных процессах, перенося через клетку питательные вещества и газы из крови в ткани и обратно. Некоторые выросты цитоплазмы могут быть настолько велики, что выполняют роль клапанов, препятствующих движению крови в обратном направлении.

Эндотелиальные клетки одноядерные, реже – двуядерные, но встречаются и безъядерные клетки – заканчивающие путь своего развития и отмирающие. В наиболее мелких капиллярах ядра обладают способностью набухать, захватывая воду, и потому часть клетки, в которой располагается ядро, может достигать такой толщины, что просвет капилляра становится замкнутым. Таким образом, ядра в этих мелких сосудах принимают участие в регуляции кровотока. Эндотелиальные клетки обладают разнообразными потенциями и способны не только

осуществлять проницаемость капилляра. Они могут округляться, оставлять капиллярную стенку и превращаться в различные клетки соединительной ткани, гладкой мускулатуры или участвовать в различных защитных реакциях.

Во взрослом организме клетки эндотелия находятся на разных стадиях развития и дифференцировки. В кроветворных органах они непосредственно связаны с окружающей ретикулярной тканью и, так же как ее клетки, способны к многообразным превращениям. В других местах они высокодифференцированы. Эндотелий синусоидных капилляров печени, селезенки и костного мозга обладает защитными свойствами и относится к ретикулоэндотелиальной системе.

Базальная мембрана капилляров в большинстве случаев построена только из основного вещества. Фибриллы же, связанные с ним, располагаются в окружающей соединительной ткани.

В капиллярах ряда органов между их базальной мембраной и базальной мембраной клеток органа находится *перизндотелиальное пространство*, заполненное непрерывно меняющим свой состав гомогенным веществом, а также пре- и коллагеновые фибриллы. Здесь встречаются и соединительнотканые клетки. Значение этого пространства и заключенных в нем структур опорное и трофическое.

В базальной мембране капилляров встречаются также *перициты* (адвентициальные клетки, клетки Руже), которые охватывают капилляр своими отростками и соединяются при помощи их одна с другой. Отмечено, что отростки перицитов вступают в контакт с плазмалеммой эндотелиальных клеток. В местах таких контактов и в отростках перицитов имеются фибриллы, осуществляющие передачу нервного импульса от нервного окончания к эндотелиальной клетке при помощи образующейся жидкости, которая накапливается в эндотелии, в результате чего изменяется просвет капилляра. Вместе с этим не отвергаются и старые представления о механизме изменения диаметра капилляров при помощи сокращения и расслабления прекапиллярных артерий, что происходит независимо от изменений просвета более крупных сосудов и влечет за собой растяжение капиллярной стенки.

Артерии проводят кровь к капиллярам под давлением со стороны сердца. Механические условия течения крови в артериях не такие, как в венах; давление крови и скорость течения ее в артериях значительно больше. Это отражается на строении их стенок, которое отличается от строения вен. Особая прочность артериальных стенок обуславливается высоким внутренним давлением, а наличие в них эластической ткани — быстрым движением крови, меньшим диаметром артерий по сравнению с венами, а также неравномерностью давления и толчками.

В зависимости от диаметра и связанного с этим гистологического строения стенки различают артерии мышечного, мышечно-эластического и эластического типов. Механические условия для кровотока в них неодинаковы: по направлению к периферии скорость течения крови и кровяное давление в артериях падают. Артерии эластического типа имеют особенно много эластических волокон и пластин, обладают большой прочностью и в то же время смягчают толчки кровяного тока, благодаря чему струя крови приближается к непрерывной. Мышечно-эластические артерии вследствие сокращения их средней оболочки активно участвуют в продвижении крови. Артерии мышечного типа, проводя кровь, более активно регулируют ее приток к тканям. Надо также иметь в виду, что в различных областях тела и в разных органах в связи с местными условиями кровообращения имеются свои особенности строения артериальной стенки.

Артерии мышечного типа наиболее типичны по строению: в них хорошо и равномерно представлены все три оболочки.

Внутренняя оболочка, или интима (*tunica intima*), состоит из *эндотелия*. Между клетками последнего при импрегнации серебром и в электронном микроскопе хорошо видны границы, а в цитоплазме клеток — митохондрии. Как показывают субмикроскопические наблюдения, поверхность эндотелия не гладкая, а образует многочисленные впячивания, в некоторых местах принимающие форму кармашков. В ближайшей к поверхности зоне в цитоплазме клеток много пузырьков, которые представляют субмикроскопические включения воспринятых из крови поверхностью эндотелия веществ. Эти пузырьки есть, но в меньшем количестве и в наружных частях клетки, и даже в коротких клеточных отростках, которые проникают через мельчайшие отверстия внутренней эластической мембраны и доходят до поверхности мышечных клеток. Под эндотелием располагаются отдельные плоские клетки, имеющие защитное и опорное значение. При увеличении калибра артерии увеличивается и число этих клеток, появляются коллагеновые и эластические волокна и образуется соединительнотканый *подэндотелиальный слой*. На границе со средней оболочкой лежит *внутренняя эластическая мембрана* — эластическая окончатая пластинка, заметная на препаратах в виде волнообразной блестящей линии вследствие предсмертного сокращения мышечной оболочки. Эта мембрана представляет комплекс наложенных одна на другую эластических сетей и пластинок, поэтому пронизана отверстиями различной величины — от видимых в световом микроскопе до доступных наблюдению лишь при электронной микроскопии. Толщина эластических мембран увеличивается с увеличением диаметра артерий.

Внутренняя оболочка с возрастом утолщается за счет подэндотелиального слоя.

Средняя оболочка артерий (tunica media) построена из гладкой мышечной ткани, волокна которой идут в спиральном направлении, что играет роль при растяжении артерий во время движения тела животных. Во всех артериях правой стороны мышечные витки в проксимальном направлении поднимаются по часовой стрелке, а в левых и непарных – наоборот. Их сокращение вызывает уменьшение диаметра сосуда, чем регулируется приток крови к органам и тканям, а также осуществляется дальнейшее проталкивание ее к капиллярам. На границе между средней и наружной оболочками находится *наружная эластическая мембрана* – комплекс эластических волокон и пластин. Она отличается от внутренней мембраны меньшей толщиной и встречается непостоянно.

Между мышечными волокнами в средней оболочке залегают эластические волокна, связанные друг с другом в сеть. Они располагаются не только в кольцевом, но и в других направлениях и представляют единую систему с эластическими волокнами подэндотелиального слоя и наружной оболочки. Это объясняет эластичность не только при растяжении, но и постоянное сужение артерии. Поскольку на трупах артерии находятся в сокращенном состоянии, все эластические структуры в поперечном разрезе имеют вид волнистых линий. Между мышечными волокнами размещаются также и тонкие коллагеновые пучки. Вокруг них находится основное вещество соединительной ткани, богатое кислыми мукополисахаридами, которое играет большую роль в сосудистой патологии. Особенно большое значение оно имеет для бессосудистых слоев мышечной оболочки.

Наружная оболочка (tunica externa) в основе содержит волокнистую соединительную ткань с множеством тонких эластических волокон в форме нежной сети, вытянутой в продольном направлении. Особенно большой толщины эта оболочка достигает у крупного рогатого скота. Она играет также роль своеобразного сухожилия, так как в нее проникают концы мышечных клеток средней оболочки, изменяя свое спиральное направление на продольное.

В наружной оболочке проходят и кровеносные сосуды, называемые *сосудами сосудов (vasa vasorum)*. Она равным образом служит проводником и для нервов, часть которых в ней не заканчивается, а направляется в среднюю и внутреннюю оболочки.

Питание артериальной стенки осуществляется как извне – через сосуды сосудов, так и изнутри – за счет проходящей внутри сосуда крови. Сосуды сосудов – обычно ветви тонких околососудистых артерий и вен (обязательно других сосудов), из которых может развиваться и кол-

латеральное кровообращение, поэтому при образовании тромба питание сосудистой стенки поддерживается посредством другого нормального сосуда. В наружной оболочке ветвятся артериальные веточки, а в среднюю проникают лишь капилляры. Собирается кровь в вены, которые также являются сосудами сосудов.

Внутренняя зона меди и интима не имеют капилляров и питаются со стороны просвета сосуда. Описанные выше мелкие углубления, кармашки и пузырьки в эндотелии представляют проникающие из крови в виде субмикроскопических включений питательные вещества. Они продвигаются от поверхности эндотелия в глубину и через отростки его клеток попадают в мышечные клетки. Внутренняя эластическая мембрана играет роль насыщающего механизма, так как во время пульсации величина ее отверстий изменяется и проходящие через них в средней оболочке отростки эндотелиальных клеток и вместе с ними пузырьки во время расширения сосуда присасываются к мышечным клеткам. Поскольку в этом процессе большое значение имеет вязкость цитоплазмы эндотелиальных клеток, которая к старости увеличивается, с возрастом питание артерии со стороны эндотелия ухудшается. Работа этого питательного механизма нарушается и при заболеваниях, связанных с уменьшением эластичности артериальных стенок, утолщается интима, и в ней откладываются известь, холестерин и другие вещества.

Такое нарушение питания в известной степени компенсируется разрастанием капилляров средней оболочки в интиму.

По мере уменьшения диаметра артерий подэндотелиальный слой их стенки постепенно истончается и от него остаются лишь отдельные клетки. Становятся тоньше, а затем исчезают и эластические элементы. От средней оболочки остается в конце концов лишь несколько рядов мышечных клеток. В *артериолах* же сохраняется всего один ряд их, а затем — только отдельные клетки.

Артерии мышечно-эластического, или смешанного, типа характеризуются наличием гладких мышечных клеток и эластических волокон и пластин примерно в равных количествах. В проксимальном направлении в таких артериях эластических элементов становится все больше за счет мышечных клеток, в средней оболочке появляются окончательные эластические пластинки, внутренняя эластическая мембрана утолщается и выражается все более отчетливо. В наружной оболочке увеличивается количество и калибр сосудов, а также появляются отдельные гладкие мышечные клетки. К таким артериям относятся, например, крупные ветви аорты.

Артерии эластического типа характеризуются еще большим количеством в их стенке эластических элементов. Подэндотелиальный

слой артерий более мощный. По направлению к сердцу в этих артериях увеличивается кровяное давление и сильнее выражена пульсация, что усиливает износ эндотелия. В средней оболочке эластические волокна заменяются эластическими пластинками. В наружной оболочке эластических волокон также становится больше. Вследствие этого стенка артерии может значительно растягиваться.

Примером артерии этого типа служит аорта. Во внутренней ее оболочке, непосредственно под эндотелием, преобладает тонковолокнистая ткань с множеством вытянутых или звездчатых недифференцированных клеток. Их пронизывает сеть эластических волокон, и между ними нередко встречаются отдельные продольные гладкие мышечные волокна. Внутреннюю эластическую мембрану в аорте также заменяет густая сеть эластических волокон. Поскольку эта сеть связана с эластическими сетями соседних оболочек, она не имеет отчетливого очертания. Средняя оболочка аорты состоит из кольцевых гладких мышечных клеток и множества эластических волокон и пластин. Наружная оболочка аорты построена из соединительной ткани, волокна которой следуют в основном в продольном направлении. Сосуды сосудов в связи с большой толщиной стенки имеются в большом количестве, и они крупнее, чем в других артериях. Поскольку аорта и начала большинства ее ветвей находятся в полости тела, то снаружи они покрыты еще серозной оболочкой. Количество эластических волокон в средней оболочке крупных артерий у лошади уменьшается резко, у животных других видов – постепенно, причем не на одинаковом расстоянии от сердца.

Поэтому одна и та же артерия у домашних животных разных видов может принадлежать неодинаковым типам.

Вены. Строение стенки вен отличается от артерии и является довольно разнообразным в связи с условиями течения крови, которая движется пассивно под влиянием силы тяжести или давления окружающих органов (сокращение мышц, давление со стороны кожи и др.). Поскольку давление, скорость течения крови в венах меньше, то диаметр их просвета больше, чем в артериях. В противном случае через вену проходило бы меньше крови, чем через артерию того же калибра, и из сердца выталкивалось бы крови больше, чем возвращалось к нему. По сравнению с артериями стенки вен тоньше, главным образом вследствие меньшего развития средней оболочки.

Различают вены безмышечного и мышечного типов.

Вены безмышечного типа характеризуются наличием эндотелия с более извилистыми границами клеток, чем в артериях, и наличием окружающей его базальной мембраны. Наполняясь кровью, эти вены легко растягиваются (сетчатка глаза, мозговые оболочки), но в то же время

под действием собственной силы тяжести кровь от них легко оттекает в более крупные венозные стволы. В других случаях (кость, селезенка, плацента) движение крови при пассивности вен объясняется тем, что они крепко срастаются с тканями органа, а отток крови по различным причинам происходит легко.

Вены мышечного типа в зависимости от калибра имеют мышечную оболочку различной толщины. Для таких вен характерно отсутствие резких границ между оболочками в связи с тем, что не все соединительнотканые волокна и мышечные клетки занимают правильное кольцевое и продольное положение. Такие вены отличаются от соответствующих артерий меньшей толщиной стенки и большим просветом. В подэндотелиальном слое их внутренней оболочки эластических волокон мало. В мелких венах нет внутренней эластической мембраны, а в крупных и средних она представляет утолщение сети эластических волокон подэндотелиального слоя. Камбиальные клетки имеют вытянутую форму. В средней оболочке малочисленные эластические элементы образуют сеть волокон, связывающих пучки гладких мышечных клеток, смешанных с коллагеновыми волокнами. Наружная оболочка в венах мышечного типа часто более мощная, чем средняя.

По направлению к сердцу строение вен претерпевает различные изменения. Объясняется это тем, что механические условия движения крови в крупных венах более разнообразны, чем в средних и мелких, так как оно зависит от положения вены и окружающих тканей. Например, в венах головы и шеи, где кровь движется в силу своей тяжести, средняя оболочка развита меньше, чем в венах конечностей (по которым кровь поднимается). Для многих крупных вен характерны в подэндотелиальном слое продольно расположенные мышечные клетки и хорошо развитые продольные и косые пучки их в наружной оболочке, а также пролиферация сосудов в среднюю оболочку.

В дистальном направлении вены постепенно теряют среднюю оболочку, а затем — и наружную. Самыми мелкими венами, в которые сливается кровь из крупных капилляров, являются *венулы*. Они большего калибра, чем капилляры, и у них более толстая стенка за счет соединительной ткани. Иногда в венулах находятся отдельные мышечные клетки.

О *питании венозной стенки* известно меньше, чем о питании артериальной. Источником его являются также сосуды — ветви артериальных стволов, сопровождающие вены и анастомозирующие между собой. В наружной оболочке располагаются артериальные сети, ветви которых заходят глубже, чем в артериях, и посылают в среднюю оболочку капилляры. В связи с меньшей толщиной меди, наличием

только остатков внутренней эластической мембраны или ее отсутствием и значительной волной механизм питания вены изнутри почти не имеет значения.

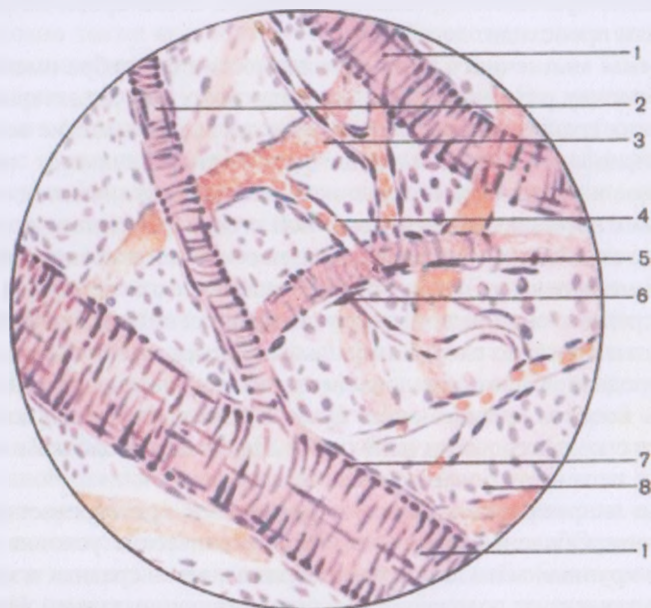


Рисунок 72 – Мелкие кровеносные сосуды. Сосуды мягкой мозговой оболочки головного мозга.

1 – артерия; 2 – артериола; 3 – венула; 4 – кровеносный капилляр;
5 – ядро эндотелиальной клетки; 6 – ядро адвентициальной клетки;
7 – ядро гладкомышечной клетки; 8 – ядра клеток рыхлой волокнистой соединительной ткани.

Клапаны вен – складки интимы в виде карманов. В их формировании участвует эндотелий и подэндотелиальный слой, представляющий собой прочный скелет из косо расположенных и переплетающихся коллагеновых волокон, препятствующих растяжению клапанов. Стенки вены в области клапанов, наоборот, растягиваются, образуя расширение. В основании клапанов может быть некоторое количество гладкой мышечной ткани. Располагаются клапаны в основном в тех венах, в которых кровь поднимается против силы тяжести (например, в венах конечностей), препятствуя обратному току крови. Однако клапаны встречаются и в мелких венах, даже в венулах, главным образом в устьях венозных веточек, впадающих в более крупные стволы.

Очевидно, клапаны играют еще какую-то роль, возможно, выравнивают колебательные движения крови от внешних воздействий, что облегчает работу сердца.

Артерио-венозные анастомозы – микроскопической величины кровеносные сосуды, по которым, минуя капилляры, кровь вливается из артериального русла в венозное, большей частью из артериол в венулы. При помощи сократительных механизмов анастомозы могут полностью замыкать просвет, в результате чего ток крови через них прекращается и направляется в капиллярную сеть. Благодаря этому органы получают кровь в зависимости от потребности, связанной с их работой. Если орган или его часть не функционирует, основная масса крови направляется в вены, чем облегчается работа сердца, так как излишек крови не проталкивается через капилляры. Кроме того, высокое давление артериальной крови передается через анастомозы в венозное русло, способствуя этим лучшему передвижению крови в венах, а венозная кровь, получая примесь артериальной, обогащается кислородом. Участвуя в регуляции местного кровообращения, артерио-венозные анастомозы играют большую компенсаторную роль при различных патологических состояниях органа: расстройствах капиллярного кровообращения, развитии опухолей, гипертонии и др. Артерио-венозные анастомозы имеются во всех органах, но особенно их много там, где они играют роль в терморегуляции (ушная раковина кролика, гребень петуха и др.).

По строению артерио-венозные анастомозы отличаются от артерий и вен наличием под их эндотелием продольно расположенных гладких миоцитов.

В результате сокращения и набухания они утолщаются, полностью замыкая просвет сосуда, чего не может вызвать в такой степени сокращение кольцевых волокон. В местах расположения эпителиоидно-мышечных клеток обычно отсутствует внутренняя эластическая мембрана. В средней оболочке имеется кольцевой слой гладких мышечных клеток, а в наружной оболочке – отдельные продольно расположенные мышечные клетки. Такие анастомозы могут быть простыми, представляющими собой довольно короткие, иногда разветвленные *мостики*, соединяющие артерии в вены (слюнные железы, кишки, почки), или сложными в виде завитых клубочков – *гломусы* с множеством чувствительных нервных окончаний. Их эпителиоидно-мышечные клетки вместе с окончаниями способны выделять действующие на кровеносные сосуды вещества (ацетилхолин).

Регенерация кровеносных сосудов. Кровеносные сосуды обладают хорошей регенерационной способностью. Разрастание их начинается от уже существующих капилляров. Эндотелий дает конические выросты из

плотных тяжей клеток. В дальнейшем в тяжах появляются просветы, служащие продолжением капилляров. Иногда в этом процессе участвуют и связанные с капиллярами соединительной ткани клетки. В дальнейшем формируются мышечная оболочка и адвентиция из окружающей соединительной ткани, и капилляры становятся более крупными сосудами. При регенерации кровеносных сосудов после разрыва их стенки все восстановительные процессы происходят за счет внутренней оболочки. При сращивании поврежденных концов их соединительнотканый рубец получается также из интимы. Регенерационные процессы в этой оболочке осуществляются подэндотелиальным слоем, клетки которого, так же, как и при развитии коллатерального кровообращения, могут превращаться в другие ткани сосудистой стенки.

9.2. СЕРДЦЕ

В стенке сердца различают три оболочки: внутреннюю – *эндокард*, среднюю – *миокард* и наружную – *эпикард*. Эндокард соответствует стенке кровеносных складок серозной оболочки, срастающихся вентрально от сердца между собой и с грудной костью, и находящейся между их листками волокнистой соединительной ткани. В области корней крупных сосудов внутренний листок переходит на поверхность сердца и далее на эпикард, а наружный листок перикарда продолжается на поверхность крупных артерий и вен. Вентрально в области верхушки сердца этот же листок следует на внутреннюю поверхность грудной стенки и образует плевру. В остальных участках поверхности сердца эпикард и перикард не срастаются; между ними находится щель, заполненная: прозрачной соломенно-желтого цвета перикардиальной жидкостью.

У млекопитающих сердце закладывается обычно в виде пары сосудистых трубок между эндотелием и висцеральным листком мезодермы еще тогда, когда зародыш имеет вид трехслойной пластинки. Эти трубки, как и вообще сосуды, развиваются из мезенхимы и представляют будущий эндокард. Покрывающая их мезодерма *миоэпикардиальная пластинка*, утолщаясь, превращается в миокард и эпикард. В дальнейшем, когда формируется тело зародыша и энтодерма принимает форму трубки, две сердечные закладки, располагающиеся под пищеводом и параллельно ему, сливаются в одну. Каудальная расширенная часть этой закладки сердца называется *венозным синусом*, а заостренная краниальная – *артериальным конусом*. Кровь поступает в синус и выходит через конус. Следовательно, эти части сердца соответствуют будущим предсердиям и желудочкам. Потом между ними возникает перегородка, и со-

ответствующая суженная часть полости сердца называется *ушковым каналом*. Впоследствии из-за неравномерного роста закладка сердца изгибается в виде контура буквы S. Артериальный конус оказывается вверху и образует колено, открытое вверх. Изогнутая часть его разрастается в желудочек. Венозный синус сначала располагается внизу, а потом поднимается вверх и охватывает артериальный конус, превращаясь в предсердие. Затем появляются *перегородки*, и двухкамерное сердце становится четырехкамерным. Перегородка развивается как со стороны предсердий, так и со стороны желудочков, но после срастания она известное время остается не сплошной, так как в ней сохраняются отверстия: *овальное* – между предсердиями и второе – между желудочками. Первое не закрывается в течение всей внутриутробной жизни, второе скоро зарастает. Образующиеся перегородки распространяются на артериальный конус и разделяют его на аорту и легочную артерию.

Эндокард (*endocardium*) наибольшей толщины достигает на левой поверхности перегородки между желудочками; тоньше всего он на трабекулах. В его толстых частях различают три слоя – внутренний, средний и наружный, границы между которыми не ясны. *Внутренним слоем эндокарда*, соответствующим интиме артерий, является эндотелий с подэндотелиальной тонковолокнистой тканью, содержащей малодифференцированные клетки. Средним слоем, соответствующим средней оболочке сосудов, служит мышечно-эластическая ткань из гладких мышечных клеток и эластических волокон. *Наружный слой*, соответствующий адвентиции, построен также из соединительной ткани; в отличие от первых двух слоев он содержит кровеносные сосуды, что еще больше сближает его с адвентицией, которая имеет сосуды сосудов. В тонких участках эндокарда подразделение на слои отчетливо не выражено. Сердечные клапаны формируются на складках эндокарда; в их состав входит не только эндотелий, но и описанные выше слои, а соединительная ткань здесь становится значительно плотнее.

Миокард (*myocardium*). Структурно-функциональной единицей сердечной мышечной ткани является клетка – *кардиомиоцит*. По строению и функциям кардиомиоциты делятся на три вида:

- *рабочие кардиомиоциты* составляют основную массу миокарда, они имеют прямоугольную форму и соединяются друг с другом с помощью специальных контактов – вставочных дисков. За счет этого они образуют функциональный синтиций;
- *проводящие, или атипичные, кардиомиоциты* формируют проводящую систему сердца, которая обеспечивает ритмическое координированное сокращение его различных отделов;

- *секреторные кардиомиоциты* располагаются в предсердиях, основной функцией этих клеток является синтез натрийуретического гормона. Он выделяется в кровь тогда, когда в предсердие поступает большое количество крови, то есть при угрозе повышения артериального давления.

Эти клетки являются генетически и структурно мышечными, в функциональном отношении напоминают нервную ткань, так как способны к формированию и быстрому проведению электрических импульсов.

Различают три вида проводящих кардиомиоцитов:

- *Р-клетки (пейсмекерные клетки)* образуют синоаурикулярный узел. Они отличаются от рабочих кардиомиоцитов тем, что способны к спонтанной деполяризации и образованию электрического импульса. Волна деполяризации передается через нексусы типичным кардиомиоцитам предсердия, которые сокращаются. Кроме того, возбуждение передается на промежуточные атипичные кардиомиоциты предсердно-желудочкового узла. Генерация импульсов Р-клетками происходит с частотой 60–80 в 1 мин.;

- *промежуточные (переходные) кардиомиоциты* предсердно-желудочкового узла передают возбуждение на рабочие кардиомиоциты, а также на третий вид атипичных кардиомиоцитов – клетки-волокна Пуркинье. Переходные кардиомиоциты также способны самостоятельно генерировать электрические импульсы, однако их частота ниже, чем частота импульсов, генерируемых пейсмекерными клетками, и составляет 30–40 в мин.;

- *клетки-волокна* – третий тип атипичных кардиомиоцитов, из которых построены пучок Гиса и волокна Пуркинье. Основная функция клеток-волокон – передача возбуждения от промежуточных атипичных кардиомиоцитов рабочим кардиомиоцитам желудочка. Кроме того, эти клетки способны самостоятельно генерировать электрические импульсы с частотой 20 и менее в 1 минуту.

К вышеизложенному необходимо добавить описание всей конструкции проводящей системы сердца. Мышечная ткань предсердий и желудочков анатомически изолирована фиброзными кольцами из плотной соединительной ткани; они служат опорой для клапанов. Однако тщательное препарирование дает возможность обнаружить пучок мышечных волокон, который переходит в желудочки из правого предсердия. Этот *атриовентрикулярный пучок* играет большую роль в регуляции поочередных сокращений предсердий и желудочков. Со всеми своими разветвлениями он образует *проводящую систему сердца*, передающую импульсы с предсердий на желудочки. К ней относятся сле-

дующие структуры перегородки между предсердиями и переходящий в *атриовентрикулярный пучок* (пучок Гиса). Последний продолжается к верхушке сердца, разделяясь на две ножки, идущие по обеим поверхностям перегородки между желудочками. От узлов и ножек, а также от других участков пучка отделяются его ответвления. Вся проводящая система сердца построена из мышечных волокон, которые образуют сеть, как и остальная ткань миокарда. Однако эти волокна отличаются от сердечной мышечной ткани, поэтому называются атипическими. Особенно хорошо изучены атриовентрикулярного пучка — проводящие мышечные волокна. Атипические волокна без ясных границ переходят в основные мышечные волокна миокарда, которые являются *типическими*. У лошади, коровы и овцы проводящие мышечные волокна очень толсты и богаты саркоплазмой, содержащей включения гликогена (его особенно много у лошади). Миофибрилл здесь мало. По этой причине не видно общей поперечной исчерченности волокон (последнюю можно заметить лишь в миофибриллах и их пучках). То же относится и к другим животным с редким пульсом. У собаки, кошки и других животных с частым пульсом эти волокна более тонкие.

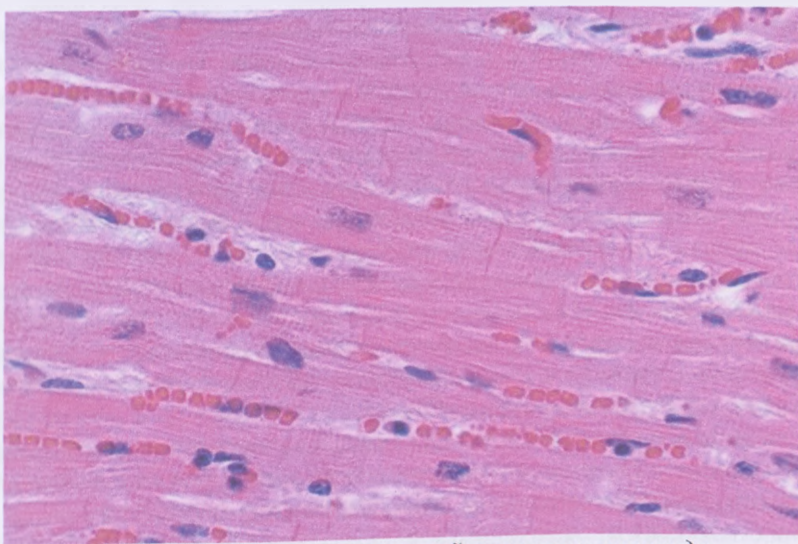


Рисунок 73 – Гистологический препарат миокарда.

Функция проводящей системы сердца, как показывает ее название, заключается в передаче возбуждения, благодаря чему поочередно сокращаются предсердия и желудочки. У зародыша, таким образом, сердце функционирует еще до установления связи его с нервной системой.

Однако в сердце есть своя иннервация, а атриовентрикулярный пучок с атипическими волокнами также снабжен нервами, и значительно обильнее, чем типические мышечные волокна сердца. Хотя этот пучок и регулирует сокращения сердца, он сам, в свою очередь, подчиняется нервной системе. Следовательно, миогенная регуляция как самостоятельная функционирует лишь на ранних стадиях развития зародыша, когда в сердце еще нет своих нервов. В дальнейшем она сохраняется наряду с нервной регуляцией, и от нее зависит лишь поочередность сокращений предсердий и желудочков. Нервная же система регулирует частоту и силу сокращений сердца. Таким образом, миогенная регуляция подчиняется нервной.

Эпикард (*epicardium*) состоит из тонкого слоя соединительной ткани, богатой жиром в местах прохождения венечных кровеносных сосудов. Снаружи он покрыт мезотелием, клетки которого имеют многоугольную форму и фестончатые края.

Перикард (*pericardium*) – складка серозной оболочки; между его листками находится соединительная ткань.

Иннервация сердца осуществляется ветвями симпатического и блуждающего нервов; последние образуют на всех трех оболочках нервные сплетения синтрамуральными ганглиями. В сплетениях есть чувствительные и двигательные нервные волокна. Окончания чувствительных нервов в миокарде можно разделить на две группы; механорецепторы и мышечные рецепторы. Первые в виде сложных нервных аппаратов залегают в соединительнотканых прослойках и оплетают веточки артерий и капилляров. Они воспринимают любые изменения просвета кровеносных сосудов и растяжения соединительной ткани. Вторые оплетают спиралями мышечные клетки и напоминают чувствительные окончания в поперечнополосатой мышечной ткани. Они специализированы для сигнализации о сокращении мышечных волокон. Боли при спазматических сокращениях миокарда объясняются функцией мышечных рецепторов. Окончания мышечных нервов миокарда сходны с таковыми в гладкой мышечной ткани.

Нервные клетки сердечных ганглиев, связанные с миокардом, принадлежат парасимпатической системе, так как на них оканчиваются волокна блуждающего нерва. Нервные волокна сердца происходят от отростков клеток, находящихся в симпатических ганглиях. Эндокард тоже содержит нервное сплетение из миелиновых и безмиелиновых нервных волокон, оканчивающихся на сосудах и гладких мышечных волокнах. Здесь равным образом встречаются чувствительные элементы.

9.3. ЛИМФАТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Самый крупный из лимфатических сосудов – *грудной проток* – впадает в краниальную полую вену. Таким образом, лимфа происходит из крови и в кровь возвращается.

Лимфатические капилляры служат для удаления из тканей продуктов обмена веществ. Они шире кровеносных капилляров и начинаются слепо в виде выростов или сетей. Их стенка построена из одного эндотелия, для клеток которого у животных характерны фестончатые края. Перicyтов нет; отсутствует также базальная мембрана, но имеются ретикулярные волокна, охватывающие капилляр и связанные с его эндотелием. Поперечный разрез лимфатического капилляра не круглый, а плоский и напоминает узкую щель.

В лимфатических сосудах много клапанов, позволяющих лимфе продвигаться лишь в одном направлении – к центру. Это продвижение осуществляется по тем же причинам, что и в венах. Однако при затрудненном оттоке лимфы внутри сосудов может повышаться давление, вызывающее их расширение, в результате чего края клапанов не смыкаются. Это может вызвать обратный ток лимфы, что очень важно иметь в виду при туберкулезе, злокачественных опухолях и некоторых других заболеваниях.

В местах прикрепления клапанов лимфатические сосуды при наполнении лимфой расширяются и по форме напоминают четки.

Мелкие лимфатические сосуды уже, чем лимфатические капилляры. Это эндотелиальные трубки, окруженные тонкой оболочкой, иногда бесструктурной, иногда соединительнотканной, в которой по мере увеличения калибра могут встречаться гладкие миоциты.

В крупных лимфатических сосудах хорошо выражены все три оболочки. Интима их состоит из эндотелия и слоя подэндотелиальной ткани. Внутренняя эластическая мембрана отсутствует. Средняя оболочка построена из гладких мышечных клеток, проходящих в разных направлениях, эластических и коллагеновых волокон. Наружная оболочка содержит соединительнотканые пучки и незначительное количество продольных гладких мышечных клеток.

Лимфатических сосудов нет в тех органах, где отсутствует волокнистая соединительная ткань, – в эпителиях и крупных железах с чисто эпителиальной паренхимой (печень), в центральной нервной системе, в некоторых иммунных органах (селезенка, костный мозг), пупочном канатике, хрящевой ткани, роговице и хрусталике.

ГЛАВА 10. СИСТЕМА ГЕМОЦИТОПОЭЗА И ИММУННОЙ ЗАЩИТЫ

10.1. КРАСНЫЙ КОСТНЫЙ МОЗГ

Костный мозг – орган мезенхимального происхождения, представленный миелоидной тканью, состоящей из трехмерной сети клеток ретикулярной ткани, ретикулярных и коллагеновых волокон, гематопоэтических клеточных элементов на различных стадиях развития, а также разветвленной сети капилляров.

Красный костный мозг – центральный орган гемопоэза. В нем находится основная часть стволовых кроветворных клеток и происходит развитие клеток миелоидного и лимфоидного рядов, осуществляется антиген независимая дифференцировка В-лимфоцитов.

В эмбриогенезе у лошади костный мозг появляется впервые на 2–3-м месяцах в плоских костях и позвонках, на 4-м месяце – в трубчатых костях конечностей.

Различают красный костный мозг и желтый костный мозг. Красный костный мозг находится в эпифизах трубчатых костей, в губчатом веществе плоских костей, в лопатках, грудиने, позвонках и костях черепа.

Масса костного мозга у крупных домашних животных составляет от 1,6 до 3,7 кг, что составляет 3–6% от живой массы тела. Он имеет темно-красный цвет. Консистенция его полужидкая. Это позволяет делать из него тонкие мазки, изучение которых имеет большое диагностическое значение в клинической ветеринарии.

Строма красного костного мозга образована костными перекладинами, идущими от эндооста. Между ними располагается ретикулярная ткань, которая состоит из трехмерной сети гетероморфных ретикулярных клеток.

В петлях ретикулярной ткани красного костного мозга расположено множество кроветворных клеток, в том числе стволовых кроветворных, клеток-предшественников миело- и лимфопоэза, клеток гранулоцитарного, эритроцитарного, лимфоцитарного, моноцитарного и тромбоцитарного рядов на различных стадиях дифференцировки.

Паренхима (функциональная часть органа) костного мозга называется миелоидной тканью. Она состоит из: 1) ретикулярной ткани, составляющей основы костного мозга; 2) размножающихся клеток крови, которые залегают группами или островками.

Желтый костный мозг расположен в диафизах трубчатых костей. Он представлен преимущественно жировой тканью. В жировых клетках

содержится пигмент липохром, имеющий желтый цвет. Желтый костный мозг рассматривается, как кроветворный резерв, и в случае больших кровопотерь он начинает функционировать как кроветворный орган. Желтый и красный костный мозг – это два функциональных состояния одного кроветворного органа.

10.2. ТИМУС

Тимус, или вилочковая железа – центральный орган иммунной системы, который у большинства млекопитающих лежит по бокам трахеи в области шеи и в краниальном отделе грудной полости, по цвету и консистенции напоминает слюнные железы и лимфатические узлы. После рождения животного рост тимуса продолжается; наибольшей величины он достигает к периоду полового созревания, после чего подвергается возрастной инволюции (т.е. паренхима замещается жировой и соединительной тканью) у лошади в возрасте 2-2,5 лет, у крупного рогатого скота – 4-5 лет, у овцы и козы – 2 лет, у свиньи и собаки на втором году жизни.

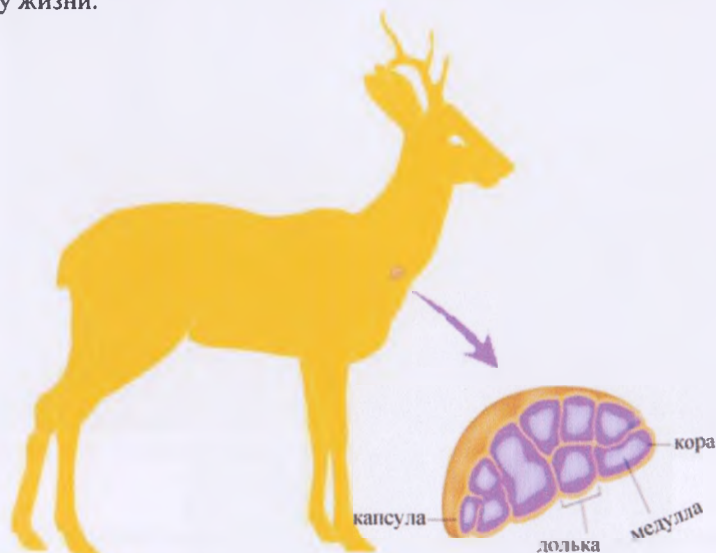


Рисунок 74 – Схема расположения и анатомии тимуса у европейской косули.

Развивается тимус из энтодермы задних стенок третьего и четвертого глоточных карманов, образующих выросты (у свиньи из эктодермы третьего жаберного кармана). В окружающей их мезенхиме очень рано

начинают дифференцироваться лимфоциты. В дальнейшем вырасты двух карманов с каждой стороны срастаются в один продольный тяж; на нем появляются утолщения в виде ветвей (будущие дольки). В промежутки между ними врастает соединительная ткань. Одновременно лимфоциты проникают в щели между эпителиальными клетками, последние раздвигаются, их десмосомы вытягиваются в отростки, вследствие чего клетки принимают звездчатую форму (ретикулоэпителиоциты).



Рисунок 75 – Схема гистологии тимуса млекопитающего.

1 – капсула, 2 – корковая зона, 3 – мозговая зона, 4 – сосуды, 5 – тельца Гассалья, 6 – соединительнотканые прослойки.

По строению тимус – дольчатый орган, покрытый соединительнотканной капсулой. Паренхима долек представлена лимфоэпителиальной тканью, которая состоит из: а) отростчатых ретикулоэпителиоцитов, составляющих основу долек; б) размножающихся Т-лимфоцитов. В дольках тимуса различают периферическую корковую зону (более темную, т.к. в ней располагается большое количество Т-лимфоцитов) и центральную мозговую зону (более светлую, с меньшим количеством лимфоцитов). У продуктивных животных довольно часто дольки отделяются одна от другой не полностью и остаются соединенными. В корковой зоне происходит размножение, антигеннезависимая дифференцировка и селекция Т-лимфоцитов, которые обучаются своей «профессии» и трансформируются в Т-киллеры, Т-хелперы и др.

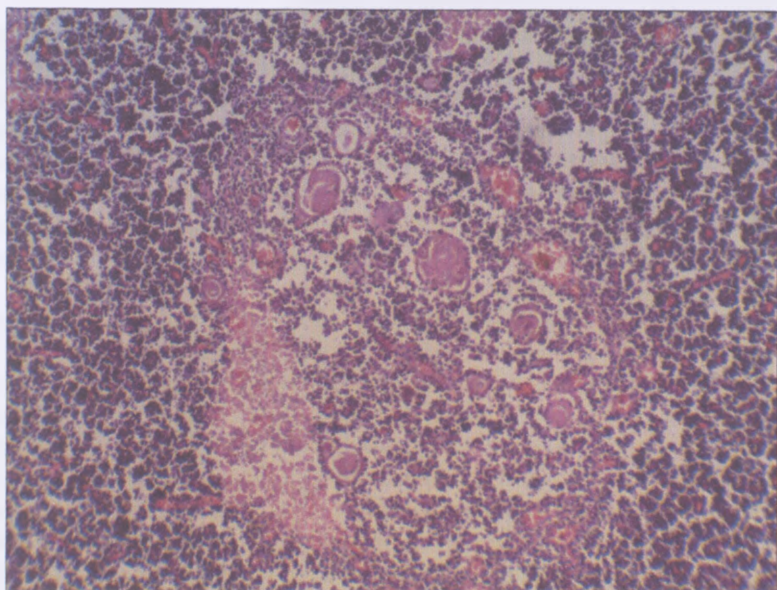


Рисунок 76 – Гистологическое строение тимуса енотовидной собаки. Множество телец Гассалья.

Мозговая зона долек представлена густой сетью крупных ретикулоэпителиоцитов, небольшим количеством Т-лимфоцитов, а также большим количеством макрофагов. Внутри зоны обнаруживаются *тельца Гассалья*, или *тимусные тельца* – представляющие собой концентрически наложенные друг на друга эпителиоциты. Тельца Гассалья дифференцируются из медуллярных эпителиальных клеток тимуса после того, как они теряют экспрессию аутоиммунного регулятора

(AIRE). Их функция до конца не известна, однако доказано, что в них выявляется активная экспрессия некоторых пептидных гормонов. Размеры телец Гассалья (от 20 до более 100 мкм) и их численность увеличивается с возрастом и при стрессах. Однако у некоторых видов домашних животных тимусные тельца – очень динамические сферические и яйцевидные образования, которых у новорожденных очень мало. У большинства мышевидных грызунов тельца Гассалья отсутствуют.

Известно, что тельца Гассалья являются мощным источником цитокиновой TSLP. Тимусный стромальный лимфопоэтин (TSLP) представляет собой белок, принадлежащий к семейству цитокинов, и играет важную роль в созревании популяций Т-клеток посредством активации антигенпрезентирующих клеток.

Тельца Гассалья названы в честь Артура Хилла Гассалья, который открыл их в 1846 году.

Внешние и внутренние факторы (острые или хронические заболевания, интоксикации, облучение, стресс, беременность) вызывают обратимые и не обратимые изменения тимуса, так называемую акцидентальную его эволюцию. В этих случаях из коркового вещества выселяются лимфоциты, уменьшается количество мозгового вещества, происходят значительные колебания количества тимусных телец и изменение клеток паренхимы.

Орган очень богат сосудистыми нервами; помимо них, есть еще нервные волокна, заканчивающиеся в его паренхиме.

В настоящее время функции тимуса связывают с явлениями иммунитета. Однако для него характерна и эндокринная функция. **Гормоны тимуса:** 1) *тимулин* – главный гормон в тимусе, регулирует состав Т-лимфоцитов, играет важную роль в посттимусном «дозревании» Т-лимфоцитов и поддержании их функциональной активности; 2) *тимозин* и *протимозин* – регулируют изготовление хроматина и размножение (митоз) лимфоцитов; 3) *тимопоэтин* – влияют на нервно-мышечную проводимость и дифференцировку Т-лимфоцитов; 4) *цитокины* – группа регуляторных молекул, в отличие от тимических гормонов – дальнедействующих агентов, они короткодистантного действия, участвуют в дифференцировке и пролиферации лимфоцитов. Общая роль гормонов тимуса заключается в способности препятствовать иммунодефицитным состояниям и регулировать иммунные процессы, особенно при иммунопатологии. Максимальный уровень выработки гормонов тимуса в раннем возрасте – до начала полового созревания, но в старости гормоны присутствуют, однако в небольшой концентрации.



Историческая справка.

Артур Хилл Гассаль (13 декабря 1817 года, Теддингтон – 9 апреля 1894 года, Сан-Ремо), британский врач, эпидемиолог, химик, который прежде всего известен своими работами в области общественного здравоохранения и безопасности пищевых продуктов.

Гассаль родился в Мидлсексе, как младший сын из пяти детей в доме хирурга Томаса Гассалья (1771–1844). Он провел свои школьные годы в Ричмонде и поступил в медицинский университет в 1834 году. В 1846 году он опубликовал

двухтомное исследование «Микроскопическая анатомия человеческого тела в области здравоохранения и болезней» (первый учебник английского языка по этому вопросу).

Стал знаменитым ученым, когда привлек внимание Королевы Англии и общественности своей книгой 1850 года «Микроскопическое исследование воды, поставляемой жителям Лондона и пригородных районов».

10.3. БУРСА ФАБРИЦИУСА

Историческая справка. Бурса присутствует в клоаке птиц и названа в честь итальянского ученого в области анатомии и хирургии Перонима Фабрициуса (20 мая 1533 – 21 мая 1619), который описал ее в 1621 году в рукописи «De Formatione Ovi et Pulli» (вышедшая после его смерти). В 1594 году Фабрициус произвел революцию в преподавании анатомии, когда спроектировал первый постоянный театр для публичных анатомических вскрытий.

Бурса Фабрициуса, или клоакальная сумка птиц – это центральный орган системы крове- и лимфопоэза птиц, который функционирует, по отношению к В-лимфоцитам, аналогично костному мозгу млекопитающих и ответственен за развитие гуморального иммунитета. У большинства видов домашних птиц она представляет собой небольшое выпячивание стенки клоаки в сторону позвоночника; строение ее подобно толстой кишке. Слизистая оболочка образует здесь высокие складки, расположенные в радиальном направлении по отношению ко входу в сумку. Покрыта она многоядным призматическим эпителием, и лишь в глубине между складками эпителий однослойный призматиче-

ский или кубический. В складках находятся подэпителиальные лимфоидные фолликулы.

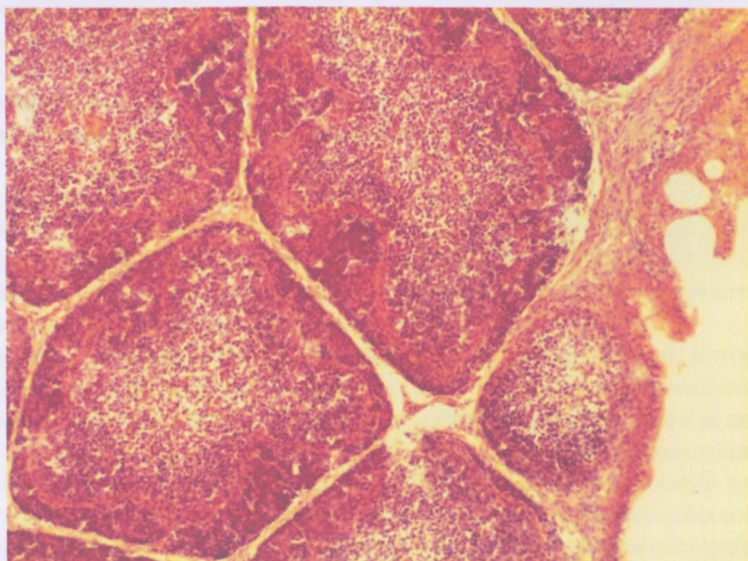


Рисунок 77 – Гистологическое строение бursы Фабрициуса птиц.

Фолликулы бursы образованы лимфоидными и ретикулярными клетками, которые образуют:

- корковое вещество (по периферии) – это плотное скопление малых лимфоцитов, занесенных с током крови из костного мозга; макрофагов и ретикулярных клеток;

- мозговое вещество (в центре) - более светлое, т.к. плотность лимфоцитов здесь значительно меньше и они расположены более рыхло, а также имеют большие размеры. Так же здесь присутствуют плазматические клетки, макрофаги, гранулоциты, многоотростчатые дендритные и ретикулярные клетки.

Бурса Фабрициуса, как и тимус, подвергается возрастной инволюции.

10.4. СЕЛЕЗЕНКА

Селезенка у домашних животных – это кроветворный орган (образование лимфоцитов), который также осуществляет иммунные реакции (фагоцитоз бактерий), гемолитическую (при участии лизолецитина разрушает старые эритроциты, а также в селезенке разрушаются старею-

шие и поврежденные тромбоциты) и эндокринную (синтез эритропоэтина, стимулирующего эритропоэз) функции, депонирование крови и тромбоцитов. У большинства животных селезенка регулирует обмен углеводов, железа, стимулирует синтез белков, факторов свертывания крови.

В зависимости от того, какая функция выражена больше (соотношение белой и красной пульпы может быть различным), в связи с этим выделяют два типа селезенок:

- *иммунный тип* характеризуется выраженным развитием белой пульпы;
- *депонирующий тип*, при котором значительно преобладает красная пульпа.

Селезенки депонирующего типа свойственны лошади, хищным, жвачным, свинье, а иммунного типа – человеку, кролику и мышевидным грызунам.

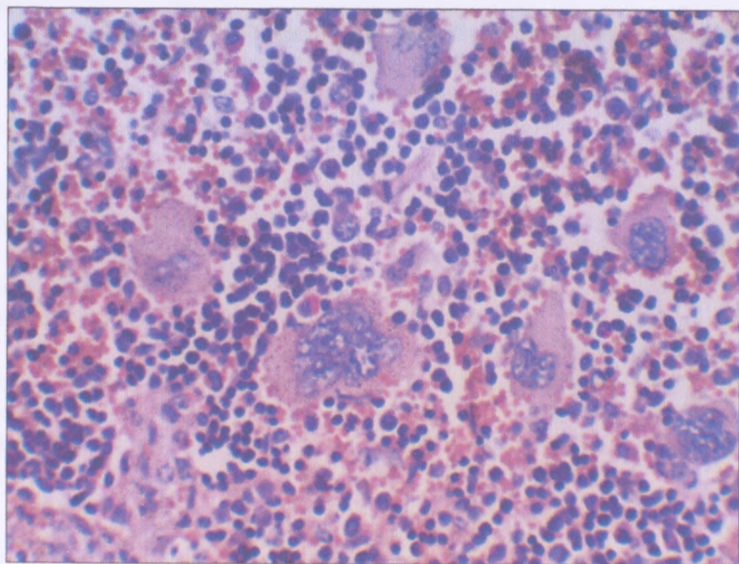


Рисунок 78 – Мегакарициты селезенки белогрудого ежа.

В 2019 году Федотовым Д.Н. впервые установлено, что для белогрудого ежа (обитающего на территории Республики Беларусь) характерен в норме экстрамедуллярный гемопоэз (возникает из красной пульпы селезенки). У ежей вся красная пульпа селезенки пронизана крупными мегакариоцитами. До недавнего времени экстрамедуллярный гемопоэз в селезенке был установлен в норме трех видов диких животных – у иг-

рунковой мартышки, многозубовой белозубки (семейства землеройковых) и тенрека (щетиновые ежи). Экстрamedулярный гемопоэз может включать увеличение количества предшественников эритроида, предшественников миелоидов, мегакариоцитов.

В 2009 году коллектив европейских ученых (Swirski F.K., Nahrendorf M., Etzrodt M. и другие) провели исследование на мышах, которое показало, что красная пульпа селезенки образует резервуар для более половины моноцитов организма. Эти моноциты при перемещении в поврежденную ткань превращаются в дендритные клетки и макрофаги, способствуя заживлению тканей.

Эндокринная функция селезенки – синтез эритропоэтина, стимулирующего эритропоэз. Кроме того, в селезенке вырабатываются вещества *тафтсин* и *спленин*. Тафтсин – пептид, стимулирующий активность фагоцитов. При удалении селезенки содержание тафтсина резко падает, что ведет к снижению резистентности организма к инфекциям. Спленин является аналогом тимопоэтина. Он стимулирует бласттрансформацию и дифференцировку Т-лимфоцитов.

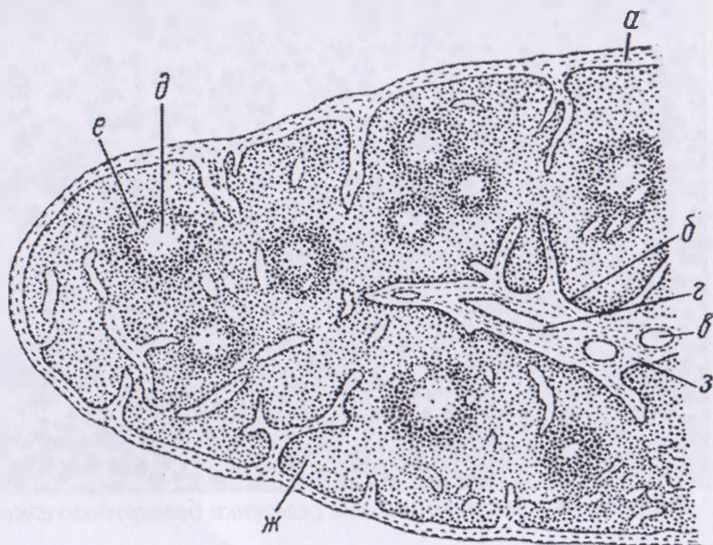


Рисунок 79 – Селезёнка кошки:

а – капсула; б – трабекулы; в – артерия; г – вена; д – лимфоидный фолликул селезёнки; е – центральная артерия; ж – красная пульпа; з – сосудистое влагалище.

Микроскопическая структура селезенки. Капсула селезенки в отличие от капсулы лимфатического узла более плотная, построена из соединительной и гладкой мышечной тканей и покрыта серозной оболочкой. От нее внутрь органа отходят трабекулы, также богатые гладкой мышечной тканью. Они разветвляются и соединяются одна с другой, формируя губчатый остов селезенки. Вместе с ними внутрь органа проникают и кровеносные сосуды. У жвачных и свиньи гладкие мышечные клетки из трабекул переходят в пульпу. Особенно много таких волокон у козы. Между трабекулами селезенки лежит паренхима, или пульпа (белая и красная).

Белая пульпа – это совокупность лимфоидных узелков (фолликулов), лежащих вокруг центральных артерий (которые большей частью лежат эксцентрично). Лимфоидные фолликулы селезенки отличаются по строению от фолликулов лимфатического узла, так как содержат и Т-зоны, и В-зоны. Каждый фолликул имеет 4 зоны:

- реактивный центр (центр размножения);
- мантийная зона – корона из малых В-лимфоцитов памяти;
- маргинальная зона (лимфоциты, макрофаги, ретикулоциты);
- периартериальная зона, или периартериальная лимфоидная

муфта – зона вокруг центральных артерий.

Т-лимфоциты, составляющие 60% всех лимфоцитов белой пульпы, лежат вокруг центральной артерии в 4-й зоне, поэтому эта зона является Т-зоной селезенки.

Следует отметить, что число и размеры лимфоидных фолликулов зависит от типа селезенки, а, следовательно, от вида животных, а также от возраста и иммунного состояния организма.

Красная пульпа селезенки состоит из пульпарных сосудов, пульпарных тяжей и нефилтрующих зон. Пульпарные тяжи в своей основе содержат ретикулярную ткань. Между ретикулярными клетками находятся эритроциты, зернистые и незернистые лейкоциты, плазмоциты на разных стадиях созревания.

Функциями пульпарных тяжей являются:

- распад и уничтожение старых эритроцитов;
- созревание плазмоцитов;
- осуществление обменных процессов.

Синусы красной пульпы – это часть кровеносной системы селезенки. Они составляют большую часть красной пульпы. Относятся к венозной системе. Кровь из синусов может поступать сразу в ретикулярную основу селезенки. Функции синусов – транспорт крови, обмен кровью между сосудистой системой и стромой, депонирование крови.

**Морфологическая характеристика эндотелиальных клеток селезеночной
артерии и селезеночной вены**

Вид животного	Размер клеток	Форма клеток	Характер границ	Форма ядра	Диплазматическая дифференциация цитоплазмы
1	2	3	4	5	6
Артерии					
Лошадь	Длина 20-30 мкм ширина 10-15 мкм	Вытянутые, ориентированные вдоль оси сосуда	Почти прямые или слегка извилистые	Овальные и палочковидные	Хорошо выражена
Крупный рогатый скот	Длина 20-25 мкм ширина 12 – 14 мкм	Вытянутые, ориентированные вдоль оси сосуда	Волнистые	Овальные	Умеренная
Овца	Длина 15 – 20 мкм ширина 10-12 мкм	Вытянутые, ориентированные вдоль оси сосуда	Мелкозубчатые	Овальные и грушевидные	У большинства клеток не выражена
Свинья	Длина 8-10 мкм ширина 4-6 мкм	Вытянутые, ориентированные вдоль оси сосуда	Почти прямые или слегка извилистые	Овальные	Умеренная

184

1	2	3	4	5	6
Вены					
Лошадь	Длина 30-40 мкм ширина 20-30 мкм	Удлиненные, колбовидные с неправильными очертаниями	Извилистые	Овальные и округлые	Умеренная
Крупный рогатый скот	Длина 25-30 мкм ширина 15-20 мкм	Полигональные, вытянутые, с длинными выростами, ромбовидные	Извилистые	Овальные и округлые	Хорошо выражена
Овца	Длина 20-28 мкм ширина 10-15 мкм	Удлиненные, полигональные, нередко образуют «розетки»	Мелкозубчатые	Овальные и округлые	Слабо выражена
Свинья	Длина 10-15 мкм ширина 7-8 мкм	Умеренно вытянутые, полигональные	Извилистые	Овальные и округлые	Умеренная

185

По наличию венозных синусов селезенка подразделяется на два типа: синусный (жвачные, кролики, собаки) и безсинусный (свиньи).

10.5. ЛИМФАТИЧЕСКИЕ УЗЛЫ

Лимфатические узлы закладываются во второй половине эмбриональной жизни в виде уплотнений мезенхимы, опутанных сетью лимфатических сосудов. В дальнейшем эти сосуды на периферии зачатка узла сливаются в краевой синус, а стенки их вместе с окружающей мезенхимой образуют капсулу. От места, где в зачаток вступают кровеносные сосуды, краевой синус отдает множество выростов в виде анастомозирующих лимфатических сосудов, представляющих зачаток центрального синуса узла. Они разделяют ретикулярную ткань на мягкотные тяжи, а потом, когда центральный синус сливается с краевым, отделяют лимфатические узелки. Реактивные центры появляются в узлах еще позже.

К старости лимфоидная ткань частично перерождается, исчезают центры размножения и разрастаются соединительнотканые перегородки.

У взрослых животных лимфатические узлы в разных местах тела неодинаковой величины и формы, приближающиеся к бобовидной. На выпуклой стороне в узле впадают приносящие лимфатические сосуды. Вогнутая его сторона называется воротами – в нее входит артерия, а выходит вена и выносящий лимфатический сосуд. У свиньи приносящий лимфатический сосуд впадает в ворота, а выносящие выходят с выпуклой стороны. С поверхности лимфатический узел покрыт плотной соединительнотканной капсулой, от которой внутрь узла отходят перекладины – трабекулы. Приближаясь к центру, они могут разветвляться, соединяться одна с другой и формировать сеть. Капсула и трабекулы содержат гладкие мышечные клетки. Их особенно много у крупных жвачных.

Между трабекулами находится ретикулярная ткань, заполненная лимфоцитами; в ней хорошо заметны участки с большими (на периферии узла) или меньшими (центральные части) их скоплениями.

На срезе лимфоузла различают зоны:

- корковую (снаружи);
- паракортикальную (промежуточная);
- мозговую (в центре).

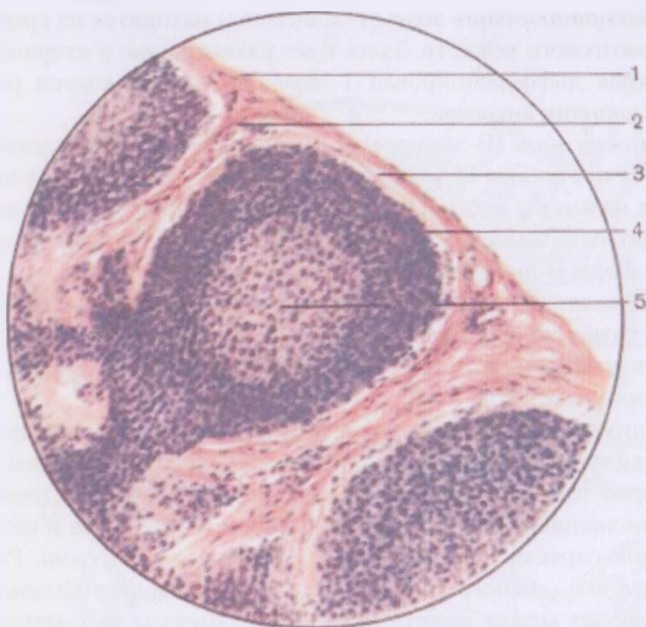


Рисунок 80 – Коровье вещество лимфатического узла.

1 – капсула лимфатического узла; 2 – трабекула лимфатического узла;
3 – краевой синус; 4 – лимфоидный узелок (фолликул) лимфатического узла; 5 – реактивный центр.

Корковая зона (В-зависимая зона) – это зона размножения и вторичной антигензависимой дифференцировки В-лимфоцитов. В этой зоне В-лимфоциты расположены компактно в виде лимфоидных узелков. Первичные узелки неактивные, т.к. состоят из покоящихся В-лимфоцитов. При попадании в организм антигена происходит бластотрансформация В-лимфоцитов и формируются вторичные лимфоидные узелки.

Строение вторичного лимфоидного узелка: 1) светлый (реактивный) центр, в котором находятся бластные (незрелые) формы В-лимфоцитов (у крупных жвачных реактивные центры особенно большие); 2) темная зона лимфоидного узелка расположена снаружи – это скопление зрелых В-лимфоцитов с плотными, окрашенными в темный цвет ядрами, и узким ободком цитоплазмы.

В связи с тем, что у свиньи лимфа приносится не к выпуклой стороне узла, а в воротах, эти лимфоидные узелки находятся не в корковом веществе, а вблизи ворот, то есть в глубине узла.

Паракортикальная зона (Т-зависимая) находится на границе коркового и мозгового веществ. Здесь идет размножение и вторичная антигензависимая дифференцировка Т-лимфоцитов, т.е. клетки размножаются при наличии антигена.

Мозговая зона (В-зависимая). В нее из лимфоидных узелков корковой зоны поступают В-лимфоциты и располагаются диффузно в виде тяжей. Их называют мозговыми тяжами или мягкотными шнурами. Здесь происходит окончательное созревание поступающих из корковой зоны бластных форм В-лимфоцитов в:

- плазмocyты – вырабатывают антитела, которые позже с лимфой и кровью разносятся по организму;
- В-клетки памяти, которые реагируют на повторное попадание антигена в организм.

От лимфоидных узелков скопления лимфоцитов направляются к центру в виде неправильной формы тяжей – *мягкотных тяжей*, положение которых соответствует движению лимфы. Участки лимфоидной ткани, заполненные небольшим количеством лимфоцитов и поэтому более светлой окраски, называют *лимфатическими синусами*. Различают *краевые синусы* – непосредственно под капсулой и *центральные синусы* – в центре узла между мягкотными тяжами. Синусы рассматривают как продолжение сильно расширенной полости лимфатических сосудов, поэтому течение лимфы в ней замедленное. Особенно широкие синусы у крупного рогатого скота, а узкие – у свиней.

Кровеносные сосуды проникают в лимфатический узел через ворота, следуют по трабекулам и попадают в ткань мягкотных тяжей и лимфоидных узелков. В лимфатических синусах кровеносных сосудов нет. В лимфоидных узелках венозные отделы капилляров имеют щели между клетками эндотелия, через которые форменные элементы крови могут выходить за пределы кровяного русла. Из-за наличия мышечных элементов лимфатические узлы в некоторой степени выполняют депонирующую функцию, при их сокращении, участвуют в продвижении лимфы. Такая структура лимфатических узлов определяется их функцией. Фильтрация лимфы осуществляется в узлах в результате замедленного ее продвижения в петлях ретикулярной ткани, как через губку. Кроме того, лимфоциты, а равным образом и клетки ретикулярной ткани и эндотелия, в первую очередь клетки синусов (береговые), выстилающих внутреннюю поверхность капсул и трабекул, способны адсорбировать твердые частички и выделять защитные вещества.

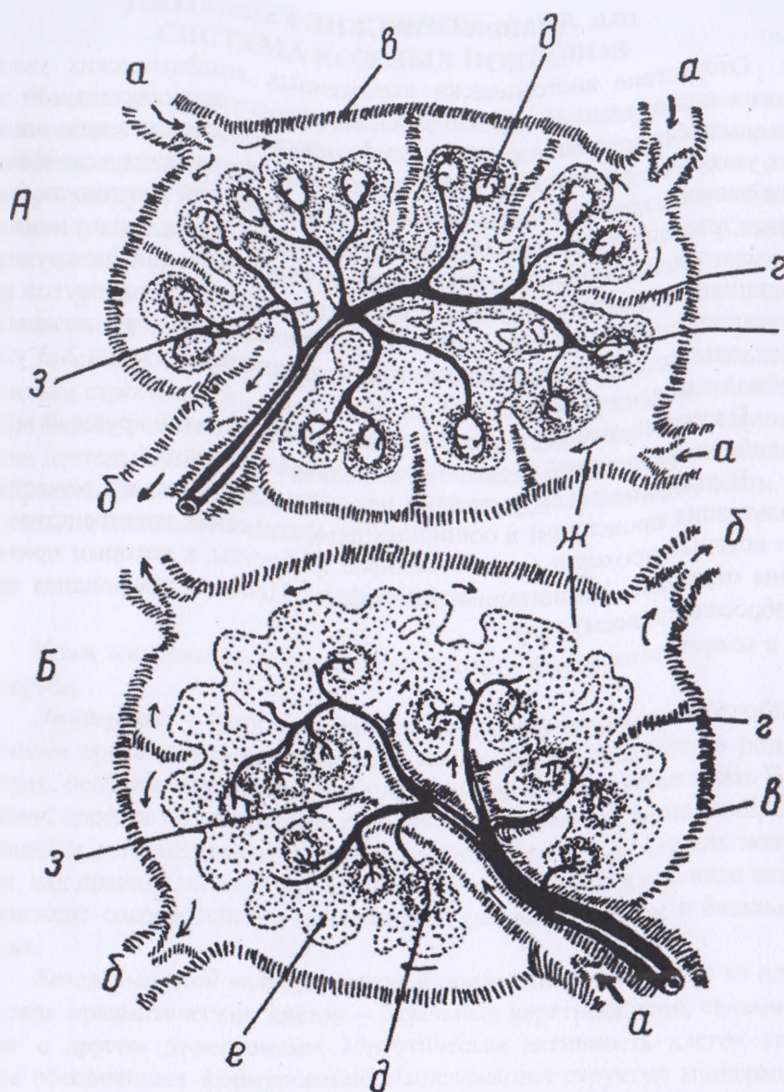


Рисунок 81 – Схема строения лимфатического узла.

А – собаки; Б – свиньи;

а – приносящие лимфатические сосуды; б – выносящий лимфатический сосуд; в – капсула; г – трабекулы; д – лимфатические узелки; е – мякотные тяжи; ж – краевой синус; з – центральный синус.

10.6. ЛИМФАТИЧЕСКИЕ УЗЛЫ ПТИЦ

Отсутствие анатомически выраженных лимфатических узлов у многих видов птиц компенсируется широким распространением лимфоидных образований в стенках лимфатических сосудов в виде одиночных узелков и скоплений. Особенно много их встречается в лимфатических сосудах крыла (голуби, вороны, совы) и тазовой конечности (куропатки, тетерева). Только у уток, гусей и лебедей так же, как и у млекопитающих, имеются обособленные лимфатические узлы (шейно-грудные и поясничные), покрытые снаружи соединительнотканной капсулой и содержащие лимфоидные элементы. У водоплавающих птиц лимфатические узлы продолговатой формы и малочисленны (по 1 или 2–3 узла в шейной и поясничной области).

В каждый лимфоузел кряквы впадает только один крупный приносящий лимфатический сосуд и выходит один выносящий.

В лимфатическом узле птиц нет коры или мозгового вещества, и фильтрация происходит в обширных лимфатических пространствах, через которые проходят многочисленные трабекулы, к которым прикреплены округлые фагоцитарные макрофаги. Плотная лимфоидная ткань разбросана по всему узлу.

ГЛАВА 11. СИСТЕМА КОЖНЫХ ПОКРОВОВ

Кожа выполняет разнообразные функции. Как пограничная ткань, она защищает организм от механических, тепловых и других раздражителей, благодаря богатой васкуляризации представляет депо крови и поэтому регулирует теплоотдачу, играет большую роль в водном обмене, дыхании и выделении. Будучи одним из органов чувств, кожа у домашних животных участвует в осуществлении связи организма и окружающей его среды; при помощи разнообразных чувствительных окончаний она выполняет функцию осязания.

Такое многообразие функций кожи определяется не только ее сложным строением, но также говорит о значении ее здорового состояния и вместе с этим о значении ухода за кожей как средства стимулирования деятельности всего организма. В некоторых частях организма кожа превращается в особые органы – ее производные (волосы, когти, рога, копыта, молочная железа и др.).

11.1. КОЖА

Кожа животных состоит из трех слоев – эпидермиса, дермы и гиподермы.

Эпидермис – наружная часть кожи, представлен многослойным плоским ороговевающим эпителием неодинаковой толщины в разных местах; особенно значителен его пласт в безволосых местах кожи. Эпидермис состоит из пяти слоев: базальный, шиповатый, зернистый, блестящий и роговой (самый наружный). Эпидермис у домашних животных, как правило, пигментирован по всей поверхности или в виде пятен, и пигмент сосредоточен в шиповатом и главным образом в базальном слоях.

Базальный слой является основой эпидермиса и построен из одного ряда призматических клеток – базальных кератиноцитов, связанных друг с другом десмосомами. Митотическая активность клеток этого слоя обеспечивает формирование вышележащих структур эпидермиса. Среди клеток базального слоя располагаются меланоциты – дендритические клетки, которые синтезируют пигмент меланин. Отростки меланоцитов распространяются между кератиноцитами. Меланин накапливается в базальных кератиноцитах над апикальной частью ядра, образуя защитный экран от ультрафиолетового и радиоактивного излучения. Различают два основных класса меланинов: эумеланины – придающие коже и волосам коричневый и черный цвет; феомеланины – обусловли-

вающие цвет волос от желтого до красно-коричневого. Уменьшение с возрастом у домашних животных количества и активности фолликулярных меланоцитов приводит к прогрессирующему поседению волос.

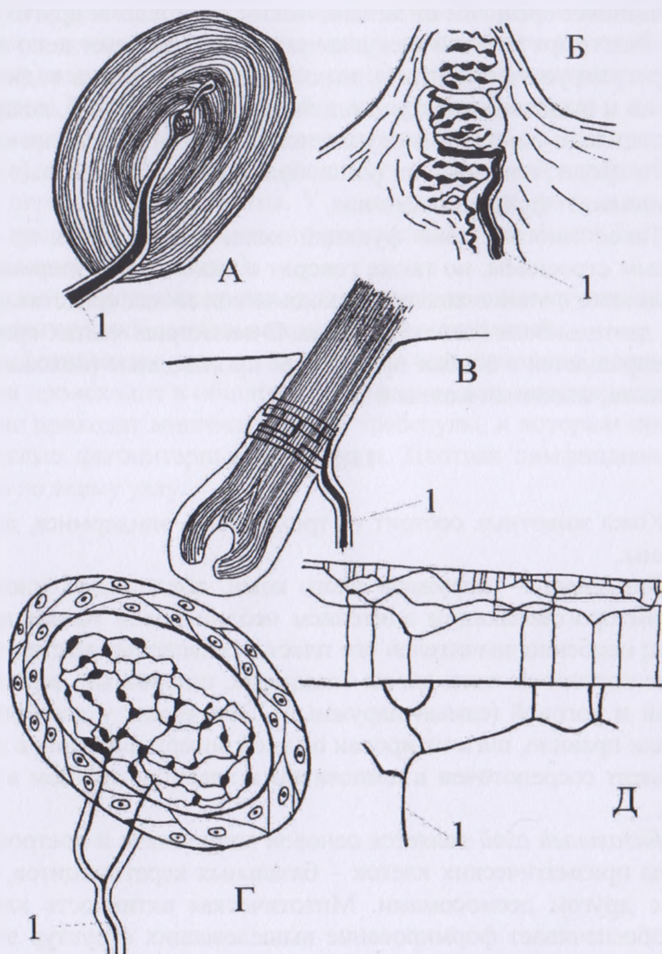


Рисунок 82 – Схематическое изображение рецепторов кожи.
 А – тельце Фатера-Пачини, Б – мейснерово тельце, В – нервное сплетение вокруг волосяной луковицы, Г – колба Краузе, Д – свободное нервное окончание: 1 – нерв.

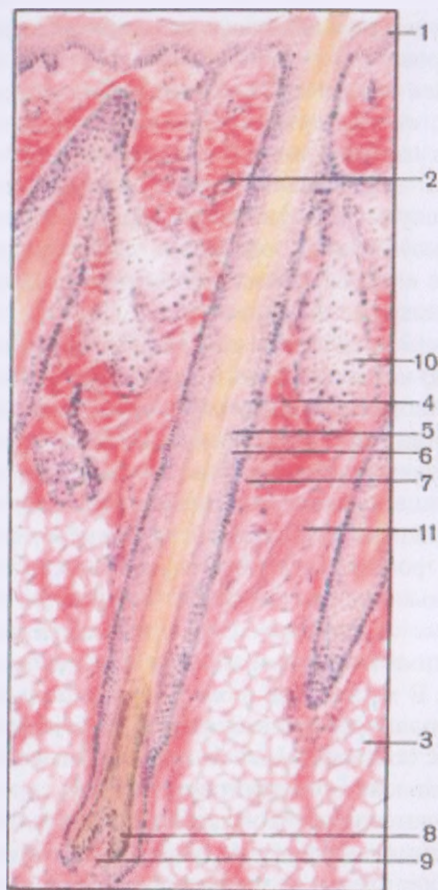


Рисунок 83 — Кожа с волосом.

1 — эпидермис; 2 — собственно кожа; 3 — подкожная клетчатка; 4 — корень волоса; 5 — внутреннее корневое влагалище; 6 — наружное корневое влагалище; 7 — волосяная сумка; 8 — волосяной фолликул; 9 — сосочек волоса; 10 — сальная железа; 11 — мышца, поднимающая волос.

В базальном слое также располагаются отростчатые клетки Лангерганса — внутриэпидермальные макрофаги, выполняющие антигенпредставляющую функцию для Т-хелперов.

Шиповатый слой состоит из клеток многоугольной формы — шиповатых кератиноцитов с множеством коротких отростков в виде шипов, при их помощи они соединяются, образуя десмосомы. В этом слое (иногда и в базальном) встречаются клетки Гринштейна — разновидность

тканевых макрофагов, выполняющих антиген-представляющую функцию для Т-супрессоров.

Зернистый слой охватывает 2–4 ряда клеток, содержащих включения кератогиалина; он окрашивается ядерными красителями, поэтому хорошо выделяется на препаратах. В его клетках много РНК, что говорит о происходящем здесь синтезе белков, очевидно кератогиалина, материалом для чего служат тонофибриллы (правда, происхождение этого вещества неизвестно). Клетки зернистого слоя, будучи еще живыми, участвуют в обмене веществ, однако в их цитоплазме и ядрах уже появляются первые признаки дегенерации.

Блестящий слой представлен полоской, отличающейся оксифильностью и блеском. В ней не видно ни ядер, ни клеточных границ.

Роговой слой образован полностью ороговевшими безъядерными клетками – корнеоцитами, которые складываются в роговые чешуйки или пластины, образовавшиеся в результате полной дегенерации клеток и появления настоящего рогового вещества кератина. Между чешуйками имеются пузырьки воздуха, способствующие сохранению тепла. С поверхности кожи роговые чешуйки слущиваются. Чем быстрее размножаются базальные клетки, тем более усиливается ороговение и тем быстрее происходит слущивание. Эти процессы находятся в прямой связи с механическими влияниями на кожу и на снабжение ее питательными веществами. В местах, где кожа покрыта волосами и эпидермис бывает меньшей толщины, процесс ороговения упрощается; на таких участках эпидермис построен менее сложно и состоит лишь из трех слоев – базального, шиповатого и рогового. После слущивания роговые чешуйки задерживаются между волосами в виде перхоти.

У птиц эпидермис образует на поверхности защитные складочки (щитки). Процесс ороговения здесь происходит без образования кератогиалина, так как зернистый и блестящий слои не выражены. Кожный пигмент образуется не в клетках производящего слоя эпидермиса, а проникает сюда вторично от клеток дермы, имеющих звездчатую форму.

Дерма – соединительнотканная часть кожи – состоит из трех компонентов: волокон, основного вещества и немногочисленных клеток.

Дерма является опорой для волос, когтей, потовых и сальных желез, сосудов и нервов. В дерме выделяют два слоя: сосочковый и сетчатый.

Тонкий верхний сосочковый слой, состоящий из аморфного бесструктурного вещества и тонких соединительнотканых (коллагеновых, эластических и ретикулярных) волокон, образует сосочки, залегающие между эпителиальными гребнями шиповатых клеток. Более *толстый*

сетчатый слой распространяется от основания сосочкового слоя до подкожной жировой клетчатки (гиподермы); строма его состоит главным образом из пучков толстых коллагеновых волокон, расположенных параллельно поверхности кожи. Дерма относительно бедна клетками. В некоторых участках сосочкового слоя расположены гладкие мышечные волокна, преимущественно связанные с волосными луковицами (мышцы, поднимающие волос). В сосочковом слое дермы у домашних млекопитающих располагаются *эрогенные зоны*, пронизанные инкапсулированными нервными окончаниями, состоящие из внутренней колбы и окружающей ее капсулы, выполняют специфические функции. Так, пластинчатые *тельца Фатера-Пачини* и осязательные *тельца Мейснера* — в коже мякишей (у человека — в коже ладоней), стенках ушных раковин, губ, век, половых органов (головка полового члена, половые губы, клитор), в сосках молочных желез. Тельца Фатера-Пачини (открыты в 1835 г.) состоят из отростков измененных клеток реснитчатого эпителия с вторично-чувствующими ресничками, контактирующими с мембраной конца нервного отростка, а сердцевина тельца — из видоизмененных шванновских клеток. В дерме в области клитора, половых губ и головке члена присутствуют также *тельца Догеля* — округлые инкапсулированные чувствительные окончания миелиновых нервных волокон, которые своим расположением создают половые эрогенные зоны (реагируют только на давление).

Сосочковый слой у некоторых домашних животных содержит обилие клеток гистиоцитарного ряда (определяет защитную функцию сосочкового слоя), а находящиеся здесь пигментные клетки вместе с меланоцитами эпидермиса осуществляют пигментацию кожи.

Характер переплетений и толщина сетчатого слоя определяют толщину кожи в целом, зависят от вида животного, возраста, пола, механических условий данной области и играют большую роль в приспособлении кожи к движению тела.

У свиней дерма не подразделяется на слои, поскольку корни щетины пронизывают всю дерму насквозь и погружаются в подкожную клетчатку. Во всех полях зрения выступы эпидермиса внедряются в дерму в косом направлении, их длина составляет от 80 до 300 мкм.

У птиц дерма построена по такому же типу, как и у млекопитающих, но гораздо меньшей толщины.

Гиподерма (подкожная клетчатка) связывает кожу с более глубоко лежащими тканями; в ней откладывается жир, являющийся не только запасом для питания, но одновременно смягчающий толчки и удары. В состав этого слоя входит типичная рыхлая соединительная ткань, превращающаяся в жировую.

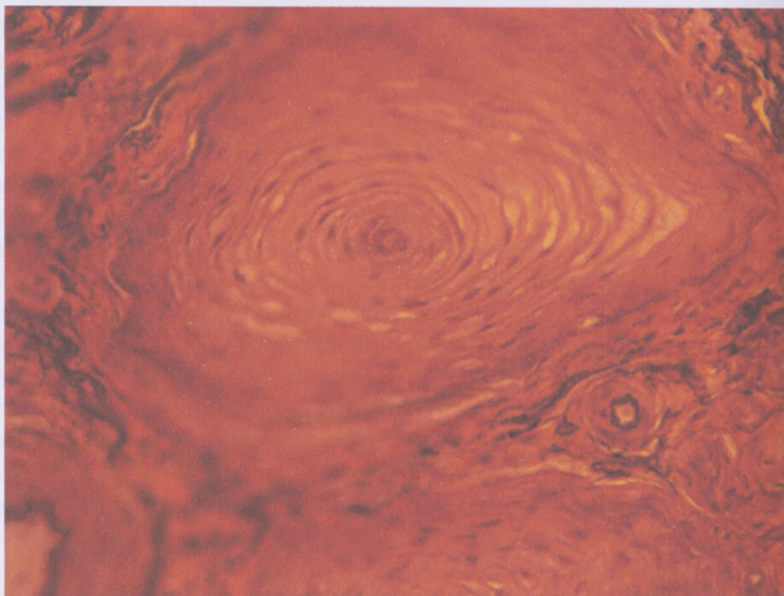
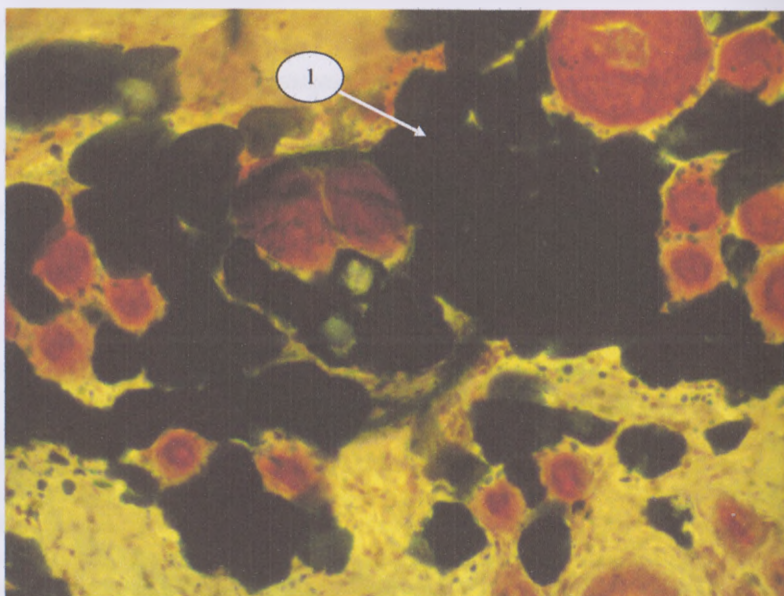


Рисунок 84 – Тельце Фатера-Пачини в коже губ половых самки.



*Рисунок 85 – Строение гиподермы кожи
(окраска суданом черным В) 1 – адипоциты.*

Там, где кожа малоподвижна, подкожный слой пронизан туго натянутыми соединительнотканными пучками, прикрепляющими ее к фасциям и надкостнице; где кожа более подвижна, но мало жировых отложений, подкожный слой образован из соединительнотканых пластинок. В большинстве участков этого слоя есть жировая ткань в виде жировых долек, форма и расположение их определяются ходом кровеносных сосудов, положением соединительнотканых пластинок, окружающих эти дольки, и механическими факторами. В гиподерме расположена крупноячеистая глубокая венозная сеть.

У свиней гиподерма представляет собой ценнейший продукт — шпик. Эпидермис же образует волосаной покров.

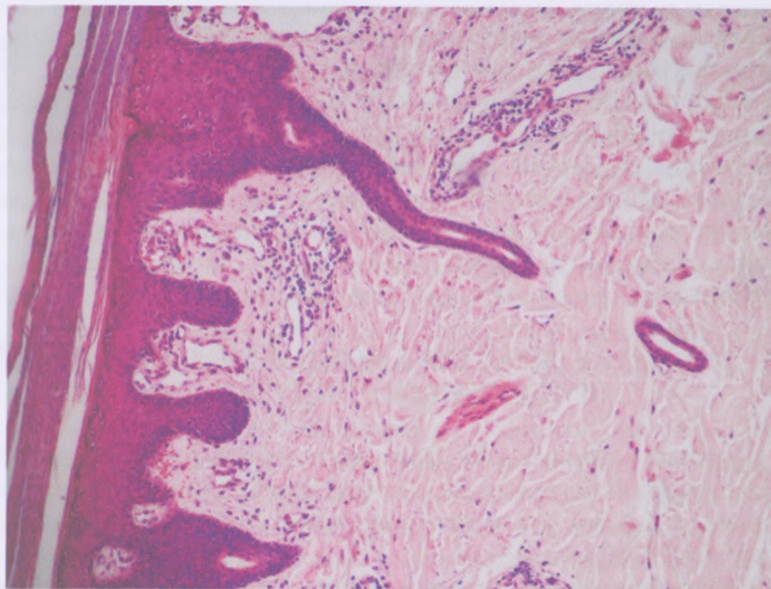


Рисунок 86 — Гистологический препарат кожи.

11.2. КЛАССЫ КОЖИ ПРОДУКТИВНЫХ ЖИВОТНЫХ

Рисунок расположения коллагеновых волокон, их толщина и другие признаки позволяют в коже крупного рогатого скота четко различать три структурных класса дермы.

I класс характеризуется наличием крупных сложно переплетающихся коллагеновых волокон. Такие пучки часто образуют диагонально расположенные ромбовидные фигуры. Волокна уложены плотно, но не образуют петель. Если резать такую кожу на заморажи-

вающем микротоме без предварительной заливки в желатин, то дерма ее рассыпается на мельчайшие частички. I класс дермы представляет собой прочный материал и встречается в области крупа, спины и на дорзальной стороне хвоста.

II класс характеризуется петливой вязью коллагеновых волокон, их плотным расположением и взаимным переплетением. При такой микроструктуре кожа обладает большой растяжимостью. Этот класс дермы находится в области шеи, лба, на вентральной стороне хвоста.

III класс имеет в основном параллельное по отношению к поверхности эпидермиса расположение пучков коллагеновых волокон. У кожи с такой микроструктурой наблюдается дряблость, эластичности нет. В хозяйственном отношении эта кожа низкосортная. Встречается она в области брюха и венчика.

Наибольшая толщина дермы не является показателем ее большей ценности. Например, кожа в лобной области и в области брюха очень толстая, однако по микроструктуре первая относится ко II классу, а вторая к III. Наоборот, кожа крупа по толщине занимает среднее положение, а по микроструктуре относится к I классу. Следовательно, именно микроструктура дермы, а не какой-либо иной признак, является надежным показателем ее хозяйственной ценности.

11.3. ХАРАКТЕРИСТИКА КОЖИ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ПРОДУКТИВНЫХ ЖИВОТНЫХ

Крупный рогатый скот. Кожа крупного рогатого скота является наиболее толстой по сравнению с кожей других домашних животных. Толщина ее 3–4 мм, а в некоторых случаях даже 6–7 мм. Толщина эпидермиса 70–80 мкм.

Собственно кожа, или дерма, построена из толстых пучков коллагеновых волокон, образующих плотную вязь разного характера. Именно этот слой определяет физические свойства выделанной кожи – прочность на разрыв и давление, степень растяжимости и др. Сосочковый слой кожи крупного рогатого скота по сравнению с сетчатым слоем относительно тонкий (около $\frac{1}{4}$ всей толщины дермы). Сетчатый слой дермы содержит очень мало жировых клеток. Потовые железы состоят из толстых трубочек (60–100 мкм). В области концевых секреторирующих отделов они превращаются в удлиненные мешочки.

В коже крупного рогатого скота наблюдаются значительные топографические различия, например кожа в области крупа имеет толстый слой эпидермиса (180 мкм). Состоит он из четырех слоев: рогового, блестящего, зернистого и мальпигиева.

У венгерского скота часто наблюдаются деформированные корни волос. Деформации подвергается внутреннее эпителиальное влагалище. В этой части у венгерского скота часто наблюдается так называемый штопор, располагающийся проксимальнее места впадения спальных желез, примерно на расстоянии 20–40 мкм от них. Штопор образуется вследствие формирования спирального или иной формы желобка в толще внутреннего эпителиального влагалища, длина его 150 мкм. Желобок штопора непосредственно сообщается с протоками спальных желез, поэтому в нем всегда наблюдается жировой секрет.

Сальные железы хорошо развиты на стороне тупого угла между эпидермисом и корнем волоса, форма их мешковидная.

Потовые железы в коже крупа развиты хорошо. По форме они представляют собой широкие удлинённые и ровные мешочки. Сетчатый слой дермы в коже крупа состоит из мощных взаимно переплетающихся во всех направлениях пучков коллагеновых волокон. В сложном переплете пучков часто выявляются ромбические фигуры. Такой тип относится к I классу, лучшему в хозяйственном отношении.

Эпидермис кожи с брюха тоньше, чем в области крупа. Роговой, блестящий и зернистый слои в нем очень хорошо выражены. Корни волос разные, залегают в трех разных уровнях.

Сальные железы – мешковидные – развиты они очень хорошо. Секретирующие отделы потовых желез хорошо развиты в виде длинных мешочков, стройно расположенных глубже луковиц крупных корней волос. Дерма в коже брюха состоит в основном из толстых пучков коллагеновых волокон, расположенных рыхло и в основном параллельно к поверхности эпидермиса. Такая структура придает коже дряблость. Качество такой кожи низкое, ее относят к III классу.

Кожа в лобной области имеет более тонкий эпидермис, в нем слабо выявляется блестящий слой. Сальные и потовые железы развиты слабее, чем в коже крупа и брюха. Дерма очень толстая (9 мм). По структуре сетчатый слой представляет собой петлистую вязь пучков коллагеновых волокон. Такая дерма относится ко II классу.

Кожа с путового сустава характеризуется тонким эпидермисом. Сальные и потовые железы развиты хорошо. Дерма состоит из сети пучков коллагеновых волокон, расположенных в двух взаимно перпендикулярных направлениях. Относят ее к III классу.

Кожа хвоста сильно отличается по структуре на дорсальной и вентральной стороне: на дорсальной стороне хвоста она толще, чем на вентральной. По структуре дерма на дорсальной стороне относится к I классу, а на вентральной – к III классу.

Кожа в области шеи имеет тонкий эпидермис и самую тонкую дерму. Хорошо выявляются роговой, блестящий и зернистый слои, хорошо развиты сальные и потовые железы. Встречаются сальные железы своеобразного вида, формирующие обширные жировые полости, содержащие значительные запасы жирового материала. Такие полости обычно окружены скоплениями лимфоцитов и клетками ретикулярной ткани. Дерма построена из простых взаимно перекрещивающихся пучков коллагеновых волокон. Такой тип дермы дает слабую кожу и относится к III классу.

Телячья кожа имеет такое же строение, как и кожа взрослых особей. Сосочковый слой у телят относительно толстый. Толщина телячьей кожи колеблется в пределах 1–3 мм. Наибольшая толщина наблюдается в области крупа. Здесь же коллагеновые волокна сетчатого слоя дермы также оказываются более крупными по сравнению с другими топографическими участками кожи.

Свиньи. Толщина эпидермиса кожи свиньи относительно невелика, она не превышает толщины эпидермиса крупного рогатого скота, а в некоторых топографических участках даже уступает ему.

Во многих участках кожи свиньи выявляются все слои эпидермиса, присущие коже без волоса: роговой, блестящий, зернистый и мальпигиев. Особенно хорошо все эти слои выявляются в коже брюха.

Корни волос у свиней расположены пучками, обычно по три корня в каждом пучке, что особенно хорошо видно в развивающейся коже свиней. Расстояние между корнями волос в каждом пучке в разных участках кожи в среднем колеблется от 62 до 437 мкм. Расстояние между пучками волос значительно больше 1926–3098 мкм. Диаметр стержней корней волос в лопатке наименьший – 101,2 мкм.

Корни волос залегают глубоко. Луковицы корня волоса всегда располагаются глубже сетчатого слоя дермы, т. е. непосредственно в подкожной жировой клетчатке. Под луковицей среди жировых клеток находится секретирующий отдел потовых желез, представляющий собой рыхлопетлистое скопление. Апокриновые потовые железы развиты хорошо, они имеют мощно развитый проток, впадающий в воронку корня волоса. Сальные железы мешковидной формы чаще находятся с двух сторон от корня волоса. Жировой материал к поверхности кожи, по-видимому, поступает не только из сальных желез, но и из жировых

клеток. Обычно жировые клетки на большом расстоянии, иногда почти до сальных желез, сопровождают фолликулы корней волос, тесно прилегая к их поверхности.

Толщина кожи свиней 1,5–3 мм, т. е. она в 2 раза тоньше, чем кожа крупного рогатого скота. На голове и шее кожа у свиней толще, чем в остальных местах. У породистых свиней кожа тоньше, чем у непородистых. Сосочковый и сетчатый слои у свиней плохо разграничиваются. Дерма состоит из относительно рыхло расположенных толстых коллагеновых пучков, здесь встречаются отдельные жировые клетки.

У боровов и у поздно кастрированных кабанов кожа на хребте, плечах и боках значительно утолщена, очень тверда и прочна. Эти места кожи называют панцирем, или кирасой. Они состоят из более толстых пучков коллагеновых волокон, между которыми залегает много жира.

Дерму по всей толщине пронизывают корни волос. Таким образом, сетчатый слой у свиней представляет собой пилярный корневой слой.

Сосочковый слой у свиней хорошо развит, в среднем его толщина 85 мкм. В области сосочкового слоя расположены многочисленные островки ретикулярной ткани. Сосочковый слой часто образует выпячивания, называемые кожными бородавками.

Бородавки обычно грибовидной формы, сверху покрыты толстым слоем эпидермиса. Более крупные бородавки встречаются в коже брюха крупной белой свиньи.

Структура дермы у непородистых свиней отличается от структуры дермы породистых представителей. Например, сетчатый слой в области спины крупной белой породы по структуре скорее приближается к рисунку этого слоя у коров. Он состоит из диагонально расположенных пучков коллагеновых волокон, иногда создавая ромбические плотные фигуры. В дерме спины и лопатки у непородистых пород сетчатый слой построен из пучков трех взаимно перпендикулярных направлений. Рисунок дермы определяется развитием ее еще в эмбриональном периоде, поэтому неправильно называть дерму плотной неоформленной соединительной тканью, так как на самом деле она представляет собой довольно упорядоченную систему.

Коллагеновая вязь в коже брюха у свиней характеризуется прямыми или петлистыми волокнами, расположенными в основном параллельно к поверхности кожи. Подобная структура обеспечивает значительное растяжение кожи животного в области брюха.

Особенностью кожи брюха у свиньи китайской породы (примитивная порода) является сильно развитая сеть, состоящая из взаимно пересекающихся эластических волокон. Подобное расположение эластических волокон создает четкую решетку, построенную из прямоугольных ячеек.

В коже брюха крупной белой свиньи (культивированная порода) сеть эластических волокон тоже имеется, но она развита слабо и располагается главным образом в глубоких слоях, около подкожной жировой клетчатки.

Овцы. Толщина эпидермиса в одноименных топографических участках кожи у овец разных пород неодинакова. В коже грубошерстной овцы более толстый эпидермис в области ляжки и спины, а более тонкий – в области брюха и лопатки.

У всех полутонкорунных и тонкорунных овец толщина рогового слоя эпидермиса меньше толщины мальпигиева слоя, тогда как у всех грубошерстных овец роговой слой значительно толще мальпигиева. Длина корней волос, а также глубина их залегания выше у грубошерстных по сравнению с тонкорунными овцами. Корни волос у овец грубошерстных пород расположены сравнительно равномерно, тогда как у тонкорунных они собраны пучками. Расстояние между пучками волос у мериносов в среднем равно 130 мкм, а у полутонкорунных, например дагестанских пород, 472 мкм. В структуре корней волос у овец встречаются так называемые жировые арки и полости. Жировые арки чаще встречаются в корневых фолликулах у овец грубошерстных пород. Они располагаются немного глубже протоков сальных желез, непосредственно под наружным эпителиальным влагалищем, что является следствием значительного укорочения внутреннего эпителиального влагалища. В результате создается полость, по форме напоминающая высокую конусовидную арку.

Арочная полость наполняется жировым веществом, поступающим из вышерасположенных протоков сальных желез.

В коже овец породы советский меринос встречаются жировые полости иного порядка, расположенные выше уровня впадения сальных желез. Они являются результатом значительного расширения стенок наружного эпителиального влагалища и содержат большие запасы жирового материала, поставляемого из сальных желез. Длина жировых полостей 132 мкм, а диаметр 57 мкм. В коже ушей жировых полостей у мериносов нет.

Таким образом, арки и жировые полости предназначены для внутреннего запаса жирового материала кожи, который подается в

шерстный покров и тем самым улучшает его качество. При обработке шкуры овец жировой материал, растекаясь по дерме, вероятно, улучшает качество выделанной овчины и придает ей эластичность.

Толщина кожи овец колеблется от 0,5 до 3 мм, более толстая она на шее, хребте и спине. Пучки коллагеновых волокон в дерме сравнительно тонкие, мало переплетены и проходят в основном параллельно к поверхности. В нижнем слое дермы располагаются многочисленные жировые клетки и потовые железы в виде клубочков петель. В связи с этим структура дермы относительно рыхлая. Эластических волокон в коже овец мало, поэтому она собирается в складки.

Дерма у грубошерстных овец в 1,5 раза толще, чем у полутонкорунных, и в 2 раза толще, чем у тонкорунных. В области бедра (ляжки) дерма у овец состоит из мелкопетливой сети коллагеновых волокон. Пучки волокон здесь более тонкие и располагаются в основном параллельно к поверхности эпидермиса. В области брюха коллагеновые пучки волокон толще, располагаются в основном горизонтально, тогда как в области спины они часто направлены перпендикулярно к поверхности эпидермиса.

Козы. У коз эпидермис немного толще, чем у овец. Корни волос в коже располагаются довольно четкими группами. В каждую группу входит два-три крупных остевых волоса и один или два пучка мелких, состоящих из 8—9 волосков.

Хорошо развиты у коз сальные железы. Они имеют форму удлиненных мешочков. Секретирующие отделы потовых желез имеют форму извитых трубочек, достигающих уровня залегания луковиц остевых корней волос. Жировые арки и жировые полости в коже козы не обнаружены. Поверхность кожи отличается сильной складчатостью и наличием боковых впячиваний в воронках корней волос.

Толщина кожи в среднем 3,3 мм, толщина дермы 2,8 мкм. кожа козы немного толще, прочнее и эластичнее, чем у овец.

Сосочковый слой дермы выражен хорошо и четко обособляется от сетчатого. Выраженная структура сосочкового слоя способствует образованию бугристой, шероховатой поверхности кожи козы.

Дерма коз построена из беспорядочно расположенных пучков коллагеновых волокон. Коллагеновые волокна обычно сильноизвилисты.

Лошади. Эпидермис области лопатки тонкий, а в области карпального сустава толстый. В коже карпального сустава эпидермис сильно изрезан высокими сосочками и содержит глубокие эпителиальные конусы. Относительная величина и форма эпителиальных ко-

ток. Проток открывается в волосяное влагалище выше устья сальных желез и лишь иногда свободно на поверхности кожи. В последнем случае, проходя через эпидермис, он извивается в виде штопора.

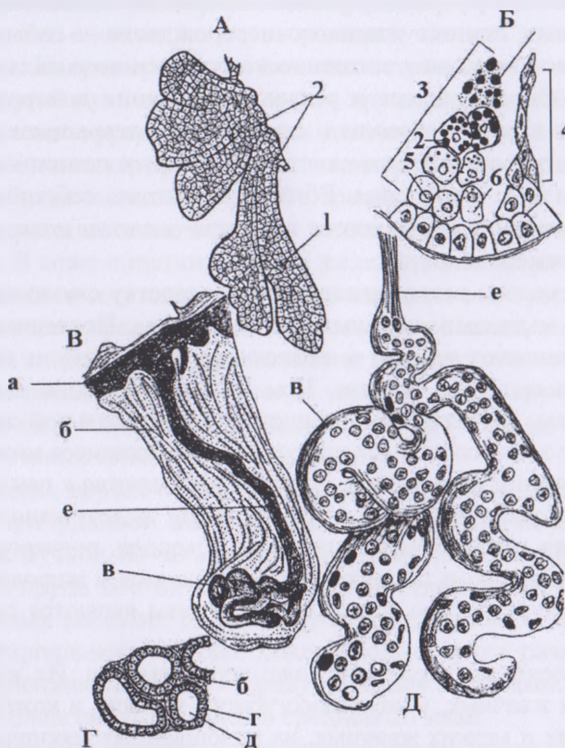


Рисунок 87 — Схематическое изображение кожных желез млекопитающего.

Продольный разрез сальной железы при слабом (А) увеличении и образовании жирового секрета в участке конечного отдела (Б); 1 — конечный отдел железы, 2 — секрет, 3 — последовательные стадии образования жирового секрета, 4 — образование роговых чешуек, 5 — ядро железистой клетки, 6 — ее цитоплазма; В — общий вид потовых желез, Г — конечный отдел потовой железы (поперечный разрез), Д — общий вид потовой железы; а — эпидермис кожи, б — соединительная ткань кожи, в — конечный отдел, г — эпителий конечного отдела, д — просвет конечного отдела, е — выводной проток железы.

По характеру секреции потовые железы бывают мерокриновые (экриновые) и апокриновые. Первые содержат в клетках включения гликогена, жиров, солей мочевых кислот. Секрет их на 98–99% состоит из воды и представляет собственно кожный пот, содержащий ничтожное количество органических веществ и лишенный запаха. Развиваются эти железы большей частью без связи с зачатками волос, поэтому располагаются на маловолосистых или безволосых участках кожи. Они широко распространены у человека (особенно на ладони и подошве); у животных они есть лишь в ограниченных безволосых местах (в мякишах). Эти железы служат для выделения воды и вместе с этим – для терморегуляции.

Апокриновые железы, с более широкими просветами, всегда связаны с волосными влагалищами, поэтому распространены по всей коже. Их секрет отрывается в виде частичек цитоплазмы железистых клеток. Поэтому он более концентрированный, содержит частички цитоплазмы и обладает запахом, специфичным не только для животных разных видов, но имеющим даже индивидуальные оттенки.

У птиц кожа не участвует в экскреторной функции, что выполняется органами дыхания и выделения. Поэтому у них кожные железы отсутствуют, а из региональных желез имеется *копчиковая железа*, представляющая комплекс сальных желез, служащих для предохранения перьевого покрова от смачивания.

11.5. ЦЕРУМИНОЗНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Церуминозные железы – это специализированные потовые железы, расположенные подкожно во внешнем слуховом канале. Церуминозные железы – это простые спиральные трубчатые железы, состоящие из внутреннего секреторного слоя клеток и наружного миоэпителиального слоя клеток. Они классифицируются как апокринные железы, которые объединяются в более крупные протоки, которые затем стекают в защитные волоски во внешнем слуховом канале. Здесь они производят ушную серу, смешивая их секрецию с кожным салом и мертвыми эпидермальными клетками. Ушная сера сохраняет барабанную перепонку податливой, смазывает и очищает наружный слуховой канал, герметизирует канал, убивает бактерии и служит барьером для улавливания посторонних частиц (пыли, грибковых спор и т. д.), покрывая защитные волоски уха, делая их липкими.

11.6. АНАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Анальные железы (параанальные железы, или перианальные синусы) – производные потовых и сальных желез у млекопитающих. Открываются в полость задней кишки или рядом с анусом. Выделяют пахучую жидкость (секрет). Используются животными для узнавания друг друга (внутривидовой идентификации), привлечения партнеров (апелленты), отпугивания врагов (служат в качестве репеллента), а также для мечения занятой территории.

Анальные железы встречаются у многих хищных (сунс, морская выдра, почти все собаки), но их нет, в частности, у таких хищных, как медведи и каланы. У собак железы опорожняются в норме при дефекации, но могут «выстрелить» также при активных движениях или при стрессе.

Анальные железы по гистологическому строению напоминают в большей степени сальные железы и содержат расширенные выводные протоки. У большинства хищных животных анальные железы – трубчатые, изредка альвеолярные. По бокам протоков располагаются секреторные эпителиоциты с пенистой или зернистой цитоплазмой (в зависимости от назначения секретов у разных животных). В составе железы характерно большое наличие миоэпителиальных клеток.

11.7. ТАЙСОНОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Препуциальные или тайсоновые железы были впервые открыты Эдвардом Тайсоном, а в 1694 году полностью описаны Уильямом Купером, который назвал их железами Тайсона (в честь Тайсона). Они описаны как модифицированные сальные железы, гроздевидной формы, расположенные вокруг короны и внутренней поверхности крайней плоти пениса. Эти железы многочисленны во внутреннем листке крайней плоти полового члена у млекопитающих, но функциональное значение их точно не установлено. Считается, что они чаще всего встречаются в баланопрепуциальной борозде. Их секрет может быть одним из компонентов смегмы. У некоторых грызунов имеют значение при внутривидовых и половых взаимоотношениях (пахучие железы). Тайсонова железа самцов кабарог производит сильно пахнущие вещества, которые имеют экономическое значение, так как они используются в парфюмерии. Иногда секрет железы играет роль в мечении территории (у серых волков и африканских гиеновых собак).

Тайсоновые железы у некоторых животных представляют собой видоизмененные сальные железы, которые появляются парами в виде

отверстий с обеих сторон уздечки полового члена. У разных животных количество желез не постоянно, а число их варьирует 10–100. Иногда они настолько слабо развиты, что не имеют характера гроздевидных, а являются в виде разветвленных или даже простых трубочек.

Препуциальные железы самок животных иногда называют *клиторальными железами*.

11.7.1. Перламутровые (жемчужные) папулы полового члена

У самцов приматов часто встречаются *перламутровые (жемчужные) папулы полового члена*, которые представляют собой крошечные комочки, видимые в аккуратных рядах вокруг короны головки полового члена. Они могут встречаться в виде одного ряда или нескольких упорядоченных колец, окружающих корону. Они многочисленны, однородны, симметричны и имеют форму купола и размер до 3 мм. Гистологически они напоминают ангиокератомы. Перламутровые (жемчужные) папулы полового члена не являются железами (часто *ошибочно их называют препуциальными железами*), а являются просто утолщениями кожи и не участвуют в образовании смегмы.

11.8. СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

В коже убойного скота имеются еще *специализированные железы*. К ним можно отнести серозные железы носогубного зеркала у крупного рогатого скота. Близкие к потовым и мощно развитые железы обнаруживаются в пяточке свиньи.

Имеются *межкопытные, или межпальцевые железы*, обладающие своеобразным строением. У овец они встречаются в каждой из четырех конечностей животного, однако в передних конечностях они развиты сильнее, чем в задних.

Межпальцевая железа у овец располагается на уровне сустава первой и второй фаланги пальцев. Она имеет вид петли, нижнее колено которой более тонкое, трубчатое. Это колено представляет собой выводной проток железы, открывающийся выводным отверстием на поверхность эпидермиса. Ширина его в среднем равна 0,6 см, а длина 1,6 см.

Второе верхнее колено петли – толстое, мешковидное является как бы секретирующим отделом железы, оно в 2 раза толще трубчатого выводного отдела.

Деятельность железы в зависимости от сезона различна. В весенне-летний сезон она работает сильнее, а в зимний — слабее.

Стенка железы состоит из 6 слоев: наружного — волокнистого соединительнотканного; сосудисто-жирового, состоящего из жировой ткани и сосудов; железистого, содержащего пакеты потовых желез; дермального сетчатого; дермального сосочкового и внутреннего эпидермального с волосками. Таким образом, по строению межпальцевая железа представляет собой как бы вывернутый мешковидный участок кожи, который сверху еще покрыт волокнистой оболочкой.

Корни волос в стенке межпальцевой железы содержат жировые полости, они находятся под наружным эпителиальным влагалищем между местом впадения сальных желез и вершиной воронки корня волоса. Жировые полости содержат резервный запас жирового вещества, поставляемого из сальных желез.

Особенностью строения стенки железы является мощно развитый железистый слой, состоящий из крупных пакетов типа потовых желез.

Специфическим экскретом межпальцевой железы является отчасти механическая смесь и отчасти более сложная химическая масса, расположенная в виде коллоида в полости железы. Экскрет железы выделяется в межпальцевое пространство, где он смазывает кожу.

Межпальцевые железы у овец закладываются рано. В месячном возрасте эмбрион имеет два слабо развитых пальца, между которыми уже начинается закладываться железа. Она имеет вид длинного сплошного эпителиального тяжа, идущего от эпидермиса. Иглубоко проникающего в подлежащую мезенхиму. В возрасте полутора месяцев зачаток железы приобретает Г-образную форму, причем его тупой конец направлен от копыта кверху конечности. В сплошном эпидермальном зачатке железы появляется узкая полость. В последующие месяцы утробного развития межпальцевая железа, постепенно увеличиваясь, приобретает структуру, свойственную взрослому животному.

Засорение и закрытие выводного протока этой железы у овец часто ведет к воспалительным процессам и копытным заболеваниям.

Межпальцевая железа встречается также у коз, правда, далеко не всегда и только на передних конечностях, а у северного оленя она обнаруживается только на задних конечностях.

Она присуща горным баранам, лосю, антилопам и другим парнокопытным. В очень редких случаях она встречается в отдельных конечностях у свиней. Форма этих желез у северного оленя, антилоп и

других животных иная, у этих животных она всегда имеет вид прямой трубочки или удлиненного наперстка.

У коз у основания рогов залегают **«роговые железы»**, расположенные в несколько слоев. Они также впадают в волосяные фолликулы или прямо на поверхность кожи.

Существуют еще **паховые железы** овец, которые имеют вид кармашков. Здесь размещаются сальные и трубчатые железы, снабженные мышцами, окраска их желто-бурая.

У свиней имеются так называемые **карпальные железы**. Они снабжены гладкомышечными клетками. По типу строения – это трубчатые клубочковые железы.

11.9. СЛЕЗНЫЙ АППАРАТ

Слезная железа по гистологической структуре сложная трубчато-альвеолярная. Ее выводные протоки открываются вблизи складки конъюнктивы верхнего века. Они выстланы двухслойным кубическим эпителием или призматическим эпителием. Последний с уменьшением диаметра протоков становится все ниже, постепенно превращается в низкий однослойный кубический эпителий и переходит в узкие вставочные отделы, где становится почти плоским. В клетках концевых отделов, выделяющих слезы, круглое ядро занимает центральное положение, цитоплазма окрашивается кислыми красителями. У мелких жвачных и хищных попадаются отдельные клетки с базофильной цитоплазмой и включениями слизи. У свиньи концевые отделы содержат в основном такие клетки. Слезные железы обильно снабжаются нервами, связанными не только с сосудами и соединительной тканью, но и с железистыми клетками.

Слезный бугорок покрыт многослойным плоским эпителием с бокаловидными клетками на поверхности. У парно- и непарнокопытных, а иногда у хищных в основной соединительной пластинке встречаются лимфатические узелки, а у лошади и собаки здесь еще находят добавочные слезные железки.

Слезный мешок покрыт изнутри многослойным призматическим, а у свиньи – переходным эпителием. Его соединительнотканная основа богата лимфоидной тканью.

Слезно-носовой канал также выстлан многослойным призматическим эпителием. В его собственной пластинке часто встречаются подэпителиальные лимфатические узелки, венозные сплетения, образующие даже кавернозный слой, а иногда – небольшие слезные железки в концевом отделе.

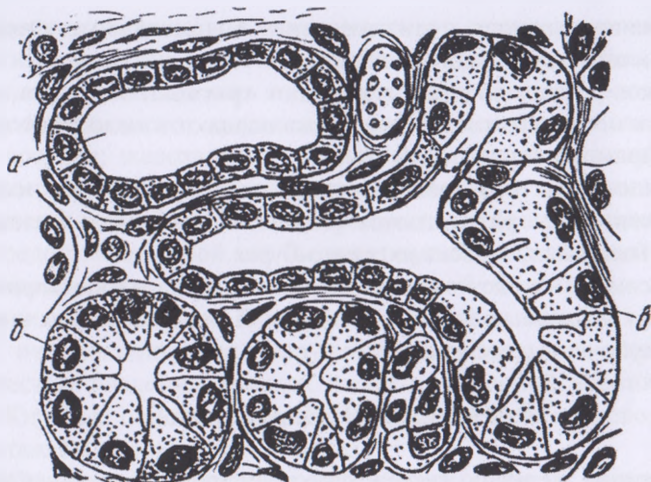


Рисунок 88 – Слезная железа овцы:

а – мелкий выводной проток; *б* – железистые клетки с круглыми ядрами; *в* – слизистые клетки.

Гистофизиологические особенности. Слезы образуют на поверхности роговицы, склеры и конъюнктивы слезную пленку, выполняющую защитную функцию. Кроме собственно слез, секретируемых главной и добавочными слезными железами, в образовании слезной пленки и слезной жидкости, из которой она состоит, принимают участие и секреты расположенных на конъюнктиве век – мейбомиевых желез, крипт Генле, бокаловидных желез конъюнктивы Бехера, на конъюнктиве склер – желез Манца, на ресничном крае век – желез Цейса (сальные) и Молля (потовые), а у некоторых животных еще и железы Гардера или железы мигательной перепонки.

Со слезой после ее секреции слезными железами смешиваются секреты других желез и секреторных клеток, которые в совокупности образуют слезную жидкость:

- бокаловидные железы конъюнктивы Бехера – секретируют муцины, распределены диффузно по всему эпителию конъюнктивы, больше всего сконцентрированы на слезном мясе (*caruncula lacrimalis*) у внутреннего (медиального) угла глаза;
- крипты Генле – секретируют муцины, располагаются в конъюнктиве век у дистального края хряща;
- железы Манца – секретируют муцины, располагаются в конъюнктиве склер у лимба роговицы;

- мейбомиевы железы – секретируют холестерин и триглицериды (придающие гидрофобные свойства краю век), представляя собой видоизмененные сальные железы, располагаются в хрящах век, выводные протоки открываются в ресничном крае век, ближе к конъюнктивальной поверхности;

- железы Цейса – секретируют липиды, сальные железы, располагаются под эпителием возле волосяных фолликул ресниц, в которые открываются выводные протоки;

- железы Молля – видоизмененные потовые железы, выводные протоки находятся на ресничном крае век, за ресницами снаружки от выводных протоков мейбомиевых желез (секрет содержит липиды);

- эпителиальные клетки роговицы и конъюнктивы – выделяют продукты жизнедеятельности, среди которых: иммуноглобулины класса Е, гидролитические ферменты, аминокислоты, мочевины, эпидермальный фактор роста и другие.

В нормальных условиях слезные железы у животных вырабатывают от 0,5 до 3 мл слезной жидкости в сутки, так называемую базовую слезу. Во время сна ее секреция значительно снижается. У человека при плаче, вызванном психоэмоциональными состояниями (гнев, боль, радость, депрессивное состояние), также происходит рефлекторное выделение слезы, обусловленное близким расположением в головном мозге слезовыделительных и эмоциональных нервных центров, механизм его эволюционного возникновения до конца не выяснен. Плачут ли животные при психоэмоциональном состоянии – вопрос остается спорным.

11.10. ВОЛОСЫ

Волосы – производные кожи, представляющие вставания в ее глубину как эпидермиса, так и дермы – *фолликулы волос*. Наружная соединительнотканная оболочка фолликула называется *волосистой сумкой*. Базальной мембраной она отделяется от эпителиальных частей – *эпителиального фолликула волоса*. Переход эпидермиса в эпителиальный фолликул образует воронку, продолжающуюся в эпителиальный канал, заполненный корнем волоса. Если бы ороговение эпителиального фолликула происходило так, как эпидермиса, – перпендикулярно к базальной мембране, то закономерно построенный волос образоваться не мог. В действительности волос растет за счет концевой части эпителиального фолликула, так называемой *луковицы волоса*: различные части ее продуцируют отдельные слои волоса и определяют его рост в дистальном направлении.

Строение волоса. В развитом волосе различают стержень и корень. *Стержень волоса* – это его часть, находящаяся на поверхности кожи. В нем три слоя: центральный – мозговое вещество, периферический – корковое вещество и наружная тонкая оболочка – кутикула волоса. *Мозговое вещество* содержит еще не совсем ороговевшие клетки с остатками ядер и, если волос пигментирован, с зернышками пигмента. В тонких волосах мозгового вещества может и не быть. *Корковое вещество* – основная масса волоса. Оно состоит из веретенообразных ороговевающих клеток с остатками ядер, пронизанных тонофибриллами, придающими волосу прочность. Эти клетки содержат пузырьки воздуха и гранулы пигмента меланина. Они возникают как в эпидермисе, так и в меланоцитах волосяной сумки под влиянием фенолоксидазы. *Кутикула волоса* построена из роговых чешуек, лишенных ядер. Форма и расположение чешуек подобны черепице и типичны для домашних животных разных видов, что позволяет под микроскопом определить их видовую принадлежность.

Различают волосы покровные – длинные, всегда с мозговым веществом; щетинистые (ость) – тонкие у основания и утолщенные у вершины, немного извитые, часто с мозговым веществом; шерстные – нежные, сильно извитые, большей частью без мозгового вещества. *Корень волоса* представляет часть его, скрытую в глубине кожи. По отношению к поверхности кожи корень волоса располагается под углом. Расширенный конец его называется волосяной *луковицей* – без границ переходит в живые клетки эпителиального фолликула, а врастающая в нее дерма – *волосяным сосочком*.

Окружающий корень волоса эпителиальный фолликул разделяется на наружное и внутреннее корневые влагалища, а покрывающая его соединительная ткань называется волосяной сумкой.

Наружное корневое влагалище служит продолжением эпидермиса. Выше устья сальных желез (как и в эпидермисе) в нем различают три слоя – базальный из высоких призматических клеток, шиповатый из утолщенных ромбовидных клеток и роговой. По направлению к луковиче влагалище становится тоньше вследствие исчезновения рогового слоя и в области луковичи переходит в один ряд клеток. От соединительнотканых частей оно отграничивается бесструктурной пластинкой – стекловидной оболочкой, играющей роль базальной мембраны.

Внутреннее корневое влагалище располагается центрнее наружного влагалища, ниже устья сальных желез. В нем несколько рядов пигментированных клеток. Самый наружный (бледный эпителиальный слой) из них граничит с наружным корневым влагалищем и состоит из одного ряда плоских клеток, посылающих свои отростки в щели между

клетками следующего слоя (гранулодержащий эпителиальный слой). Эти клетки очень оксифильны и сильно преломляют свет. В них имеются зернышки трихогиалина – промежуточного продукта при образовании кератина. С усилением ороговения количество трихогиалина уменьшается. От корня волоса внутреннее влагалище отграничивается *кутикулой влагалища* – продолжением кутикулы волоса.

У крупного рогатого скота часто можно видеть, что внутреннее корневое влагалище лежит не только ниже устья сальных желез, но и переходит в эпидермис. В таких случаях кутикула влагалища является продолжением рогового слоя эпидермиса, внутреннее корневое влагалище – блестящего и зернистого слоев, а наружное – шиповатого и базального слоев.

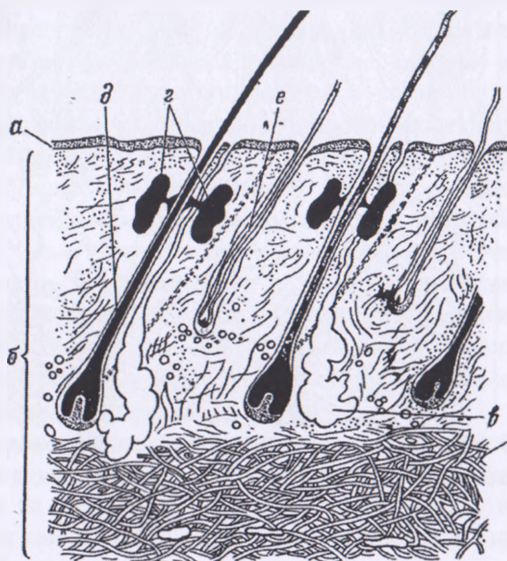


Рисунок 89 — Схема строения кожи с волосом грубошёрстных овец:
 а — эпидермис; б — дерма; в — потовая железа; г — сальная железа;
 д — первичный фолликул; е — вторичный фолликул.

Волосная луковица представляет матрикс, за счет которого растет волос и внутреннее корневое влагалище. Ороговение клеток в области луковицы только начинается. Чем дальше от луковицы вверх, тем ороговение интенсивнее как в корне волоса, так и во внутреннем корневом влагалище.

Волосая сумка состоит из соединительнотканых пучков (наружных продольных и внутренних кольцевых) и хорошо развита лишь в толстых волосах. Покрывается она сетью кровеносных капилляров; дно ее утолщено и вдаётся в виде волосаного сосочка в волосаную луковицу. Со стороны волоса, образующей с эпидермисом острый угол, прикрепляется мышца – *подниматель волоса*. Между мышцей и корнем волоса залегают сальные железы.

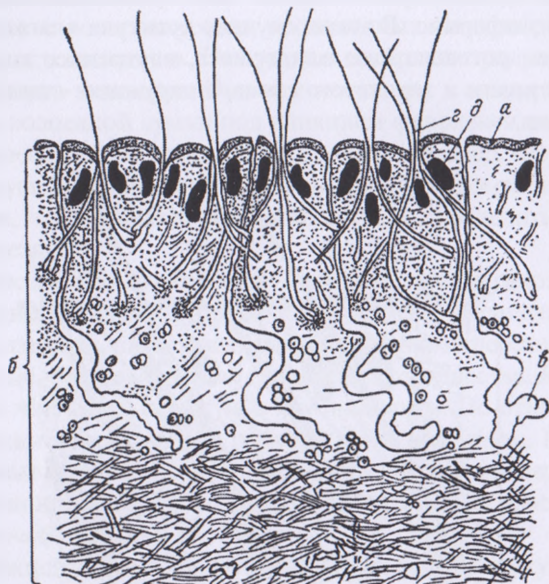


Рисунок 90 – Схема строения кожи с волосом тонкорунных овец:
 а – эпидермис; б – дерма; в – потовая железа; з – волос;
 д – сальные железы.

Щетинистые волосы свиньи на концах раздваиваются.

Извитость шерсти у некоторых продуктивных животных, рассматриваемая как признак хорошего ее качества, объясняется тем, что извитыми являются волосаные сумки. Поэтому и каждая шерстинка становится извитой уже с момента ее возникновения. У грубошерстных овец имеются первичные и вторичные волосаные фолликулы. В первичных находится *ость*, или грубый волос, а во вторичных – тонкие шерстинки, или *лух*.

У крупного рогатого скота волосаные фолликулы отчетливо разграничены на первичные и вторичные. Первичные фолликулы прямые, групп и пучков не образуют, располагаются одиночно, наклонно по от-

ношению к поверхности кожи. Перед волосяной луковицей отмечаются резкое истончение фолликулов и загибание их в сторону, противоположную наклону. Вторичные фолликулы, как правило, располагаются скоплениями до восьми штук и выстроены в ряд.

Волосяные фолликулы коз отчетливо разграничены на первичные и вторичные, залегают наклонно. В месте окончания внутреннего волосяного влагалища отмечается отчетливое углубление в стенке волосяного фолликула с внутренней его стороны. Перед волосяной луковицей волосяной фолликул истончается и загибается под тупым углом в сторону, противоположную наклону. Вторичные волосяные фолликулы прямые, располагаются скоплениями по 2–5 штук.

В коже свиней волосяные фолликулы располагаются одиночно. Групп и пучков не образуют, внедряются в кожу в различных направлениях. Дистальные участки многих фолликулов погружены в подкожную жировую клетчатку. Встречаются фолликулы, которые в области волосяных луковиц крючковидно загибаются в различных направлениях. Вторичные фолликулы, как правило, волнообразно изогнуты.

Осязательные волосы толстые, длинные и упругие. Концентрируются обычно возле губ, век, ноздрей. Как показывает название, они обладают наполненными кровью синусами, или полостями между слоями волосяной сумки, которая в таких волосах развита очень хорошо, как и сальные железы. В осязательных волосах у копытных между двумя слоями волосяной сумки проходит множество соединительнотканых перекладин, вследствие чего синус напоминает пещеристое тело. У хищных перекладин нет и синус принимает форму кольца. У этих волос отсутствуют мышцы-подниматели волос.

Смена волос. Волосы растут только до определенной длины, оставаясь в таком положении, сменяются. Если это происходит с волосяным покровом на обширной площади, то такую смену называют линькой. Различают смену волос возрастную, происходящую до половозрелого возраста, периодическую, связанную со временем года, и перманентную, которая происходит у животных непрерывно. Линька начинается с прекращения кровообращения в сосочке и новообразования клеток в корне волоса, который отделяется от производящих его клеток. Новый волос отрастает в результате регенерации луковицы и волосяного сосочка, которые развиваются так же, как и в эмбриональный период. Когда новый волос достигнет места прикрепления мышцы, старый волос вследствие ее сокращения выталкивается и выпадает.

Кровеносные сосуды и нервы волос. Кровеносные сосуды проходят только в соединительнотканых частях корня волоса. В волося-

ной, как правило, проникает специальная веточка артерии. Волос получает нервы от кожных нервных сплетений.

Мышцы, поднимающие волос, снабжены собственными симпатическими нервами.

11.11. КОПЫТО

Зачаток копыта появляется у зародыша в виде небольшого заострения кожного покрова на свободном конце конечности, которое потом расширяется. На вершине этого зачатка потом вырисовывается небольшая площадка – намечающаяся подошва; она постепенно переходит на велярную, или плантарную поверхность конечности. Площадка увеличивается, распространяясь назад. После этого в зацепной части возникает упрощение: оно растет в стороны и служит зачатком венчика. В последнюю очередь формируются зачатки мякишей и стрелки. Когда имеются закладки всех анатомических частей копыта, начинают развиваться специализированные его ткани – сначала листочки, а потом сосочки. Как защитное образование, предохраняющее от повреждений плодные оболочки, в области зацепной части копыта развивается из каймы мягкая эпидермальная подушка. В дальнейшем она не ороговеет, а после рождения высыхает и отпадает.

Анатомическое понятие «копыто» означает только производные кожи в области третьей фаланги. Клиницисты же под копытом понимают весь комплекс тканей в области третьей фаланги.

Видоизмененная кожа здесь тоже состоит из эпидермиса и дермы. Первый характеризуется особенно мощным роговым слоем; он образует твердый наконечник пальца – роговую капсулу. В дерме проходят многочисленные кровеносные сосуды; их значительно больше, чем в коже, что необходимо для питания весьма толстого эпидермиса. Обильная сеть кровеносных сосудов придает дерме красный цвет.

Копытный рог – не беспорядочное скопление роговых чешуек, а закономерная структура, неодинаковая в разных частях копыта, так как построенный из него роговой башмак служит органом опоры с определенными физическими свойствами, и притом неодинаковыми в разных местах. Наибольшей твердостью он обладает в зацепной части, а наибольшей эластичностью – в области стрелки.

Поскольку рог происходит из эпидермиса копыта, непосредственно прилегающего к дерме, от формы последней зависит структура продуцируемого рога. В роговой капсуле два структурных типа рога – трубчатый и листочковый. Первый развивается из сосочковидных выступов эпидермиса, покрывающих сосочки дермы; второй – на поверх-

ности листочков. Из трубчатого рога построены роговая подошва, роговая стрелка и средний слой роговой стенки; из листочкового рога – внутренний слой стенки. Рог растет в области подошвы и стрелки перпендикулярно к поверхности, а в области каймы, венчика и стенки – по направлению к свободному краю копыта. Рог, происходящий из трех последних источников, входит в состав роговой стенки и формирует в ней три слоя.

Ткань роговой капсулы соответствует роговому слою эпидермиса (базальный слой после снятия рогового башмака остается на поверхности дермы копыта). Дерма копыта сформирована из богатой кровеносными сосудами соединительной ткани.

Копытная стенка. Наиболее сложно построена роговая стенка, которая развивается из разных зачатков, поэтому состоит из рога неодинаковых структурных типов. Наружный ее слой – глазурь – производится эпидермисом, лежащим на дерме каймы. На поверхности последнего разрастается роговая кайма; продолжаясь дальше на стенку, она переходит в глазурь. Из слабо ороговевших плоских клеток глазурь образует тонкий верхний слой роговой стенки. Она более развита у жеребят. Ее нет на заворотных частях стенки, а также у старых животных.

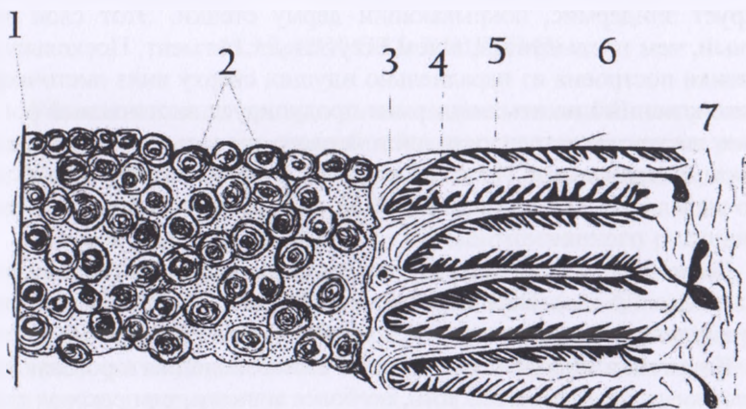


Рисунок 91 – Схематическое изображение поперечного разреза стенки копыта.

1 – глазурь, 2 – трубчатый рог стенки копыта (перерезанный поперек), 3 – надлисточковый участок листочкового рога, 4 – листочковый рог, 5 – ростковый слой эпидермиса копытной стенки, 6 – листочковый слой основы кожи копытной стенки, 7 – сетчатый слой основы кожи стенки копыта.

Следующий защитный слой самый мощный и прочный во всей роговой стенке. Он происходит из эпидермиса, покрывающего дерму венчика, растет сверху вниз. Поскольку на венчике поверхность дермы неровная, усеяна сосочками, то и лежащий за ней эпидермис в процессе ороговения превращается в роговые столбики. В центре столбиков рыхло размещающиеся роговые чешуйки образуют их сердцевину в отличие от более плотных периферических частей, превращающихся в роговые трубочки. Это объясняется тем, что роговые чешуйки, образующиеся в области боковых поверхностей сосочков, прилегают друг к другу плотно, в результате чего стенка трубочки обладает значительной прочностью.

Эта прочность усиливается благодаря правильному спиралевидному расположению чешуек. Центральная часть трубочки заполнена лишь отдельными чешуйками, образующимися в небольшом количестве на вершине сосочка. Между трубочками можно видеть промежуточный рог, продуцируемый эпидермисом, находящимся между сосочками. Роговые трубочки залегают параллельно поверхности стенки копыта по направлению от венчика к свободному краю; они наиболее прочны в зацепной части.

Самый внутренний слой роговой стенки – листочковый. Его продуцирует эпидермис, покрывающий дерму стенки. Этот слой менее плотный, чем предыдущий, в нем отсутствует пигмент. Поскольку дерма стенки построена из параллельно идущих сверху вниз листочков, то и расположенный на нем эпидермис продуцирует листочковый рог. Величина листочков и твердость листочкового рога увеличиваются в дистальном направлении. Из-за отсутствия пигмента листочковый слой резко выделяется здесь в виде белой линии, разграничивающей стенку и подошву.

Дерма венчика характеризуется густыми, особенно длинными сосочками (до 0,5 см). Вершины их направлены дистально. Подкожный слой выражен хорошо.

Копытная подошва и стрелка. Роговая подошва и роговая стрелка построены из трубчатого рога, но более мягкого, чем роговая стенка. Трубочки здесь расположены вертикально по отношению к поверхности. Дерма подошвы усеяна довольно длинными и направленными дистально сосочками. Так же, как и в стенке, в ней имеется периостальный слой.

В дерме стрелки различают сосочки и подкожный слой.

Пальцевый мякиш содержит в своей основе плотную соединительную ткань с сетью эластических волокон и прослоек жировой ткани.

Мякишные хрящи состоят преимущественно из гиалинового хряща. В периферических участках эта ткань заменяется волокнистым хрящом, а сзади, где во время опоры деформация бывает наибольшей, даже эластическим.

Иннервируется копыто тремя нервными сплетениями – подэпителиальным, подсосочковым и сосудистым. Большинство безмиелиновых нервных волокон сопровождает кровеносные сосуды и в них заканчивается или проникает с ними же в копытную кость. Мякотные волокна в основном чувствительные. Для нервных пучков характерно хорошее развитие периневральных влагалищ.

Часть концевых волоконцев проникает в эпидермис. Сосочки снабжены своими нервными элементами в виде пучочков нервных волокон, проходящих в их осевых частях.

Копытца жвачных и свиньи построены более просто, чем копыто лошади (в стенкент вторичных листочков). Роговые массы роговых мякишей сильно расщеплены. Медиальные и латеральные их части также усеяны поперечными листочками – продолжением листочков роговой стенки. Своеобразную структуру дермы в копытцах представляет фиброзная подушка мякишей. Она соответствует подкожному слою и богата жировой и эластической тканью.

11.12. КОГОТЬ ХИЩНЫХ

Рог когтя в виде чехлика одевает конец пальца. В нем различают роговую пластинку в дорсальной и боковых частях чехлика и роговую подошву в волярной части, а в дерме когтя – дерма венчика, стенки и подошвы.

Роговая пластинка из твердого пигментированного рога достигает наибольшей толщины в дорсальной части. По направлению в стороны она истончается. Трубочек здесь нет. Лишь на боковых поверхностях имеется немного листочков. Поэтому среднюю, или дорсальную, часть роговой пластинки следует рассматривать как производное эпидермиса, покрывающего венчик, а боковые ее части – как производное эпидермиса, лежащего на стенке. Роговая подошва содержит следы роговых трубочек и состоит из зернистого и прозрачного рога. Развивается она из эпидермиса, одевающего дерму подошвы, которая отдает многочисленные сосочки, направленные к вершине когтя и переходящие в дерму стенки.

Дерма венчика очень узкая с боков, в дорсальном направлении становится толще, формируя дорсальный валик. По спинке когтя он направляется к его вершине и здесь переходит в подошву. В прокси-

мальной части встречаются зачатки сосочков. Дерма стенки делится дорсальным валиком на две боковые части, следовательно, в средней части когтя ее нет. На ней видны маленькие сосочки, несущие рудиментарные листочки параллельные дорсальному валику. Окружающая основания рога кожа собрана в складку – кожный валик, лишенный на внутренней поверхности волос; по бокам эта кожа продолжается в мякиш пальца.

11.13. МЯКИШИ

Мякиши хищных представляют утолщения кожи, лишенные волос, с сильно развитым роговым слоем. Здесь очень хорошо выражены сосочки дермы, гребешки эпидермиса и много потовых желез с сильно извитыми выводными протоками. В эпидермисе отчетливо заметны все его пять слоев.

11.14. РОГА

Роговая ткань рога состоит из трубочек и промежуточного рога. В дерме рога различают сосочки и рудиментарные листочки, направляющиеся к вершине рога. Эти образования сильно развиты у корня рога наподобие венчика.

11.15. ПЕРЬЯ ПТИЦ

Перья птиц также производные кожи, однако, несмотря на анатомические особенности и их разнообразие, гистологически они построены по типу волос. Здесь имеются соединительнотканная перьевая сумка, перьевой сосочек, корневые влагалища, мышцы-подниматели пера, которые образуют несколько пучков. В перьевых влагалищах часто встречаются инкапсулированные нервные окончания – *тельца Грандри*.

11.16. МОЛОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Молочная железа – парный орган, относящийся к типу апокриновых желез кожи. Различают три формы молочной железы у разных видов млекопитающих: 1) множественная молочная железа – состоит из отдельных молочных холмов, лежащих двумя параллельными рядами вдоль белой линии живота от подмышечной впадины до паховой области (собака, кошка, многие виды грызунов, хищные, свинья); 2)

вымя – расположено в паховой области и представляет собой концен-трацию разветвленных трубчато-альвеолярных желез, объединенных в одну или две пары холмов (большинство копытных и китообраз-ные); 3) грудные железы – находятся в грудной области (приматы, слоны) или в подмышечной (летучие мыши), с хорошо развитой парой комплексов трубчато-альвеолярных желез.

Сосок – выступ кожи, на вершине которого открываются вывод-ные протоки молочной железы, дерма области соска содержит боль-шое количество пигментных клеток. Количество сосков варьируется от 2 (у человека) до 18 (у свиньи). Как более или менее общее прави-ло, число сосков приблизительно соответствует числу детенышей в помете; на одну пару сосков приходится один детеныш. В исходном положении соски молочных желез тянутся парными рядами от под-мышечной впадины до паховой области. Такое расположение сосков свойственно насекомоядным, хищным и свиньям, многим грызунам. Иногда из этого парного ряда утрачиваются только средние соски, но чаще либо все передние, так что соски сохраняются только в паховой области (большинство копытных), либо, наоборот, утрачиваются все задние, так что сохраняется только грудная пара (обезьяны).

Лактация характерна только для самок, однако в биологии есть исключение – явление лактации у самцов встречается у некоторых видов рукокрылых, в частности у фруктовой летучей мыши (*Dyacopterus spadiceus*) и летучей лисицы (*Pteropus capistratus*). Лак-тирующие самцы выделяют молоко и могут помочь кормить молоч-ной железой своих детенышей.

Количество выделяемого молозива и молока у разных самок животных является разным, однако рекордсменами считаются самки китов, которые продуцируют в сутки от 200–1200 г (дельфины) до 90–150 л (финвал) и 200 л (синий кит) молока.

Развитие молочной железы продолжается и после рождения животного, особенно интенсивно – в период полового созревания. Лишь во время первой беременности железа окончательно подготов-ляется к секреции.

Строение молочной железы до родов. Молочная железа со-стоит из долек, отделенных друг от друга прослойками соединитель-ной ткани. В каждой такой дольке находится сложная альвеолярно-трубчатая молочная железа. Выводной проток такой железы откры-вается на поверхности соска, т. е. на поверхности соска открывается столько протоков, сколько и долек. Сосок представляет собой утол-щение пигментированной кожи. Перед тем, как протоки молочных желез открываются на поверхности соска, они расширяются. Эти

расширения называются молочными синусами (*sinus lactiferis*). В молочные синусы впадают млечные протоки (*ductus lactiferis*), или внутридольковые протоки. В млечные протоки впадают млечные альвеолярные ходы (*ductus lactiferis alveolaris*). В зависимости от фазы полового цикла животных молочная железа подвергается изменению. Перед наступлением менструальной фазы на стенках млечных альвеолярных ходов образуются альвеолы, поэтому молочная железа увеличивается и уплотняется. Во время эструса альвеолы подвергаются обратному развитию, масса и плотность молочной железы уменьшаются.

Строение лактирующей молочной железы. Окончательно молочная железа развивается во время беременности. К середине беременности в стенках альвеолярных млечных ходов появляются альвеолы, в которых начинает накапливаться молозиво (*colostrum*). К концу беременности молочные синусы заполнены молозивом. После родов молозиво сцеживается и начинается синтез молока в лактоцитах железы. Такие железы называются лактирующими. В это время в стенке альвеолярных млечных ходов имеется много альвеол, состоящих из лактоцитов и миоэпителиоцитов. Миоэпителиоциты располагаются между базальной мембраной и базальной поверхностью лактоцитов. Лактоциты имеют призматическую, иногда – коническую форму. На апикальной поверхности лактоцитов есть микроворсинки. Соединяются лактоциты друг с другом при помощи десмосом и замыкательных пластинок. В цитоплазме хорошо развит синтетический аппарат, включающий гладкую и гранулярную эндоплазматическую сеть, митохондрии, комплекс Гольджи; содержится фермент лактосинтетаза, имеются микрофиламенты и микротрубулы. Микротрубулы от центральной части лактоцита направляются к апикальной поверхности. По микротрубулам капельки липидов поступают к апикальной поверхности лактоцита и накапливаются в микроворсинках. Микроворсинки увеличиваются в объеме, затем отрываются от лактоцита и входят в состав молока (апокриновый тип секреции). Параллельно с этим в лактоцитах синтезируются углеводы (лактоза), белки: казеин, лактоглобулины, лактоальбумины. Углеводы и белки выделяются из клетки путем экзоцитоза. Из лактоцитов в молоко выделяются витамины, антитела, минеральные соли и вода. Все эти компоненты входят в состав молока самок – самого ценного и незаменимого питания для потомства новорожденного периода.

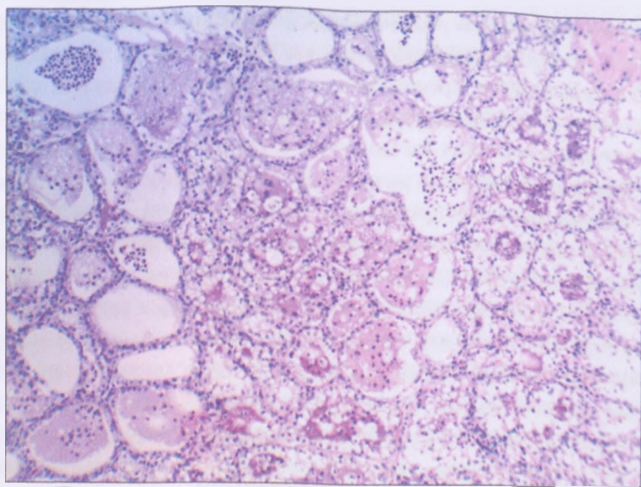


Рисунок 92— Гистологическое строение молочной железы во время лактации коровы.



Рисунок 93 — Лактирующая молочная железа.

1 — адипоциты (жировые клетки); 2 — междольковый млечный проток;
3 — междольковая соединительнотканная перегородка; 4 — долька железы;
5 — млечный ход; 6 — секреторный концевой отдел; 7 — кровеносные сосуды.

Регуляция функции молочных желез осуществляется гуморальным путем и при помощи нервной системы. Эндокринная регуляция синтеза молока стимулируется пролактином гипофиза. Пролактин синтезируется под влиянием тиролиберина гипоталамуса. Подавление синтеза молока в молочных железах начинается с того, что из гипоталамуса выделяется дофамин, который угнетает синтез пролактина.

Без пролактина прекращается синтез молока в лактоцитах. Выделение молока стимулируется окситоцином гипоталамуса, который вызывает сокращение миоэпителиальных клеток концевых отделов молочной железы. Нервная регуляция выделения молока основана на рефлекторном принципе. В соске молочной железы заложено много рецепторов, которыми заканчиваются дендриты чувствительных нейроцитов спинальных ганглиев. От спинальных ганглиев импульс поступает на ассоциативно-эфферентные нейроциты латерально-промежуточного ядра спинного мозга, затем – на эфферентные нейроциты симпатических ганглиев и по постганглионарным безмиелиновым адренергическим симпатическим волокнам на гладкие миоциты концевых отделов молочной железы.

Иннервация молочной железы: нервы проникают в молочную железу вместе с междольковой соединительной тканью и формируют в ней сплетения. От сплетений отдельные волокна направляются к кровеносным сосудам, в собственную оболочку альвеол и разветвляются между их клетками, образуя секреторные окончания. Здесь же, кроме того, много чувствительных окончаний, как свободных, так и инкапсулированных (тельца Краузе, генитальные и пластинчатые тельца Фатера-Пачини).

ГЛАВА 12. ОРГАНЫ ЧУВСТВ

12.1. ОРГАН ЗРЕНИЯ

Орган зрения, или глаз, – рецептор, воспринимающий световые раздражения. Его внутренняя оболочка, или *сетчатка*, играет роль светочувствительного экрана. Отростки ее нервных клеток собираются в один пучок и формируют зрительный нерв. Остальные оболочки – средняя и наружная – имеют механическое значение (обеспечивают питание глаза). В число преломляющих сред глаза входят прозрачная *роговица*, служащая передней стенкой наружной оболочки, *водянистая влага*, заполняющая пространство между роговицей и хрусталиком, хрусталик – прозрачный двояковыпуклый орган, имеющий форму линзы, и *стекловидное тело*, заполняющее полость глаза позади хрусталика. В результате преломления световых лучей изображение наблюдаемых предметов строится на сетчатой оболочке. Интенсивность освещения регулируется *радужной оболочкой* с отверстием и в центре – *зрачком*. Гладкие мышечные волокна радужной оболочки могут сокращаться и этим изменять диаметр зрачка. Аккомодация наведения глаза на фокус осуществляется хрусталиком, изменяющим свою выпуклость сокращением *ресничной мышцы*. Вследствие такого сокращения хрусталик становится более выпуклым, а при расслаблении мышцы занимает первоначальное положение, ввиду чего световые лучи преломляются под другим углом.

В состав глаза входит и вспомогательный аппарат, служащий для движения и защиты: мышцы глаза, веки с ресницами и слезная железа (с отводящими слезы путями).

У позвоночных животных глаз развивается из выпячивания боковой стенки промежуточного мозга. Оно быстро растет в длину, и его свободный конец расширяется в *глазной пузырь* – зачаток внутренней оболочки глазного яблока. Остальная часть выпячивания – *глазной стебелек* – служит зачатком зрительного нерва. В дальнейшем глазной пузырь превращается в двустенный *глазной бокал*. Наружный его листок формирует пигментный эпителий сетчатки, внутренний – все остальные ее слои.

Одновременно с развитием глазного яблока эктодерма, покрывающая зачаток глаза, образует утолщение – *хрусталиковую пластинку*, через некоторое время преобразующуюся во впячивание – *хрусталиковый мешочек*. Последний затем отщепляется в виде *хрусталикового пу-*

зырька, остается в пространстве между свободными краями глазного бокала и становится *хрусталиком*.

Покрывающая хрусталик кожа, от эпителия которой он отщепляется, просветляется и дает начало *роговице*.

Мезенхима, скапливающаяся в большом количестве в этом участке, является продолжением развивающихся мозговых оболочек. Наружные ее слои представляют твердую оболочку, покрывающую зрительный нерв, а в области глаза превращающуюся в склеру и в соединительнотканную основу роговицы. Глубже расположенные слои мезенхимы дают начало внутренним оболочкам зрительного нерва и продолжают в среднюю оболочку глаза.

Некоторое количество мезенхимы врастает внутрь глаза и принимает участие в формировании *стекловидного тела*, которое развивается из нейроглии сетчатки. Из остальной мезенхимы образуется соединительная ткань, окружающая глаз. Миотомы области головы участвуют в образовании мышц глазного яблока, складки кожи превращаются в веки и конъюнктиву, а разрастания эпителия — в слезную железу.

12.2. ГЛАЗНОЕ ЯБЛОКО

Внутренняя, или сетчатая, оболочка глаза (retina) разграничивается на *зрительную часть*, выстилающую изнутри заднюю, большую часть глазного яблока, и *слепую часть*. Последнюю делят на *ресничную часть*, покрывающую ресничное тело, и *радужную*, прилегающую изнутри к радужной оболочке. Слепая часть отграничивается от зрительной зубчатым краем.

Клетки сетчатки. В самом наружном слое сетчатки заложен ее *пигментный эпителий*. От внутренней поверхности его клеток в глубину сетчатки отходят отростки, или *бороды*, они окружают светочувствительные клетки, лежащие в следующем слое. При сильном освещении пигментные зернышки перемещаются из тела эпителиальной клетки в бороду и этим заслоняют от света охватываемые ими палочки и колбочки. В темноте они передвигаются в обратном направлении (у млекопитающих такое движение пигмента еще недостаточно доказано). Кроме того, клетки пигментного эпителия играют определенную роль в питании палочковых и колбочковых клеток, участвуя в образовании светочувствительных белков.

Следующий слой сетчатки образован *палочковыми и колбочковыми* клетками. Эти первично чувствующие клетки имеют продолговатую форму и состоят из наружных отделов, называемых *палочками* и *колбочками* (периферические волокна), и внутренних, вытянутых в виде

волокон (центральные волокна) с расширением — ядросодержащей частью. *Палочки*, в свою очередь, состоят из наружных и внутренних члеников. Как показывает электронная микроскопия, *наружный членик* содержит множество тонких дисков, наложенных друг на друга, наподобие монетных столбиков, и распадающихся под действием ультразвука. Эти диски представляют двойные мембраны и их можно изолировать. Они также состоят из белковых и липидных слоев, причем последние обладают свойством двойного лучепреломления и потому хорошо видны в поляризованном свете. Кроме того, в наружном членике имеется пучок из 9 пар протофибрилл, что позволяет рассматривать палочки как видоизмененные реснички. *Внутренний членик* соединяется с наружным при помощи узкого перешейка, вблизи которого находится сосредоточение митохондрий. Здесь же имеется базальное тельце, на котором заканчиваются протофибриллы, приходящие сюда через перешеек из наружного членика.

В состав белков наружных члеников палочек входит светочувствительное вещество *зрительный пурпур*, или *родопсин*, которое разлагается на свету и вновь восстанавливается в темноте. Он представляет соединение белка с витамином А, недостаточность которого вызывает «куриную слепоту» и ведет к регенерационным процессам. При заболеваниях, связанных с отслоением сетчатки, когда происходит разрушение зрительного пурпура, образуются промежуточные продукты между ним и витамином А (ретинолом).

Как показывают гистохимические исследования, во внутреннем членике находятся разнообразные ферменты, главным образом окислительные, а также гликоген и другие вещества, что позволяет рассматривать эту часть клетки как силовую станцию, вырабатывающую энергию, необходимую для восприятия зрительных ощущений.

Наружные отделы колбочковых клеток, то есть *колбочки*, как показали новейшие электронно-микроскопические исследования, имеют не только коническую, но нередко и палочковидную форму. Отличием их от палочек служит иная форма дисков. Диски колбочек не являются двойными мембранами, изолированными от плазмалеммы, как в палочках, но представляют складки клеточной оболочки. Поэтому колбочковые клетки отличаются от палочковых не формой наружного отдела, а наличием или отсутствием связи дисков с клеточной оболочкой. Поэтому и диски палочек можно рассматривать как отщепившиеся складки плазмалеммы. Светочувствительному белку в колбочках — *иодопсину* — приписывают участие в осуществлении цветового зрения. Полагают, что имеется три вида колбочек в связи с воспри-

ятием трех основных цветов. У домашних животных с дневным зрением колбочек в сетчатке больше, чем палочек, а с сумеречным — меньше.

Электрофизиологические исследования установили, что нервные импульсы возникают только при изменении силы света, действующего на сетчатку, и продолжаются лишь несколько секунд. Поэтому в процессе зрения происходит непрерывное движение глаз, в результате чего изображение падает все на новые участки сетчатки.

Нейроцитами, в которые вступает воспринятое светочувствительными клетками раздражение, являются *биполярные клетки*. Они формируют следующий клеточный слой и, как показывает их название, обладают двумя отростками. Один из них (дендрит) следует к наружной поверхности сетчатки и связывается здесь с внутренними отделами палочковых или колбочковых клеток, глубоко вдавливаясь в их концы, образуя с ними синаптические соединения, а другой (аксон) направляется в глубину и оканчивается синапсами на дендритах и телах, лежащих в следующем слое ганглиозных клеток. Тела биполярных клеток округлы и в основном заняты ядром.

Биполярные клетки являются чувствительными; составленный ими слой сетчатки соответствует чувствительным ганглиям черепно-мозговых нервов и называется *ганглием сетчатки*. Ядра некоторых биполярных клеток особенно близко лежат к следующему за ним слою. Клетки, которым принадлежат эти ядра, проводят раздражение в противоположном направлении — к зрительным клеткам и называются центрифугальными биполярными клетками. В этом же слое (в наружной зоне) располагаются и клетки, образующие горизонтальные связи, — *горизонтальные клетки*. Их короткие дендриты направлены к светочувствительным клеткам, а более длинный аксон следует в горизонтальном направлении. Все эти отростки заканчиваются между палочками и колбочками. Во внутренней зоне этого же слоя находятся *амакриновые клетки* круглой или грушевидной формы. Короткий отросток каждой из них тут же рассыпается на множество мельчайших ветвей, которые направляются к внутренней поверхности сетчатки и, разветвляясь дальше, образуют ассоциативные горизонтальные связи между ганглиозными клетками, а также между собой.

От биполярных клеток раздражение передается мультиполярным *ганглиозным клеткам*, образующим ганглиозный слой, называемый также *ганглием зрительного нерва*.

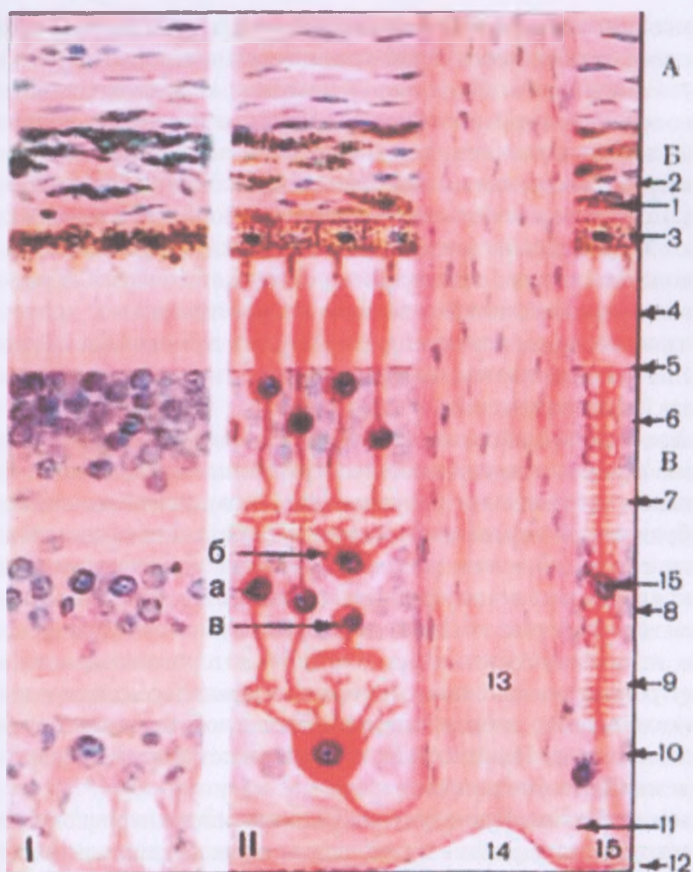


Рисунок 94 – Задняя стенка глаза. I – рисунок с гистологического препарата. Окраска гематоксин-эозином. Увеличение: об. 40, ок. 15. II – схема; А – склера; Б – сосудистая оболочка.

I – пигментная клетка; 2 – кровеносный сосуд; В – сетчатка; 3 – пигментный слой (эпителий); 4 – слой палочек и колбочек; 5 – наружная глиальная пограничная мембрана; 6 – наружный зернистый слой (тела зрительных клеток); 7 – наружный сетчатый слой; 8 – внутренний зернистый слой: а – тело биполярной нервной клетки; б – горизонтальная нервная клетка; в – центрофугальная биполярная нервная клетка (амакриновая клетка); 9 – внутренний сетчатый слой; 10 – ганглионарный слой; 11 – слой нервных волокон; 12 – внутренняя глиальная пограничная мембрана; 13 – зрительный нерв; 14 – диск зрительного нерва; 15 – поддерживающая глиальная клетка-волокно (Мюллерово волокно).

Поскольку сетчатку следует рассматривать как выпячивание стенки мозгового пузыря, этот слой соответствует ассоциативным ядрам промежуточного мозга. Одна часть ганглиозных клеток соединяется с отдельными биполярными клетками, другая – с их группами. В первом случае, очевидно, возможен более дробный анализ зрительного ощущения, во втором каждая клетка получает раздражение от большей области сетчатки. Есть два вида ганглиозных клеток – большие и малые. Первые участвуют в проведении зрительных ощущений, вторые (их больше) – вегетативные и связаны с центрами продолговатого мозга. Кроме того, периодически в них возникают явления нейросекреции.

За ганглиозными клетками размещается *слой нервных волокон*, состоящий из аксонов клеток, которые сходятся к месту выхода зрительного нерва и формируют его.

Нейроглиальный остов сетчатки. Нейроглия сетчатки представляет собой строму, поддерживающую описанные выше клетки. В ней в вертикальном направлении размещаются *опорные клетки-волокна*, которые образуют на внутренней поверхности сетчатки расширенные основания и, суживаясь в виде волокон, достигают палочек и колбочек. Их овальные ядра лежат во внутреннем ядерном слое. Посылая в стороны пластинчатые отростки, эти клетки образуют губчатой структуры скелет сетчатки, из особенно густых переплетений которого создаются наружная и внутренняя пограничные мембраны. Первая находится под палочками и колбочками, вторая отграничивает слой нервных волокон от стекловидного тела. Помимо этих волокон, в сетчатке встречаются астроциты и элементы микроглии.

Слои сетчатки. При изучении сетчатки под микроскопом видны, считая снаружи, следующие одиннадцать слоев: 1) пигментный эпителий; 2) слой палочек и колбочек; 3) наружная пограничная мембрана (уплотненные отростки опорных клеток-волокон в области нижних участков палочковых и колбочковых клеток); 4) наружный зернистый слой (ядра палочковых и колбочковых клеток); 5) волокнистый слой (волоконнообразные внутренние отделы палочковых и колбочковых клеток); 6) наружный сетчатый слой (разветвления дендритов биполярных клеток); 7) внутренний зернистый слой (ядра биполярных, горизонтальных, амакринных клеток и опорных клеток-волокон); 8) внутренний сетчатый слой (разветвления невритов биполярных и дендритов ганглиозных клеток); 9) ганглиозный слой (мультиполярные ганглиозные клетки); 10) слой нервных волокон (невриты ганглиозных клеток); 11) внутренняя пограничная мембрана (уплотненная сеть отростков оснований опорных клеток-волокон).

Особенности строения сетчатки в разных отделах определяют тем, что не все отделы сетчатки имеют одинаковое значение, так как изображение чаще всего попадает на ее центральную часть. Эта область наилучшего зрения называется у животных *центральным участком сетчатки*. Здесь отмечается наибольшая концентрация светочувствительных клеток. Другой областью сетчатки, характеризующейся физиологическими и гистологическими особенностями, является *слепое пятно*. Здесь нет светочувствительных клеток, и слой нервных волокон достигает очень большой толщины, так как в этом участке находится выход из сетчатки зрительного нерва. Число светочувствительных клеток в сетчатке уменьшается и по направлению вперед, к ее радужной части. Они замещаются опорными клетками-волоконками, а в зубчатом крае, ресничной и радужной частях сетчатки вообще отсутствуют.

Анализатор зрения. Световые раздражения, воспринятые светочувствительными клетками, передаются чувствительным биполярным нейронам сетчатки, далее направляются к ганглиозным клеткам и по их аксонам проходят в составе зрительного нерва. Внутри черепа зрительные нервы перекрещиваются (у млекопитающих лишь часть их волокон, а именно идущие от медиальной половины сетчатки), благодаря чему сетчатка каждого глаза связана с обоими полушариями мозга. После перекреста волокна зрительного нерва продолжают в виде зрительных путей, и основная их масса достигает зрительных бугров – латерального коленчатого тела. Клетки, на которых оканчиваются эти волокна, располагаются в такой же, но обратной последовательности, что и клетки сетчатки, которым эти волокна принадлежат. Поэтому коленчатое тело служит как бы зеркальным изображением сетчатки.

Отростки клеток зрительного бугра направляются в затылочную область коры.

Таким образом, в зрительном анализаторе насчитывается три нейрона (без палочковых и колбочковых клеток, относящихся к первично-чувствующим клеткам, и без боковых ответвлений к четверохолмью нейронам коры): биполярные клетки, ганглиозные клетки и клетки латерального коленчатого тела.

Средняя оболочка глаза распадается на три части: сосудистую, входящую в число элементов стенки глазного яблока; ресничное тело, охватывающее хрусталик, и радужную оболочку, находящуюся в передней части глаза.

Сосудистая оболочка представляет сеть соединительнотканых волокон, смешанную с пигментной тканью и, как показывает ее название, богатую кровеносными сосудами. Последние образуют две сети: одну из крупных сосудов и вторую, центральнее от нее, из капилляров.

Снаружи и изнутри эта оболочка специальными пластинками соединяется со склерой и сетчаткой. Считая снаружи, в ней различают следующие четыре слоя: 1) *надсосудистую пластинку* (lamina fuscascerae), представляющую собой сплетение эластических волокон и пластин; она соединяет сосудистую оболочку со склерой; в ней содержатся пигментные клетки и имеются щели, заполненные цереброспинальной жидкостью и сообщающиеся с субарахноидальным пространством; 2) *сосудистую, или основную, пластинку* (lamina vasculosa) – самую большую по толщине, построенную из такой же соединительной ткани, что и предыдущая, и заключающую в себе густую сеть кровеносных сосудов; эта пластинка богато пигментирована; 3) *хориокапиллярную пластинку* (lamina choriocapillaris) в виде густой сети капилляров, окруженных гомогенным веществом; 4) *базальную пластинку* (lamina basilaris) – очень тонкую нежноволокнистую оболочку, кажущуюся однородной и связанную с пигментным эпителием сетчатки. Между сосудистой и хориокапиллярной пластинками у хищных животных лежит безсосудистая *клеточная выстилка* (tapetum cellulosum), обуславливающая свечение глаз в темноте отраженным светом; у копытных *фиброзная выстилка* (tapetum fibrosum), а у всеядных – сеть тонких эластических волокон.

Сосудистая оболочка играет большую роль в питании сетчатки и регуляции внутриглазного давления.

Ресничное тело (corpus ciliare) выполняет функции фиксации и растяжения хрусталика, то есть наводит глаз и имеет вид окружающего его пояса, представляющего утолщение сосудистой оболочки. Разделяется она на две части: периферическую гладкую – ресничный кружок и центральную, покрытую складками, – ресничный венчик.

Ресничный кружок построен подобно описанной выше сосудистой оболочке, только в нем нет хориокапиллярной пластинки. **Ресничный венчик** является продолжением ресничного кружка и собран в радиальные складки – *ресничные отростки*, обращенные свободными утолщенными концами к хрусталику. Они заключают в своей основе богатую кровеносными сосудами соединительную ткань и покрыты ресничной частью сетчатки. Последняя продуцирует водянистую влагу – жидкость, заполняющую пространства между роговицей, радужной оболочкой и хрусталиком. В треугольном пространстве между ресничным телом и склерой размещается *ресничная мышца* из гладких мышечных клеток, расположенных в кольцевом, радиальном и меридиональном направлениях. На передней поверхности ресничного тела находится кольцевидной формы нервное *ресничное сплетение*. От него отходят двигательные и чувствительные волокна в ресничное тело и его мышцу,

в радужную оболочку, а также сосудистые нервы. Для ресничного тела характерна только парасимпатическая иннервация.

Радужная оболочка (iris) занимает переднюю часть средней оболочки под роговицей. Суживая и расширяя зрачок, она регулирует количество лучей, попадающих внутрь глазного яблока, то есть играет роль диафрагмы. Пространство между радужной оболочкой и роговицей называется *передней камерой глаза*, а между радужной оболочкой и хрусталиком – *задней камерой глаза*; оба пространства сообщаются между собой через зрачок и содержат прозрачную жидкость – *водянистую влагу*. Изнутри стенки камер покрыты особым видом однослойного плоского эпителия.

Радужная оболочка в своей основе имеет гладкую мышечную и рыхлую соединительную ткани, а у жвачных и всеядных – более плотную. Ее наружная поверхность покрыта *эпителием*. Далее следует *сосудистый слой*, состоящий из рыхлой соединительной ткани с многочисленными кровеносными сосудами. Со стороны задней камеры глаза лежит *радужный отдел сетчатки* из одного ряда многогранных крупных клеток, представляющих продолжение его пигментного слоя. Сосудистый слой отделяется от эпителия и сетчатки *наружным и внутренним пограничными слоями* из основного вещества и фиброцитов. Во всех перечисленных пяти слоях имеются в различном количестве пигментные клетки, которые обуславливают цвет глаз. Исключение составляет радужная оболочка альбиносов; у них из-за отсутствия пигмента хорошо проявляются кровеносные сосуды, пигментные клетки отсутствуют.

В радужной оболочке имеются гладкие мышечные клетки, регулирующие величину зрачка. *Сфинктер зрачка* находится в сосудистом слое и состоит из плоских пучков гладких мышечных клеток. У домашних животных, обладающих зрачком овальной формы, пучки переплетаются под острым углом, величина которого зависит от направления длинной оси зрачка.

Дилататор зрачка по происхождению является производным сетчатки и потому находится между сосудистым слоем радужной оболочки и радужным отделом сетчатки. Он состоит из радиальных, косо расположенных гладких мышечных клеток в области периферии радужины. Их основания содержат ядра и пигмент. Наружная часть дилататора, прилегающая к соединительной ткани, лишена пигмента, поэтому кажется светлее. У домашних птиц мускулатура радужной оболочки поперечнополосатая.

В радужной оболочке рассеяны многочисленные кровеносные сосуды, а также нервы.

У жвачных у верхнего края зрчка находятся соединительнотканые «виноградные зерна» – выросты радужной оболочки, пронизанные кровеносными сосудами и содержащие сильно пигментированные клетки.

Наружная оболочка глаза состоит из двух частей: склеры плотной оболочки глазного яблока, играющей в основном механическую роль, и роговицы – прозрачного переднего отдела.

Склера (sclera) построена из плотной соединительной ткани, переходящей к поверхности в более рыхлую. Волокна этой ткани собраны в пучки и плотные пластинки, переплетающиеся между собой наподобие корзинки. Расположение волокон отвечает механическим воздействиям глазных мышц и внутриглазного давления. В месте выхода зрительного нерва в склере находится *решетчатое поле* – множество мелких отверстий, через которые проходят нервные пучки, формирующие зрительный нерв. На границе с роговицей на внутренней поверхности склеры выступает утолщение – *валик склеры*, хорошо видимый у плотоядных животных. За ним следует *пограничное кольцо* из эластических и коллагеновых пучков, особенно хорошо выраженное у лошади и крупного рогатого скота. Между пограничным кольцом и валиком склеры располагается кольцевидной формы *ресничное венозное сплетение*. Снаружи склера покрыта соединительной тканью и в передней части – конъюнктивой.

У птиц в связи с неполным окостенением стенок орбиты склера вблизи роговицы содержит мелкие костные чешуйки, располагающиеся в виде черепицы и играющие роль защиты глазного яблока. Отсюда в направлении к месту выхода зрительного нерва они в склере заменяются гиалиновым хрящом.

В склере мало кровеносных сосудов; представлены они широко петливой сетью капилляров. Это объясняет слабые регенерационные способности данной оболочки. Среди нервов склеры встречаются миелиновые и безмиелиновые нервные волокна. Они переплетаются в виде корзинки, так же, как и соединительнотканые волокна. В состав нервов входит много чувствительных волокон; они воспринимают изменения внутриглазного давления и заканчиваются петельками и древовидными разветвлениями.

Роговица построена из плотной соединительной ткани собственной оболочки, покрывающего ее снаружи многослойного плоского эпителия и выстилающего ее изнутри однослойного плоского эпителия. Между поверхностными оболочками и собственной оболочкой с обеих сторон хорошо выражены пограничные пластинки. Таким образом, в роговице имеются следующие слои: 1) многослойный плоский *передний*

эпителий роговицы, – продолжение эпителия конъюнктивы глазного яблока. Его поверхностные клетки не ороговевают и содержат ядра; 2) *передняя пограничная пластинка* (хорошо развита у крупного рогатого скота, слабее – у овцы, у свиньи и лошади ее нет); 3) *собственная оболочка роговицы* из плоских коллагеновых пучков, между которыми находится склеивающее вещество. Пучки расходятся во всевозможных направлениях и обмениваются волокнами, в связи с чем лучепреломляющая способность роговицы одинакова в разных местах. Между пучками остается система щелей, в которых помещаются плоской формы отростчатые фиброциты; 4) *задняя пограничная пластинка* большей толщины, чем передняя. Под электронным микроскопом видно, что она состоит из тончайших фибрилл, очевидно коллагеновых, которые, пересекаясь, образуют темные узелки и составляют довольно правильные шестиугольные фигуры; 5) *задний эпителий роговицы* из одного слоя плоских клеток, переходящий в эпителий радужной оболочки. Кровеносные сосуды проходят в роговице лишь в узкой краевой зоне в виде капиллярных сетей. Однако при воспалительных процессах они разрастаются и могут проникать даже в ее центральную часть, что ведет к помутнению роговицы. Лимфатическая система этой оболочки формируется из узких лимфатических щелей звездчатой формы, сообщающихся с ресничным венозным сплетением. Заполняющая щели жидкость роговицы служит не только для питания тканей, но также является источником образования волокон. В ее состав входят мукополисахариды, изменение которых может вызвать помутнение роговицы. Роговица очень богата нервами, особенно чувствительными; своими многочисленными окончаниями они достигают соединительной ткани и эпителия. Все нервы лишены оболочек и образуют сплетения в собственной оболочке раковины и непосредственно под эпителием.

Преломляющие среды глазного яблока. К ним относятся описанные выше роговица и водянистая влага, а также хрусталик и стекловидное тело.

Хрусталик состоит из капсулы хрусталика, эпителия хрусталика и собственного вещества хрусталика.

Капсула хрусталика – тонкая прозрачная оболочка, сходная с кутикулой. *Эпителий хрусталика* происходит из передней стенки хрусталикового пузырька. Его клетки в процессе развития становятся ниже и занимают переднюю поверхность хрусталика. *Собственное вещество хрусталика* состоит из хрусталиковых волокон – шестигранных, сильно вытянутых и совершенно прозрачных палочек. Они развиваются из эпителия задней стенки хрусталикового пузырька, клетки которого очень сильно удлинняются и совершенно заполняют его полость. Одни из них

имеют ядра, другие, располагающиеся преимущественно в центре, безъядерные. При приближении к краям хрусталика клетки его эпителия становятся все выше, принимают меридиональное положение и постепенно переходят в хрусталиковые волокна. Кровеносных сосудов и нервов в хрусталике нет.

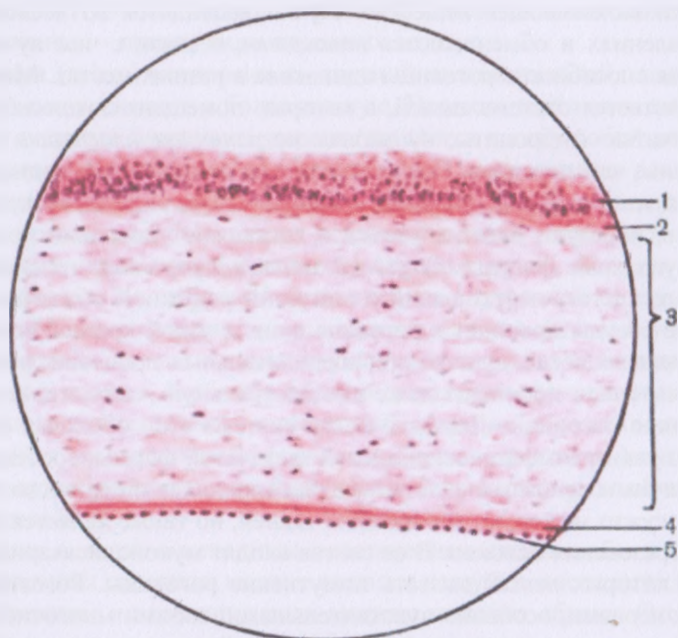


Рисунок 95 – Роговица.

1 – передний (многослойный плоский) эпителий роговицы; 2 – передняя пограничная пластинка; 3 – собственное вещество роговицы; 4 – задняя пограничная пластинка; 5 – «эндотелий» передней камеры (однослойный плоский эпителий).

Фиксируется хрусталик ресничной связкой волокнистым кольцом, внутренний край которого прикрепляется к хрусталику, а наружный – к ресничной мышце. Волокна связки оканчиваются на капсуле хрусталика, охватывая последнюю передней и задней поверхностей.

Стекловидное тело (corpus vitreum) напоминает войлоковидное переплетение перепутывающихся в разных направлениях тончайших волокон, и пропитанных жидкой массой – водянистой влагой. В ней встречаются и отдельные лимфоциты. На поверхности волокна становятся все более плотными и переходят во внутреннюю пограничную

мембрану ресничного отдела сетчатки. Во всей этой массе видна зернистость.

Жидкости глазного яблока не только играют роль преломляющих сред, но также поддерживают постоянное внутриглазное давление, повышение которого ведет к тяжелым заболеваниям и даже может вызвать отслоение сетчатки.

Сосудистая система глазного яблока служит источником питания всех оболочек глаза и образования его жидких сред. Глаз получает кровь из центральной артерии сетчатки и ресничных артерий.

Центральная артерия сетчатки проходит внутри зрительного нерва и вместе с ним проникает в сетчатку. Здесь она отдает ряд радиальных ветвей, которые на периферии сетчатки распадаются на капилляры, формирующие широко петлистую сеть, питающую все глубокие слои сетчатки. В наружном зернистом слое и в слое палочек и колбочек сосудов нет; эти слои получают питательные вещества от капиллярной пластинки сосудистой оболочки. Капиллярная сеть сетчатки собирается в вены; они сливаются во все более крупные стволы, идущие параллельно артериям и впадающие в *центральную вену сетчатки*.

Ресничные артерии – ветви глазничной артерии и артерий глазных мышц – питают главным образом сосудистую оболочку и склеру. Эта группа сосудов включает следующие артерии: 1) *короткие задние ресничные артерии* – питают сосудистую оболочку; 2) *длинные задние ресничные артерии* (две) – проходят между сосудистой оболочкой и склерой и вблизи наружного края радужной оболочки образуют *большое артериальное кольцо*. Отсюда ветви направляются в ресничное тело и радужную оболочку, где у зрачкового края сходятся и образуют *малое артериальное кольцо*; 3) *передние ресничные артерии* – происходят от артерий глазных мышц. Они анастомозируют с ветвями задних ресничных артерий и разветвляются в конъюнктиве и склере, а также в периферических частях роговицы и ресничной мышце. Капилляры, происходящие от этих артерий, собираются в вены, следующие параллельно артериям. Их наиболее крупные ветви сливаются в области экватора глазного яблока в несколько стволиков, так называемые *вихревые вены*.

Лимфатическая система глазного яблока представлена лимфатическими пространствами. Лимфатических сосудов в нем нет.

Зрительный нерв покрыт мозговыми оболочками, между которыми находятся такие же подоболочечные пространства, и в области мозга. С этими пространствами сообщаются щели между склерой и сосудистой оболочкой. Отсюда жидкость продвигается в камеры глаза, лимфатически щели и пространства.

12.3. ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ ГЛАЗНОГО ЯБЛОКА

Веки – складки кожи, выполняющие функцию защиты глаза. На их краях кожа переходит в слизистую оболочку глаза – конъюнктиву, которая продолжается дальше с век на глазное яблоко и покрывает его переднюю поверхность. Кожа век тонкая и построена, как в других местах. Края век усажены 2–3 рядами чувствительных волос – ресниц. Под кожей небольшое количество подкожной клетчатки, а за ней – слой поперечнополосатых мышечных волокон круговой мышцы века. Следующий слой – фасция, в которой лежит сухожилие мышцы, поднимающей верхнее или опускающей нижнее веко.

Продолжением фасции на край века служит *тарсальная пластинка* из плотной соединительной ткани, заключающая в себе разветвленные альвеолярные *тарсальные железы*, по форме напоминающие кукурузный початок. У свиньи они очень коротки и изогнуты в виде рожка. Их выводные протоки (несколько десятков) открываются в один ряд на внутренней поверхности края века. Гистологически они построены, как сальные железы, и продуцируют жировую глазную смазку, покрывающую ресницы. Есть предположение, что их секрет содержит бактерицидные вещества. У птиц веки не имеют тарсальной пластинки и тарсальной железы. Однако часто в нижнем веке имеется хрящевая пластинка.

Внутренняя оболочка века, или *конъюнктива*, имеет в основе соединительнотканную собственную пластинку, часто содержащую лимфатические узелки. Покрыта она призматическим (лошадь, хищные) или смешанным (жвачные, свиньи) многослойным эпителием, содержащим в верхних рядах бокаловидные клетки. При переходе на глазное яблоко эпителий постепенно становится многослойным плоским. *Третье веко* представляет складку конъюнктивы; в основе его лежит скелет в виде *хряща третьего века* (у лошади, свиньи и кошки – из эластической хрящевой ткани, у животных других видов – из гиалиновой). Здесь встречаются также лимфатические узелки и мелкие железы типа слезной.

У птиц третье веко развито хорошо и способно полностью закрывать роговицу.

Веко очень богато нервами, что важно для осуществления мигательного рефлекса. Они образуют чрезвычайно густое сплетение в конъюнктиве и тарсальной пластинке. Многочисленные нервные волокна оплетают корни ресниц и тарсальные железы. Свободные нервные окончания проникают в эпителиальную ткань, а различные клубочки и

инкапсулированные тельца рассеяны в соединительной ткани. Кожная поверхность век имеет такие же нервы, как кожа в других местах.

12.4. ОРГАН ОБОНЯНИЯ

Орган обоняния – это периферическая часть обонятельного анализатора. Рецепторными элементами в нем являются первичночувствующие нейросенсорные обонятельные клетки – специализированные биполярные афферентные нейроны.

По степени развития органа обоняния животных делят на макроматиков – с хорошо развитым обонянием (большинство животных), микроматиков – со слабо развитым обонянием (приматы) и anosmatikov – вторично утративших обоняние (дельфины, киты).

Орган обоняния заложен в слизистой оболочке верхней и частично средней раковины носа, покрытой обонятельным эпителием. Четкой границы между респираторным и обонятельным эпителием не обнаруживается, ибо в оральном направлении снижается плотность расположения обонятельных клеток до их полного исчезновения. Обонятельному эпителию у рогатого скота и свиней свойствен желтый цвет, у лошадей – коричневый.

В составе однослойного многорядного призматического обонятельного эпителия различают клетки трех типов: рецепторные (обонятельные), опорные (поддерживающие) и камбиальные.

Обонятельная клетка или клетка Шульце – это типичный биполярный нейрон. Тело клетки характеризуется овальной формой и содержит хорошо выраженные общеклеточные органеллы. В его центральной части залегает крупное круглое ядро. Короткий дендрит направлен в сторону носовой полости. Он заканчивается расширением – обонятельной булавой диаметром 1–2 мкм, которая выступает над поверхностью эпителия. На вершине булавки расположены подвижные реснички длиной 50–100 мкм, воспринимающие пахучие вещества (в обонятельных клетках рогатого скота их около 17, овец – 40–50, собак – 100–150). Реснички от булавки отходят в разные стороны параллельно поверхности эпителия.

От базального полюса рецепторных клеток отходят длинные и тонкие аксоны. Они прободают базальную мембрану эпителия, выходят в собственную пластинку слизистой оболочки, окружаются леммоцитами и формируют безмиелиновые нервные волокна, объединяющиеся в обонятельные нити, которые проникают в черепную полость через отверстия решетчатой кости. Их совокупность и представляет собой обо-

нительный нерв, который приносит чувствительные импульсы к промежуточным нейронам обонятельных луковиц головного мозга.

Поддерживающие клетки расположены между рецепторными нейронами. Это высокие призматические эпителиальные клетки с овальными ядрами и микроворсинками на широких апикальных полюсах. В клетках хорошо развиты органеллы общего назначения, выражены тонофибриллы, секреторные гранулы, а также пигментные включения, придающие обонятельной выстилке соответствующий цветовой оттенок.

Поддерживающие клетки выполняют опорную, защитную и трофическую функции по отношению к рецепторным нейронам.

Базальные клетки – кубические по форме, расположены на базальной мембране, интенсивно делясь, обеспечивают камбиальную функцию.

В собственной пластинке слизистой оболочки, лежащей под обонятельным эпителием, расположены простые, иногда разветвленные, трубчато – альвеолярные железы. Выделяемый ими слизисто-серозный секрет покрывает поверхность обонятельного эпителия. В нем растворяются некоторые химические вещества вдыхаемого воздуха, которые действуют на рецепторные белки, встроенные в плазмалемму обонятельных ресничек. В результате явления конформации белковых молекул раздражение трансформируется в нервный импульс, который по аксону передается в головной мозг.

12.5. ОРГАН ВКУСА

Орган вкуса – это периферическая часть вкусового анализатора. Рецепторными элементами в периферическом отделе анализатора являются сенсоэпителиальные вкусовые клетки – видоизмененные эпителиоциты и вторичночувствующие биполярные афферентные нейроны. Их основная локализация – вкусовые сосочки языка: грибовидные, валиковидные и листовидные. Каждый вкусовой сосочек представляет собой определенной формы складку слизистой оболочки.

Вкусовым рецепторным органом являются вкусовые почки (луковицы). Почки расположены на боковых поверхностях сосочков языка среди клеток многослойного плоского неороговевающего эпителия. Наибольшее количество вкусовых почек содержит листовидный сосочек языка (до 7 000).

Вкусовая почка – это тельце яйцевидной формы у жвачных, веретеновидной – у свиньи и овальной – у лошади. Почка состоит из 30–80 удлинённых эпителиальных клеток, плотно прилегающих друг к дру-

гу. Продольная ось почки ориентирована перпендикулярно поверхности языка. Почка отделена базальной мембраной от подлежащей соединительной ткани.

На поверхности плоского многослойного неороговевающего эпителия сосочков языка вкусовая почка открывается отверстием – вкусовой порой. Пора ведет в небольшое углубление – вкусовую ямку.

На дне валиковидных и листовидных сосочков открываются протоки разветвленных, трубчатых слюнных желез. Железы выделяют жидкий серозный секрет. Он растворяет частицы корма, увеличивая возможность вкусового анализа.

Во вкусовой почке различают несколько типов клеток. Рецепторные сенсорноэпителиальные вкусовые клетки составляют 10–15% от общего числа дифференцированных клеток вкусовой почки. Апикальный полюс вытянутых по длине рецепторных клеток снабжен ресничками, которые увеличивают воспринимающую поверхность. Ядра клеток овальные, расположены базально.

Дендриты вторичночувствующих биполярных нейроцитов из соединительной ткани собственной пластинки проникают во вкусовую почку и заканчиваются синаптическими нервными окончаниями на боковой поверхности рецепторных клеток.

Опорные (поддерживающие) клетки составляют основную клеточную популяцию (до 70%) вкусовой почки, выполняя опорную и защитную функции. Они расположены между рецепторными клетками. Опорные клетки имеют призматическую форму, с удлиненными крупными ядрами и темноокрашенной цитоплазмой.

Продолжительность жизни большинства клеток вкусовой почки равна в среднем 10 дням. Постепенно клетки отмирают и фагоцитируются. Обновление клеток осуществляется за счет дифференциации камбиальных базальных клеток. Они залегают на дне вкусовой почки и не достигают вкусовой поры.

Вещества корма, растворенные в слизисто-серозном секрете слюнных желез, попадают через вкусовую пору в луковичу. Сигнальные белки плазмалеммы ресничек сенсорноэпителиальных рецепторных клеток обеспечивают возникновение возбуждения, которое переводится в типичный нервный импульс вторичночувствующими афферентными нервными клетками, аксоны которых в составе языкоглоточного нерва передают его в промежуточный центр вкусового анализатора, расположенный в продолговатом мозге.

12.6. ОРГАН СЛУХА И РАВНОВЕСИЯ

Орган слуха и равновесия является периферическим звеном слухового и вестибулярного анализаторов. Рецепторные клетки, воспринимающие звуковые, вибрационные и гравитационные сигналы, находятся в перепончатом лабиринте внутреннего уха и сопряжены с биполярными афферентными нейронами вестибулярного и спирального ганглиев, формируя в совокупности вторичночувствующий экстерорецептор.

Располагаясь во внутреннем ухе, рецепторный аппарат слуха и равновесия надежно защищен от повреждающих факторов внешней среды. Но чтобы обеспечить передачу колебаний звуковой волны непосредственно на рецептор, необходимо иметь целый ряд вспомогательных морфологических образований, формирующих наружное и среднее ухо, структурные компоненты которого улавливают звуковую волну и передают ее через барабанную перепонку на подвижно соединенные слуховые косточки среднего уха, на соединительнотканную перепонку овального окошка, отделяющую среднее ухо от внутреннего. Ее колебательные движения теперь передаются на перилимфу, заполняющую вестибулярную лестницу улитки, а через отверстие в куполе последней – на перилимфу барабанной лестницы.

На основной пластинке барабанной лестницы, прикрепленной к концу спиральной костной пластинки и к наружному краю костного лабиринта, и располагается спиральный (кортиев) орган из слуховых сенсорноэпителиальных и поддерживающих клеток. За счет секрета поддерживающих эпителиоцитов над слуховыми клетками формируется неподвижная покровная (кортиева) пластинка, а над ней косо возвышается вестибулярная мембрана, ограничивающая внутренний лабиринт от вестибулярной лестницы. Таким образом, внутренний перепончатый лабиринт улитки имеет в поперечном сечении треугольную форму, заполнен эндолимфой и ограничен от костного двумя соединительнотканноэпителиальными мембранами, прикрепленными с одной стороны к костной спиральной пластинке, а с другой – к внешнему краю костного лабиринта через его соединительнотканнососудистый слой.

Слуховые (волосковые) клетки имеют несколько десятков коротких, в виде волосков, ресничек с включенными в их плазмалемму рецепторными белками. При колебании перилимфы в барабанной лестнице колеблется в такт звуковой волны основная мембрана вместе с поддерживающими и волосковыми клетками. Волоски слуховых клеток упираются при этом в неподвижную кортиеву мембрану, вследствие чего и возникает первичное их возбуждение, которое переводится в нервный импульс биполярными чувствительными нейронами спирального

ганглия, лежащими в канале спиральной костной пластинки. Их аксоны формируют акустический корешок слухового нерва, входящего в слуховые центры продолговатого мозга.

Орган равновесия представлен также сенсоэпителиальными, поддерживающими и нервными клетками. Они формируют в перепончатом лабиринте круглого и овального мешочков преддверия внутреннего уха слуховые пятна, а в ампулах полукружных каналов – слуховые гребешки.

Поддерживающие клетки этих структур образуют за счет своих секретов вокруг длинных ресничек чувствительных клеток своеобразный студневидный купол, на поверхности которого оседают кристаллы солей кальция и фосфора – отолиты.

При изменении положения головы и тела в пространстве за счет переливания пери- и эндолимфы отолиты смещаются, деформируют купол статических пятен, вследствие чего изгибаются реснички волосковых клеток и возникает первичное их возбуждение.

В слуховых гребешках полукружных каналов реснички у волосковых клеток длиннее. При изменении угловых скоростей и вращении тела они перекручиваются, создавая при участии вторичночувствующих вестибулярных нейроцитов ощущение ускорения движения и ориентации тела в пространстве. Аксоны биполярных афферентных нейронов вестибулярного ганглия формируют статический корешок слухового нерва.

ГЛАВА 13. ОРГАНЫ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Нервная система образована различными органами, в которых ведущей тканью, формирующей паренхиму, является нервная ткань.

Функциями нервной системы являются:

- *отражательная функция* – обеспечение связи организма с внешней средой, отражение внешнего мира или состояния внутренних органов в определенных образах или ощущениях;

- *регуляторная функция* – регуляция специфических функций клеток, тканей и органов;

- *координационная функция* – обеспечение взаимодействия между специализированными органами в процессе их функционирования, объединение органов в системы органов;

- *интегративная функция* – объединение систем органов в единый организм.

С морфологической точки зрения выделяют **центральную нервную систему (ЦНС)** и **периферическую нервную систему (ПНС)**. К центральной нервной системе относятся головной и спинной мозг. ЦНС осуществляет высшие функции интеграции (интеграция на организменном уровне), высшую нервную деятельность (сознание, память, мышление). ПНС включает нервные узлы (ганглии), стволы, сплетения и окончания. Она ответственна за интеграцию, гомеостаз на клеточном, тканевом и органном уровне.

С морфофункциональной точки зрения в единой нервной системе выделяют ***соматическую нервную систему***, иннервирующую скелетные мышцы, и ***вегетативную нервную систему***, которая иннервирует все внутренние органы и сосуды, регулирует все жизненно важные процессы в организме животных.

13.1. КОРА БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Кора больших полушарий головного мозга образована перикарионами различных по размерам и функциям нейронов, нервными волокнами и клетками нейроглии – олигодендроцитами и протоплазматическими астроцитами. Структурно-функциональной единицей коры является **модуль** – это совокупность нейронов разных типов, сгруппированных вокруг одного центрального кортико-кортикального волокна

Цитоархитектоника (закономерности в расположении клеток), различают 6 слоев клеток:

- 1) молекулярный слой
- 2) наружный зернистый слой
- 3) пирамидный слой
- 4) внутренний зернистый слой
- 5) ганглионарный слой
- 6) слой полиморфных клеток

Миелоархитектоника (закономерности хода нервных волокон), номера в скобках показывают какому клеточному слою соответствует слой волокон:

- тангенциальный слой
- надполосковый слой
- наружный полосковый слой
- межполосковый слой
- внутренний полосковый слой
- **ассоциативные волокна** – связывают участки одного полушария
- **комиссуральные волокна** – соединяют кору разных полушарий
- **проекционные волокна** – связывают кору с подкорковыми структурами

В состав *коры головного мозга* входит до 14 миллиардов нейронов различной формы. Больше всего пирамидных нейронов, есть также звездчатые, веретеновидные, корзинчатые, паукообразные и другие формы.

Пирамидные нейроны имеют пирамидную форму, размеры их – от 10 до 140 мкм. От верхушки отходит верхушечный дендрит, который направляется в молекулярный слой; от боковых поверхностей – боковые дендриты. Боковые дендриты, отходящие от основания, называются *основными*. От основания пирамиды отходит аксон.

Молекулярный слой (*stratum moleculare*) содержит мало нейронов и состоит преимущественно из горизонтально расположенных волокон. В этот слой поступают дендриты от всех слоев коры головного мозга. Здесь видны мелкие веретеновидные клетки, отростки которых располагаются параллельно поверхности коры.

Наружный зернистый слой (*stratum granulosum externum*) состоит из мелких нейронов различной формы: пирамидных, звездчатых, овальных. Пирамиды этого слоя имеют размеры около 10 мкм. Их верхушечные дендриты направляются в молекулярный слой, боковые – ветвятся здесь же, аксоны выходят в белое вещество и снова возвращаются в кору, образуя кортико-кортикальные нервные волокна.

Пирамидный слой (*stratum pyramidale*) состоит из мелких и средних пирамид (10–40 мкм). Мелкие пирамидные нейроны располагаются более поверхностно, средние – глубже. Верхушечные дендриты пирамид

направляются в молекулярный слой, боковые — образуют синапсы с нейронами этого слоя, аксон — направляется в белое вещество, образует кортико-кортикальное волокно, которое возвращается в кору и направляется в молекулярный слой. Одни кортико-кортикальные волокна заканчиваются синапсами в своем полушарии и называются *ассоциативными*, другие проходят через мозолистое тело на противоположное полушарие и называются *комиссуральными*.

Внутренний зернистый слой (stratum granulosum internum) состоит из мелких нейронов овальной, пирамидной формы, шипиковых звездчатых нейронов. Дендриты нейронов этого слоя направляются в молекулярный слой, аксоны выходят в белое вещество.

Ганглионарный слой (stratum ganglionare) состоит из гигантских пирамид — клеток Беца (В.А. Бец — это киевский ученый, который впервые увидел и описал эти клетки). Верхушечные дендриты этих клеток направляются в молекулярный слой, боковые — располагаются в этом же слое, контактируя с соседними нейронами. Часть аксонов гигантских пирамид направляется в спинной мозг, образуя пирамидные, или кортикоспинальные, пути, которые заканчиваются на моторных нейронах спинного мозга. Другая часть аксонов направляется к ядрам ствола головного мозга, образуя кортиконуклеарные пути, заканчивающиеся в красном ядре, ядрах нижних олив, моста, откуда поступают в мозжечок в виде моховидных волокон.

От аксонов пирамид, образующих кортикоспинальные пути, отходят коллатерали, которые возвращаются в кору головного мозга, а также к красному ядру, хвостатому ядру, ядрам нижних олив, моста и др.

Полиморфный слой (stratum multiformis) называется так потому, что здесь имеются различные формы нейронов: веретеновидные, пирамидные и др. Дендриты этих нейронов поднимаются в молекулярный слой, аксоны выходят в белое вещество и принимают участие в образовании кортикоспинальных (пирамидных) путей.

Рефлекторная дуга с заходом в кору головного мозга. 1-й нейрон расположен в чувствительном спинном ганглии или в ганглии головы, аксоны нейронов спинных ганглиев направляются либо в собственное ядро заднего рога, либо к нежному и клиновидному ядрам продолговатого мозга. В этих ядрах заложен 2-й нейрон. Аксоны вторых нейронов направляются к зрительным буграм. В зрительных буграх заложен 3-й нейрон. Аксоны третьих нейронов в виде специфических волокон направляются к нейронам коры головного мозга, которые являются 4-м нейроном. Аксоны четвертых нейронов в составе пирамидного пути направляются к моторным нейронам спинного мозга, являющимися 5-м нейроном, аксон которого направляется к скелетным мышцам.

Существуют 2 типа коры: 1) гранулярный и 2) агранулярный. *Гранулярный тип коры* характеризуется тем, что в нем хорошо развиты зернистые слои (II и IV). Такой тип коры находится в области чувствительных центров (слухового, зрительного). *Агранулярный тип коры* характеризуется слабым развитием зернистых и сильным развитием пирамидных (III и V) слоев и слоя полиморфных клеток.

Модули коры головного мозга представлены макроколонками, диаметр которых составляет около 300 мкм. Модуль – это многократно повторяющаяся структура, выполняющая одни и те же функции. В коре головного мозга человека имеется около 3 миллионов модулей. Каждая макроколонка формируется вокруг кортико-кортикального волокна (аксона пирамидного нейрона II или III слоев коры). В состав макроколонки входят микроколонки, диаметр которых менее 100 мкм. В каждой макроколонке имеется возбуждающая и тормозная системы.

Возбуждающая система модуля состоит из волокон и нейронов. К макроколонке от зрительных бугров подходят 2 специфических волокна, которые заканчиваются синапсами на шипиковых клетках внутреннего зернистого слоя или на базальных дендритах пирамид III слоя. Шипиковые и пирамидные нейроны, таким образом, относятся к возбуждающей системе. Среди шипиковых нейроцитов есть 2 разновидности: 1) клетки фокального типа, аксоны которых заканчиваются на верхушечных дендритах пирамид; 2) клетки диффузного типа, аксоны которых заканчиваются на базальных дендритах пирамидных нейронов. Аксоны пирамидных нейронов являются кортико-кортикальными волокнами.

От пирамидных нейронов каждой колонки отходят 3 кортико-кортикальных волокна, которые после выхода в белое вещество возвращаются в кору своей половины полушария. Они называются *ассоциативными кортико-кортикальными волокнами*. Вокруг каждого из этих волокон формируется макроколонка. Кроме того, от каждого модуля отходит еще 2 кортико-кортикальных волокна, которые через мозолистое тело переходит во вторую половину полушария; эти волокна называются *комиссуральными*. Вокруг каждого из них тоже формируется по макроколонке.

Таким образом, каждый модуль связан с 3 модулями своей половины и 2 модулями противоположной половины полушария.

Кортико-кортикальное волокно поднимается от VI слоя коры к I – молекулярному слою. На своем пути кортико-кортикальное волокно отдает веточки к нейронам каждого слоя, на которых образуются синаптические связи. Достигнув молекулярного слоя, кортикокортикальное

волокно разделяется Т-образно на 2 веточки, которые распространяются далеко за пределы макроколони.

Таким образом, к возбуждающей системе относятся два специфических нервных волокна, идущих от зрительных бугров, шипиковые клетки фокального и диффузного типов, пирамидные нейроны и кортико-кортикальные волокна, являющиеся аксонами пирамидных нейронов.

Тормозная система модуля включает 4 разновидности тормозных нейронов: 1) нейроны с аксональной кисточкой; 2) корзинчатые большие и малые; 3) аксо-аксональные и 4) нейроны с двойным букетом дендритов.

Тормозные нейроны с аксональной кисточкой располагаются в пределах молекулярного слоя и образуют тормозные синапсы на веточках кортико-кортикальных волокон, препятствуя прохождению импульса по горизонтали.

Малые корзинчатые тормозные нейроны располагаются в V, III и II слоях. Их аксоны образуют тормозные синапсы на пирамидах этих трех слоев. *Большие корзинчатые нейроны* образуют тормозные синапсы на пирамидах вышеуказанных 3-х слоев, но за пределами своей колонки.

Аксоаксональные тормозные нейроны располагаются в III и II слоях, и образуют тормозные синапсы на пирамидных нейронах этих двух слоев.

Тормозные нейроны с двойным букетом дендритов характеризуются тем, что их аксоны образуют тормозные синапсы на всех остальных тормозных нейронах, растормаживая, таким образом, пирамидные нейроны. Эти тормозные нейроны получают импульсы от шипиковых клеток, а шипиковые клетки одновременно передают возбуждающие импульсы на пирамидные нейроны. Поэтому одновременно с растормаживанием происходит возбуждение пирамидных нейронов.

Миеоархитектоника коры головного мозга. В коре головного мозга имеются ассоциативные нервные волокна, которые связывают отдельные участки одного полушария; комиссуральные волокна, соединяющие участки разных полушарий; проекционные нервные волокна, идущие от коры к нижележащим центрам нервной системы; горизонтальные нервные волокна, расположенные на уровне молекулярного, внутреннего зернистого и ганглионарного слоев.

13.2. МОЗГОВЫЕ ОБОЛОЧКИ

Мозг покрыт 3 оболочками: 1) мягкой мозговой оболочкой (pia mater); 2) паутинной оболочкой (arachnoidea); 3) твердой мозговой оболочкой (dura mater).



Рисунок 96 – Кора больших полушарий головного мозга.

1 – молекулярная пластинка; 2 – наружная зернистая пластинка (нервные клетки-зёрна и малые пирамидальные клетки); 3 – пирамидальная пластинка: а – слой малых и средних пирамидальных клеток; б – слой больших пирамидальных клеток; 4 – внутренняя зернистая пластинка (звёздчатые клетки и клетки-зёрна); 5 – ганглиозная пластинка (большие и гигантские пирамидальные клетки); 6 – пластинка многоформных клеток; 7 – кровеносные сосуды.

Мягкая мозговая оболочка представлена рыхлой соединительной тканью, повторяет ход извилин, в ней проходят кровеносные сосуды, нервные волокна, есть отдельные нейроны.

Паутинная оболочка не повторяет ход извилин, она как бы натянута между гребнями этих извилин. Между мягкой и паутинной оболочкой имеется субарахноидальное пространство, заполненное жидкостью. От мягкой мозговой к паутинной оболочке проходят коллагеновые волокна.

Твердая мозговая оболочка прилежит к надкостнице, состоит из плотной оформленной соединительной ткани. Между твердой и паутинной оболочкой имеется субдуральное пространство, также заполненное жидкостью.

В спинном мозге между твердой мозговой оболочкой и надкостницей позвонков имеется эпидуральное пространство, заполненное соединительной тканью.

Кровоснабжение мозга. В спинной мозг проникают переднорешковые и заднорешковые артерии, которые разветвляются в мягкой мозговой оболочке. Их мелкие ветви заходят в белое и серое вещество спинного мозга. Крупный артериальный ствол в основном проходит в области передней центральной вырезки спинного мозга. Вены проходят отдельно от артерий и локализируются в дорсальной части мягкой спинномозговой оболочки. Венозная кровь оттекает от спинного мозга через переднорешковые и заднорешковые вены.

Кровеносная система головного мозга складывается из позвоночных и сонных артерий, которые сливаются, образуя базальные артерии. Базальные артерии разветвляются в мягкой мозговой оболочке, откуда мелкие артериальные ветви проникают в белое и серое вещество. Капилляры мозга имеют непрерывную эндотелиальную выстилку и хорошо развитую базальную мембрану. Снаружи капилляры покрыты отростками волокнистых глиальных астроцитов. Поэтому стенка капилляров обладает строго избирательной проницаемостью, предотвращающей пропуск вредных веществ в ткань мозга, – гематоэнцефалический барьер.

13.3. СПИННОЙ МОЗГ

Источником развития спинного мозга является туловищный отдел нервной трубки и мезенхима. Спинной мозг расположен в позвоночном канале животных, является трубчатым образованием и частью центральной нервной системы. Анатомически спинной мозг состоит из двух симметричных половинок, отграниченных друг от друга вентраль-

ной срединной щелью, содержащей рыхлую соединительную ткань, и дорсальной срединной перегородкой из плотной неоформленной соединительной ткани.



Рисунок 97 – Спинной мозг. Гистологический препарат поперечного среза спинного мозга на уровне грудных сегментов. 1 – мягкая оболочка; 2 – задняя срединная перегородка; 3 – белое вещество: а – задние канатики; б – боковые канатики; в – передние канатики; 4 – серое вещество: г – задние рога; б – боковые рога; е – передние рога; ж – мозговые перегородки; з, и – центральное промежуточное вещество; 5 – центральный канал; 6 – передняя срединная вырезка.

Функции спинного мозга: 1) собственная сегментарно-рефлекторная; 2) проводниковая, обеспечивающая связь между головным мозгом, туловищем, конечностями, внутренними органами и др.

Строение. В спинном мозге различают серое и белое вещество.

Серое вещество. На поперечном срезе спинного мозга серое вещество имеет вид буквы «Н». Выделяют вентральные, латеральные (шейные, грудные, два поясничных) и дорсальные рога серого вещества.

Серое вещество представлено:

- 1) телами нейроцитов и их отростками;
- 2) нервными окончаниями с синаптическим аппаратом;
- 3) макро- и микроглией;
- 4) сосудами.

Нейроциты серого вещества спинного мозга являются *мультитипными*. Они делятся на:

а) нейроны с немногочисленными слабоветвящимися дендритами;

б) нейроны с ветвящимися дендритами;

в) переходные формы нейроцитов.

В зависимости от того, куда идут отростки нейроцитов, выделяют:

а) внутренние нейроны – отростки (аксоны) которых заканчиваются синапсами в пределах спинного мозга;

б) пучковые нейроны – аксон которых идет в составе пучков (проводящих путей) в другие отделы спинного мозга или головного мозга;

в) корешковые нейроны – отростки которых покидают спинной мозг и образуют вентральные двигательные корешки.

На поперечном срезе нейроны группируются в *ядра*, в составе которых находятся сходные по строению и функции нейроны. Эти ядра классифицируются на:

1) собственное ядро – располагается в центре дорсального рога;

2) грудное ядро или ядро Кларка-Шиллинга – локализуется у основания дорсального рога;

3) базиллярное ядро – латеральнее и несколько глубже располагается у основания дорсального рога;

4) промежуточное медиальное ядро – располагается в промежуточной зоне.

В передних рогах располагаются двигательные (моторные) нейроны – это крупные мультиполярные клетки, диаметром 100 мкм, их количество составляет более 1 млн. Аксоны двигательных нейроцитов выходят из спинного мозга по передним корешкам и в составе периферических нервов достигают скелетных мышц, где заканчиваются на каждом мышечном волокне нервно-мышечным синапсом (моторной бляшкой). На продольном срезе спинного мозга моторные нейроны группируются в колонки, на поперечном срезе – в ядра. Моторные нейроны каждой колонки иннервируют только одну мышцу.

Различают следующие *группы ядер моторных нейроцитов*:

а) медиальная группа – иннервирует мышцы туловища;

б) центральная группа – иннервирует мышцы тазового и плечевого пояса;

в) латеральная группа – иннервирует мышцы конечностей.

В каждой группе ядер моторные нейроны в функциональном отношении подразделяются на:

а) альфа моторные нейроны большие – передают импульс на мышечные волокна, вызывая быстрые сокращения;

б) альфа моторные нейроны малые – поддерживают тонус скелетных мышц;

в) гамма моторные нейроны – направляют аксоны к мышечным волокнам нервно-мышечного веретена.

В дорсальной части заднего рога из глубины кнаружи последовательно располагаются мелкие нейроны, которые формируют:

1) студневидное вещество – также содержит интернейроны, продуцирующие опиоидные пептиды, которые влияют на болевые ощущения и создают «ворота боли»;

2) губчатую зону;

3) пограничную зону.

Самые боковые части серого вещества в шейном и грудном отделах называются сетчатой формацией. Здесь залегают нейроны, которые гасят нервные импульсы и предохраняют головной мозг от перегрузок.

Белое вещество. Белое вещество окружает снаружи серое вещество. Белое вещество представлено:

1) пучками миелиновых нервных волокон, которые формируют проводящие пути на протяжении всего спинного мозга;

2) астроцитами и отдельными нейронами;

3) гемокapиллярами.

В белом веществе различают 4 вида проводящих путей:

1) пути собственного рефлекторного аппарата спинного мозга;

2) пути, соединяющие спинной и головной мозг;

3) восходящие (афферентные) пути;

4) нисходящие (эфферентные) пути.

13.4. МОЗЖЕЧОК

Мозжечок – крупная часть головного мозга, борозды и извилины на разрезе имеют характерную для него картину – «дерево жизни».

Функции: координации движения и равновесия.

Строение. Мозжечок состоит из коры и белого мозгового вещества.

Кора мозжечка содержит 3 слоя:

1) молекулярный (наружный);

2) ганглионарный (средний);

3) зернистый (внутренний).

Молекулярный слой содержит:

а) корзинчатые клетки, которые имеют длинные аксоны, образующие многочисленные коллатерали вокруг тел грушевидных нейронитов в нижней трети этого слоя;

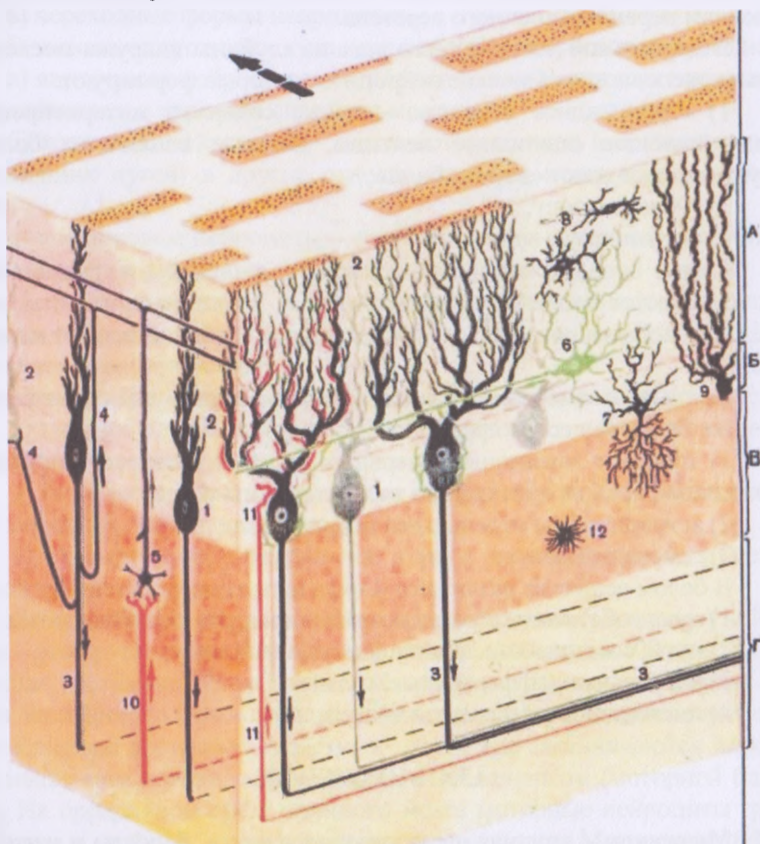


Рисунок 98 – Строение и ассоциативные связи мозжечка. Схема. Широкой пунктирной стрелкой указано направление извилины мозжечка. А – молекулярный слой; Б – ганглиозные нервные клетки; В – зернистый слой; Г – белое вещество; 1 – ганглиозная нервная клетка (клетка Пуркинье); 2 – дендриты ганглиозных нервных клеток; 3 – нейриты ганглиозных нервных клеток; 4 – коллатерали ганглиозной нервной клетки; 5 – нервные клетки-зёрна; 6 – корзинчатая нервная клетка; 7 – большая клетка-зерно (клетка Гольджи); 8 – звёздчатая нервная клетка; 9 – глиальная клетка с сультаном (бергмановское волокно); 10 – моховидное нервное волокно; 11 – лазающее нервное волокно; 12 – астроглиальная клетка.

б) звездчатые клетки, которые лежат выше корзинчатых и бывают 2-х видов – 1) небольшие клетки с короткими отростками и 2) крупные нейроны с длинными отростками.

Корзинчатые и звездчатые клетки представляют собой ассоциативные нейроны и оказывают тормозное действие на грушевидные клетки ганглионарного слоя мозжечка.

Ганглионарный слой содержит грушевидные нейроны (клетки Пуркина), которые располагаются в один ряд, под слоем корзинчатых клеток. От основания грушевидных клеток отходит аксон в сторону зернистого слоя, а от вершины тела отходят 2–3 дендрита в молекулярный слой и располагаются в одной плоскости, перпендикулярной длине извилины. На дендритах имеются многочисленные синапсы в виде шипиков.

Зернистый слой содержит: а) главные клетки – зерновидные нейроны (клетки-зерна) и б) вспомогательные клетки – звездчатые тормозные нейроны или клетки Гольджи.

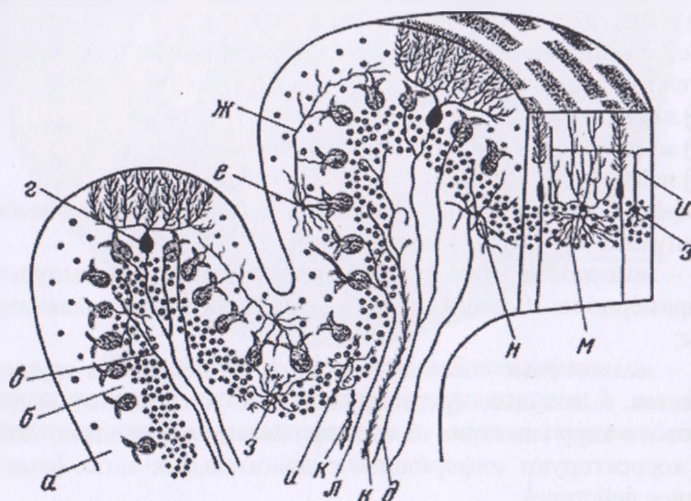


Рисунок 99 – Схема строения коры мозжечка.

а – молекулярный; б – ганглиозный слой; в – зернистый слой; г – грушевидные клетки; д – их нейриты с коллатералими; е – корзинчатые нейроны; ж – их нейриты; з – малые нейроны-зёрна; и – их нейриты; к – моховидные волокна; л – ползучие волокна; м – короткие нейриты больших нейронов-зёрен; н – длинные нейриты больших нейронов-зёрен

Зерновидные нейроны – это клетки с небольшим ядром и узким ободком цитоплазмы, которые имеют 3–6 тонких дендритов с концевыми веточками наподобие птичьей лапки и 1 аксон, идущий в молекулярный слой, где Т-образно делится. Параллельно идущие волокна аксона образуют синаптические связи с дендритами корзинчатых, звездчатых и грушевидных нейронов.

Клетки Гольджи делятся на 3 вида: 1) звездчатые с коротким аксоном, 2) звездчатые с длинными аксонами и 3) веретенообразные горизонтальные нейроны. Первые два вида клеток тормозят передачу нервного импульса грушевидным клеткам и также обеспечивают связь между разными областями мозжечка. Третий вид клеток – горизонтальные нейроны лежат между зернистым и ганглионарным слоями. Они имеют длинные горизонтально идущие дендриты, а аксон их уходит в белое вещество мозжечка.

Нейроглия в мозжечке – представлена волокнистыми и протоплазматическими астроцитами, а также олигодендроцитами. Микроглия в виде глиальных макрофагов представлена в молекулярном и ганглионарном слоях.

Белое вещество находится под корой мозжечка и составляет мозговое тело. Оно состоит:

- 1) ядра мозжечка;
- 2) афферентных и эфферентных волокон;
- 3) нейроглии.

Афферентные волокна делятся на 2 вида, по которым возбуждающие импульсы поступают в кору мозжечка:

1 – *моховидные волокна* – обеспечивают передачу импульса аксонами примерно на 10 зерновидных клеток, а после на грушевидные нейроны;

2 – *лиановидные волокна* – стелются по дендритам грушевидных нейронов, а импульсы (регулирующие тонус скелетных мышц) проецируются в кору мозжечка на специфические грушевидные клетки, которые корректируют информацию о двигательных актах (оказывается тормозное действие).

Эфферентные волокна мозжечка – эти волокна формируют пути, составленные аксонами грушевидных клеток и нейронами ядер мозжечка. Волокна создают условия, чтобы передавать импульсы о регулирование актов движения.

Следовательно, мозжечок сам не сохраняет память о двигательных актах, он только их регулирует.

13.5. СПИННОМОЗГОВОЙ ГАНГЛИЙ

Спинномозговой ганглий или узел. Ганглии лежат по ходу ventральных двигательных корешков спинного мозга. Орган компактный, имеет строму и паренхиму.

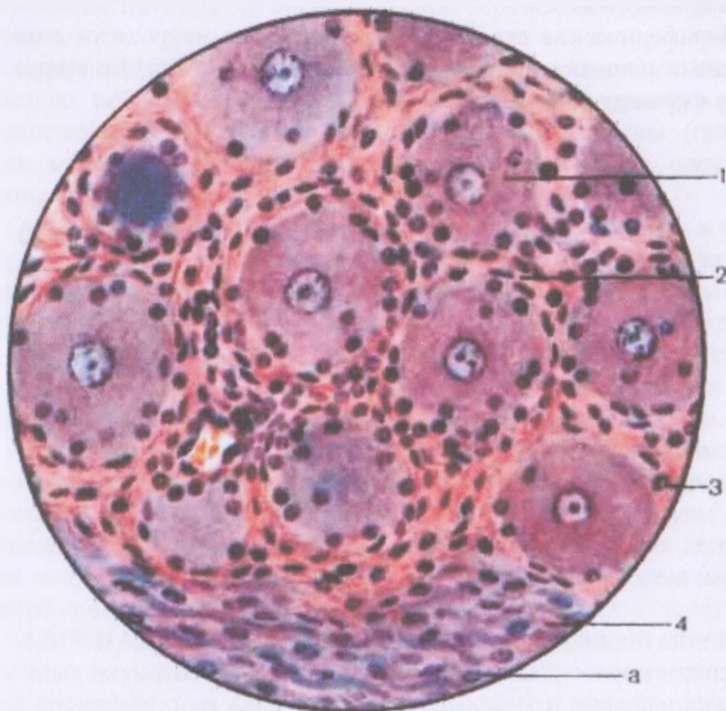


Рисунок 100 – Спинномозговой узел кошки.

1 – нервная клетка; 2 – соединительнотканная капсула; 3 – мандрильная глиальная клетка; 4 – нервные волокна; а – ядро лимфоцита (шванновской клетки).

Строма: 1) капсула из плотной неоформленной соединительной ткани и 2) прослойки рыхлой соединительной ткани.

Паренхима: 1) тела нейроцитов и их отростки, 2) клетки нейроглии.

Нейроциты по классификации являются псевдоуниполярными по строению и чувствительными по функции. От тела псевдоуниполярного нейрона отходит один отросток, который Т-образно делится на 2 отростка:

- а) *центральный* – аксон, который вступает в спинной мозг;
- б) *периферический* – отросток, направляющийся на периферию и заканчивающийся рецептором.

Центральные отростки чувствительных нейроцитов формируют задние корешки и передают нервные импульсы на ассоциативные нейроны спинного мозга.

Периферические отростки чувствительных нейроцитов в составе смешанных спинномозговых нервов направляются на периферию и в органах формируют рецепторы.

СЛОВАРЬ ГИСТОЛОГИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ

А

АГРАНУЛОЦИТ, *agranulocytic*, i, m (от гр. а частица отрицания + лат. *granulum*, i, m зерно + гр. *kytos* клетка) – лейкоцит, не содержащий в своей цитоплазме специфической зернистости (лимфоциты и моноциты).

АДВЕНТИЦИАЛЬНАЯ ОБОЛОЧКА, *tunicaadventitia* (лат. *tunnica*, ae, f оболочка, кожа и *adventitius*, a, um пришлый) – рыхлая соединительная ткань, соединяющая трубчатые органы (пищевод, трахея, каудальные отделы прямой кишки и влагалища, сосуды) со смежными структурами.

АДЕНОГИПОФИЗ, *adenohypophysis*, is, f (от гр. *aden* железа + *hypo* под + *physis* образование) – железистая доля гипофиза, образующаяся от эктодермы первичной ротовой полости. В А. различают: инфундибулярную часть, охватывающую в области гипофизарной ножки проксимальную часть нейрогипофиза снаружи; промежуточную часть, которая располагается между дистальными частями аденогипофиза и нейрогипофиза, и дистальную часть аденогипофиза.

АДРЕНАЛИН, *adrenalinum*, i, m – гормон мозгового вещества надпочечников; образуется также на концах постганглионарных симпатических волокон при их возбуждении. А. суживает сосуды брюшной полости; при этом происходит опорожнение кровяных депо (особенно сосудов селезенки и печени) и увеличение количества циркулирующей крови; сосуды сердца и мозга расширяются.

АДРЕНАЛОВАЯ СИСТЕМА – часть эндокринной системы позвоночных животных, состоящая из микро- и макроскопических скоплений хромаффинных клеток, вырабатывающих и выделяющих в кровеносное русло адреналин и норадреналин. Клетки А. с. называются хромаффинными из-за их свойства легко окрашиваться слоями хромовой кислоты. Самым крупным скоплением хромаффинных клеток является мозговое вещество надпочечников; отсюда и название А. с. (лат. *ad* при + *ren* почка).

АДРЕНОКОРТИКОТРОПНЫЙ ГОРМОН (АКТГ) – гормон дистальной части аденогипофиза, стимулирующий функцию коры надпочечника. АКТГ вырабатывается хромофобными клетками аденогипофиза.

АКРОСОМА, *acrosoma*, atis, n (гр. *acros* верхний, крайний + *soma* тело) – чехликообразная структура, окружающая переднюю часть головки сперматозоида. Она состоит из наружной и внутренней акросомальной мембран, окружающих акросомальное содержимое с гид-

ролитическими энзимами (гиалуронидаза, арильсульфатаза, акрозин), способствующими проникновению сперматозоида через прозрачную зону яйца.

АКСОЛЕММА, *axolemma*, atis, n (гр. axonf + lemma кожа) — плазматическая мембрана, покрывающая снаружи цитоплазму аксона (аксоплазму).

АКСОН, *axon*, i, n (гр. axon) — нитевидный отросток нейрона, в котором большинство клеточных органелл отсутствует. В физиологическом смысле А. называется тот единственный отросток, по которому импульсы передаются от тела нейрона к другим нейронам или к тканям рабочих органов. Согласно физиологической концепции, существуют лишь монаксонные нейроны, морфологи же различают и биаксонные нервные клетки (чувствительные нейроны).

АКТИН (от гр. aktis луч) — белок микрофиламентов мышечных и других клеток. А. соединяется с миозином, образуя актомиозин, обуславливающий сократительную способность мышц.

АЛЛАНТОИС, *allantois*, idis, f (гр. alias колбаса + eidos вид) — плодная оболочка, развивающаяся из задней кишки зародыша; заполнена плодной мочой. А. размещается между хорионом и амнионом, окружая последний у лошади и плотоядных полностью, а у парнокопытных — частично. С телом плода А. соединяется посредством тонкого протока. А. содержит кровеносные сосуды, идущие к фетальной плаценте и от нее. Срастаясь с хорионом, А. участвует в образовании алланта-хориона.

АЛЬВЕОЛА, *alveolus*, i, m (лат. ячейка, луночка, пузырек) — овальная или мешкообразная структура с просторным просветом (концевые отделы некоторых желез, легочные пузырьки и зубные ячейки верхней и нижней челюстных костей).

АЛЬВЕОЛЯРНАЯ БРОНХИОЛА, *bronchiolus alveolaris* (от гр. bronchos воздухоносная труба и лат. alveolus) — бронхиола, в стенке которой встречаются отдельные легочные альвеолы, благодаря которым она участвует в дыхании. А. б. называется также респираторной бронхиолой.

АЛЬВЕОЛЯРНЫЙ МЕШОЧЕК, *sacculus alveolaris* (от лат. sacculus, i, m мешочек и alveolus) — неопределенной формы полое пространство в конце альвеолярных протоков, окруженное легочными альвеолами.

АМИТОЗ, *amitosis*, is, f (гр. а без + mitos нить) — изредка встречающийся тип клеточного деления, при котором сохраняется внутренняя структура ядра (хромосомы не выявляются, и веретено деления не образуется).

АМНИОН, *amnion*, ii, n (гр.) — водная оболочка, внутренняя плодная оболочка, окружающая зародыш или плод в виде замкнутого пузыря; соединен с телом плода посредством пупочного канатика (который он охватывает снаружи) и заполнен амниотической жидкостью.

АМПУЛЛЯРНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ, *glandulae ampullares* (лат. *glandula*, ae, f железа и *ampullaf*) — разветвленные трубчато-альвеолярные железы концевой отдела семявыводящего протока; встречаются также у животных, не имеющих ампулообразного расширения семявыводящего протока (хряк, кот).

АНАЛИЗАТОРЫ (от гр. *analysis* разложение) — органы чувств, состоящие из воспринимающей части (рецептора), проводникового отдела, передающего возбуждение в центральную нервную систему, и высшего центра в коре большого мозга (термин И. П. Павлова).

АНАСТОМОЗ, *anastomosis*, is, f (гр. соединение) — соединение между двумя сосудами, нервами или мышцами, между двумя каналами или двумя полыми внутренними органами.

АНАФАЗА, *anaphasis*, is, f (гр. *ana* обратно и *phasis* фаза) — фаза расхождения парных хромосом в процессе клеточного деления — митоза и мейоза.

АНГИОЛОГИЯ, *angiologia*, ae, f (гр. *angeion* сосуд и *logos* учение) — раздел морфологии, посвященный учению о кровеносных и лимфатических сосудах, о сердце и кровеносных органах.

АНИМАЛЬНЫЙ (лат. *animal*, *alis*, n животное) — животный, относящийся к животному.

АПИКАЛЬНЫЙ (лат. *apex*, *picis*, m верхушка) — верхушечный, обращенный кверху.

АПОКРИННАЯ ПОТОВАЯ ЖЕЛЕЗА, *glandulae sudoriferae apocrina* (гр. *apocřino*) — вид потовых желез, который встречается у человека в аксиллярной, лонной и перинеальной областях, а у животных — по всей коже. Их секрет содержит некоторое количество органических веществ (особенно у лошади). Проток А. п. ж. открывается (противоположно потоку меро-, или эккринновых потовых желез) не на поверхность кожи, а в волосяное влагалище. Секрет А. п. ж. имеет характерный для каждого отдельного индивидуума запах.

АПОКРИННАЯ СЕКРЕЦИЯ (гр. *apocřino* отделяю) — вид выделения секрета, который сопровождается отторжением верхушечных частей секреторных клеток. Свойственна апокринным потовым и частично добавочным мужским половым и молочным железам.

APUD-СИСТЕМА — см. *Диффузная эндокринная система*.

АРГИРОФИЛЬНЫЕ ВОЛОКНА (гр. *argyros* серебро и *philein* любить) – вид соединительнотканых волокон, способных связывать соли серебра, из которых металлическое серебро восстанавливается под действием света или редуцирующих веществ в виде черного осадка (гранул). А. в. называются также ретикулярными волокнами.

АРТЕРИОЛА, *arteriole*, ае, f – тончайшие артериальные сосуды, переходящие в капилляры. Внутренней и наружной эластической мембран у них нет; медия состоит из одного или двух слоев мышечных клеток.

АРТЕРИЯ, *arteria*, ае, f (гр. *aer* воздух и *terein* содержать) – кровеносный сосуд, через который кровь направляется от сердца к различным частям тела; содержит в большом круге кровообращения артериальную, а в малом, или легочном, круге – венозную кровь. Стенка А. состоит из внутренней, средней и наружной оболочек. В соответствии с функцией и структурным составом средней оболочки артерии разделяются на эластические, или проводящие, и на мышечные, или распределяющие.

АСТРОЦИТ, *astrocytus*, i, m (от гр. *aster* звезда + *kytos* клетка) – нейроглиальная клетка эктодермального происхождения, которая характеризуется наличием волокнистых или цитоплазматических отростков (волокнистый и протоплазматический астроциты).

АТРЕТИЧЕСКИЙ ФОЛЛИКУЛ, *folliculus atreticus* (гр. а без + *trema* отверстие) – дегенерирующий яичниковый фолликул.

АТРОФИЯ, *atrophia*, ае, f (от гр. а отрицание + *trophe* питание) – уменьшение объема ткани или органа в результате общего или местного нарушения питания. А. бывает физиологическая и патологическая. Развивается А. медленно и является хроническим процессом.

АУТОЛИЗ, *autolysis*, is, f (от гр. *autos* сам + *lysis* растворение) – посмертное растворение клеток и тканей под действием собственных ферментов.

АЦИДОФИЛИЯ, *acidiphilia*, ае, f (лат. *acidum*, i, n кислота + гр. *philein* любить) – свойство клеток окрашиваться кислыми красителями (в противоположность базофилии – окрашиваемости основными красителями).

АЦИНУС ЛЕГКОГО, *acinus pulmonis* (лат. *acinus*, i, m ягода, *pulmo*, onis, m легкое) – структурная единица легкого, к которой подходит терминальная бронхиола.

АЦИНУС ПЕЧЕНИ, *acinus hepatis* (лат. *acinus* f, *hepar*, patis, n) – структурно-функциональная единица печени; в его состав входят части двух рядом расположенных соседних классических долек, снаб-

женные терминальными ветвями воротной вены и печеночной артерии в совокупности с конечными желчными канальцами. На срезе А. п. имеет форму ромба. У его острых углов проходят центральные вены, а у тупого угла — триада.

АЦИНУС ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ, *acinuspancreatis* (лат. *acinus*, *pancreas*, *atis*, п поджелудочная железа) — концевой секторный отдел экзокринного панкреаса, состоящий из секретирующих ацинарных клеток и из центрoацинарных клеток, составляющих начальное звено проводящей системы и имеющих у домашних животных форму банана. Некоторые из них разветвляются. Толщина их в среднем — 20–30 мкм.

Б

БАЗАЛЬНАЯ МЕМБРАНА, *membranabasalis* (лат. *membrana*, ае, f и *basalis* базальный) — внеклеточный конденсированный слой гликопротеина, мукополисахарида и белков, встречающийся под базальной поверхностью любых эпителиев. Б. м. состоит из плотноуфиламентозного листка, базального слоя и из расположенного глубже ретикулярного слоя.

БАЗОФИЛИЯ, *basophilia*, ае, f (от гр. *basis*, *is*, f основа и *philia* любовь) — свойство структурных компонентов клетки окрашиваться основными красителями. Интенсивная Б. хроматин зависит от наличия в ней дезоксирибонуклеиновой кислоты, а в цитоплазме базофильными являются структуры, содержащие рибонуклеиновую кислоту, мукополисахариды, белки и другие соединения. Б. характерна для активно растущих, интенсивно синтезирующих белок клеток.

БАРОРЕЦЕПТОРЫ (от гр. *baros* тяжесть и лат. *recipio* принимаю) — рецепторы сосудов, реагирующие на повышение кровяного давления и участвующие в регуляции его уровня.

БЕЛОВАТОЕ ТЕЛО, *corpusalbicans* (лат. *corpus*, *poris*, n тело и *albicans*, *antis* беловатый) — беловатое волокнистое образование, замещающее обратно развивающееся желтое тело в яичнике.

БЕЛОЕ ВЕЩЕСТВО, *substantiaalba* (лат. *substantia*, ае, f вещество и *albus*, а, um белый) — вещество центральной нервной системы, состоящее преимущественно из миелинизированных нервных волокон (в отличие от серого вещества, содержащего тела нейроцитов с начальными участками их отростков).

БЕЛОЧНАЯ ОБОЛОЧКА, *tunicaalbuginea* (лат. *tunica*, ае, f оболочка и *albus*) — беловатая оболочка из коллагеновых волокон между поверхностным эпителием и кортикальным веществом (белочная



оболочка яичника) или между серозной оболочкой и дольками яичка (белочная оболочка яичка).

БЕРЕМЕННОСТЬ, *graviditas*, atis, f (лат.) – физиологическое состояние оплодотворенных самок. Названия Б. у животных: жеребость – у кобыл, ослиц и верблюдиц; стельность – у коров; суягность – у овец и коз; супоросность – у свиней; сукрольность – у крольчих; щенность – у сук; окот – у кошек.

БИОПСИЯ, *biopsia*, ae, f (гр. *bios* жизнь и *opsis* вид, зрелище) – прижизненное микроскопическое исследование пунктатов, кусочков тканей или органов, взятых из живого организма.

БИФУРКАЦИЯ, *bifurcatio*, onis (лат. *bis* дважды и *furca*, ae, f вилка) – разделение трубчатого органа на две ветви одинакового диаметра.

БЛАСТОДЕРМА, *blastoderma*, atis, f (от гр. *blastos* + *derma* кожа) – единый слой клеток бластоцита, из которого впоследствии образуются зародышевые листки (экто-, мезо- и энтодерма).

БЛАСТОМЕР, *blastomerus*, i, m (гр. *blastos* и *meros* доля) – клетка, образующаяся в результате дробления зиготы.

БЛАСТУЛА, *blastula*, ae, f (гр. *blastos*) – шаровидная, заполненная жидкостью зародышевая структура анимниот, возникшая в результате дробления зиготы. Вся клеточная масса Б. употребляется на образование тела развивающегося организма.

БЛЕСТЯЩАЯ ЗОНА, *zonapellucida* (гр. *zona*, ae, f зона, область и лат. *pellucidus* блестящий) – гликопротеиновый слой, толщиной в 3–5 мкм, окружающий первичный овоцит в растущем яичниковом фолликуле. Б. з. пронизана канальцами, в которые проникают микроворсинки яйцеклетки и клеток гранулезы.

БОКАЛОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА (КЛЕТКА), *exocrinocytuscaliciformis* (от лат. *ex* из, от + гр. *krino* выделяю + *kytos*, *calyx*, *lycis*, m чашечка + лат. *formis* подобный) – одноклеточная железа, выделяющая слизь; встречается в эпителии слизистых оболочек дыхательных путей и кишечника.

БРАНХОГЕННЫЕ ОРГАНЫ, *organabranchiogenici* (гр. *branchia* жабры и *genesis* происхождение) – органы, развивающиеся из жаберных дуг – щитовидная железа, парашитовидные железы и тимус.

БРОНХИОЛА, *bronchiolus*, i, m (гр.) – одно из подразделений бронхиального дерева, отличающееся от бронхов отсутствием хрящевых пластинок и желез. Концевая часть Б., единственной функцией которой является проведение воздуха, называется терминальной, или конечной, бронхиолой; за ней следует альвеолярная, или респираторная, бронхиола.

В

ВАЗОПРЕССИН— гормон, продуцируемый нейронами гипоталамических ядер и депонированный в нейрогипофизе. В. стимулирует сокращение мышечных клеток капилляров и артериол, повышая кровяное давление.

ВАКУОЛЬ, *vacuola*, ае, f — внутриклеточная шаровидная полость, окруженная мембраной и содержащая жидкость, или плотное вещество, или то и другое вместе.

ВАСКУЛЯРИЗАЦИЯ, *vascularisatio*, onis, f (лат. *vasf*) — снабжение ткани или органа кровеносными сосудами.

ВЕЗИКУЛА, *vesicula*, ае, f — пузырьковидная структура, содержащая жидкость.

ВЕНУЛА, *venula*, ае, f (лат.) — посткапиллярный отдел вен диаметром 30–50 мкм, собирающий кровь из капиллярного русла. В стенках В., переходящих в вены мышечного типа, появляются единичные гладкомышечные клетки. В. выполняют дренажную функцию, удаляя продукты метаболизма тканей. Они являются также местом депонирования крови.

ВИСЦЕРАЛЬНЫЙ, *visceralis*, е (от лат. *viscera* внутренние органы) — относящийся к внутренним органам или принадлежащий им.

ВКУСОВЫЕ ПОЧКИ, *caliculigustatorii* (от лат. *caliculus*, i, m чашечка, почка и *gustatorius*, а, um вкусовой) — химические рецепторы, адекватным раздражителем которых являются растворившиеся в жидкости вещества. В ротовой полости они представлены шарообразными (плотоядные), яйцевидными (жвачные) или веретеновидными (свинья) образованиями в поверхностном эпителии вкусовых сосочков. Начинаются В. п. от базальной мембраны; с наружной поверхностью они соединены посредством вкусовой ямки. В. п. состоят из тройного вида клеток: из чувствительных вкусовых эпителиоцитов, из поддерживающих эпителиоцитов и из менее длинных базальных эпителиоцитов. Первые из них носят на своей апикальной поверхности нежные отростки длиной 2–5 мкм.

ВОЛОСКОВЫЕ КЛЕТКИ, *cellulaesensoriaepilosae* (лат. *pilus*f) — чувствительные клетки с длинными цитоплазматическими выростами (волосками), расположенные в улитковом и вестибулярном лабиринтах уха.

ВОЛОСЯНАЯ ЛУКОВИЦА, *bulbuspili* (лат. *bulbus*, i, m луковица и *pilus*) — нижний утолщенный отдел волосяной луковицы; содержит впядину луковицы и переходит в шейку луковицы. В. л. является той частью луковицы, за счет которой растет волос; она состоит из размножающихся эпителиальных (эпидермальных) клеток.

ВОЛОСЯНАЯ СУМКА, *bursapili* (от лат. bursa, ae, f кошелек, сумка и pilusf) – соединительнотканная оболочка, охватывающая эпителиальный фолликул волоса снаружи. В. с. распадается на внутренний, циркулярный, и наружный, продольный, слои. К В. с. прикрепляется мышца, поднимающая волос.

Г

ГАНГЛИОНАРНЫЕ ГЛИОЦИТЫ, *gliocytinganglii* (гр. gliocytus, i, m глиальная клетка) – клетки глиального происхождения, окружающие одним слоем тела ганглионарных нейроцитов. Снаружи глиальная капсула покрыта нежной тонковолокнистой соединительнотканной оболочкой.

ГАПЛОИДНОЕ ЧИСЛО ХРОМОСОМ (гр. haploos единый, простой) – половинное число хромосом, образующееся в зрелых половых клетках (сперматозоидах и яйцеклетках) в результате редукционного деления. У домашних животных Г. ч. х. следующее: у лошади – 32, крупного рогатого скота – 30, овцы – 27, свиньи – 19, собаки – 39 и у кошки – 19.

ГЕМОГЛОБИН, *haemoglobinum*, i, n (гр. haima кровь + globinum, i, n глобин, белок, принадлежащий к группе альбуминов) – сложный белок из группы хромопротеидов, содержащийся в эритроцитах. Обладает свойством легко окисляться и быстро восстанавливаться, отдавая кислород клеткам.

ГЕМОЛИЗ, *haemolysis*, is, f (гр. haima + lysis) – растворение эритроцитов в крови.

ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОРГАНЫ (лат. generare порождать, производить) – половые органы, органы размножения.

ГИАЛИНОВЫЙ (гр. hyalos стекловидный) – прозрачный, без включений.

ГИСТОГЕНЕЗ, *histogenesis*, is, f (гр. histos ткань + genesis образование, развитие) – процесс образования и развития тканей животного организма.

ГЛАНДУЛОЦИТ, *glandulocytus*, i, m (лат. glandula, ae, f железа + гр. kytos клетка) – секреторная клетка железы (экзокриноцит или эндокриноцит).

ГЛИКОКАЛИКС, *glycocalyx*, lycis, m (гр. glykos сладкий + calyx чашечка) – гликопротеидный материал тонкофибриллярного характера, покрывающий поверхность всех клеток, независимо от того, соприкасаются они с поверхностями других клеток или являются свободными. Г. очень тесно связан с плазмалеммой (поверхностный слой плазмалеммы).

ГЛИОЦИТ, *gliocyty*, i, m (гр. glis, ae, f клей + kytos) – клетка, входящая в состав нейроглии. Развивается из нервной пластинки и мезенхимы.

ГОЛОКРИННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ, *glandulaeholocrinae* (лат. glandula, ae, f железа + гр. holos целый, весь) – железы, секреторный процесс которых сопровождается полным разрушением glanduloцитов (сальные железы и их производные).

ГРАНУЛОЦИТ, *granulocytic*, i, m (от лат. granulum, i, n + kytos) – белая кровяная клетка, содержащая в цитоплазме специфическую зернистость. В зависимости от окрашиваемости зерен Г. подразделяют на эозинофильные, базофильные и нейтрофильные.

ГРИБОВИДНЫЕ СОСОЧКИ, *papillae fungiformes* (лат. papilla, ae, f сосочек, fungus, i, m гриб + forma, ae, f форма) – вид вкусовых сосочков на спинке и на краях языка, снабженных незначительным количеством (у собаки до 12 и у свиньи до 93) вкусовых почек. Общее количество Г. с. является наименьшим у кошки и крупного рогатого скота (от 160 до 300) и наибольшим у свиньи (от 700 до 1200).

Д

ДЕСКВАМАЦИЯ, *desquamation*, onis, f (от лат. desquamare снимать чешую) – слущивание ороговевших эпидермоцитов или эпителиальных клеток слизистых оболочек.

ДИПЛОИДНЫЙ НАБОР ХРОМОСОМ (от гр. diploos двойной) – наличие в клетках полного набора пар гомологичных хромосом.

ДИФФЕРЕНЦИРОВКА КЛЕТОК (от лат. differentia, ae, f различие) – развитие клеток, проявляющееся в их превращении из ранее однородных (индифферентных) структур в неоднородные (специализированные) клетки.

ДИФФЕРОН (от лат. differo различаться, разниться) – совокупность по одной линии дифференцированных тканевых клеток, берущих начало от одного вида стволовых клеток.

ДИФфузная ПЛАЦЕНТА, *placentadiffusa* (от лат. placenta, ae, f лепешка и diffusio, onis, f разлитие) – тип плаценты, хориальные ворсинки которой равномерно покрывают весь хорион (плацента лошади, ослицы, верблюдицы и свиньи).

ДИФфузная ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА – группа эндокринных клеток, секретирующих пептидные гормоны и обладающих общими цитохимическими характеристиками. Общими особенностями этих клеток являются происхождение из нейрального гребня, выработка биогенных аминов и способность к их захвату и декарбокси-

лированию. К этой группе клеток называемой APUD-системой, причисляют энтерохромаффинные клетки, панкреатические эндокриноциты, парафолликулярные эндокриноциты щитовидной железы, кортикальные эндокриноциты надпочечника и тканевые базофильные гранулоциты (тучные клетки). Акроним APUD произведен из начальных букв английских слов – amineprecursoruptionanddecarboxylation – поглощение и декарбоксилирование аминов и их предшественников.

ДРОБЛЕНИЕ, *fissio, onis, f* (лат. разделение, разрезание) – митотическое деление оплодотворенного яйца (зиготы); величина развиваемой структуры (морулы) остается при этом сперва неизменной, ибо клетки дробления (бластомеры) при каждом дроблении становятся все меньше и меньше. Д. заканчивается стадией бластоцисты.

Ж

ЖЕЛЧЬ, *bilis, is, f* (лат.) – экскреторный продукт печени. Основными составными частями Ж. являются желчные кислоты (гликохолевая и таурохолевая) и пигменты (билирубин и биливердин). В Ж. содержатся также холестерин, муцин, лецитин, жирные кислоты, минеральные и другие вещества.

ЖИРОВАЯ ТКАНЬ, *textus adiposus* (лат. *textus, us, m* ткань и *adepts, dipis, m, f* жир) – разновидность соединительной ткани, содержащая плотно прилегающие друг к другу жировые клетки (адипоциты).

З

ЗАРОДЫШЕВЫЕ ЛИСТКИ, *stratagerminalia* (лат. *stratum, i, n* слой и *germino* произрастать) – первичные клеточные слои зародыша – экзо-, эндо- и мезодерма. Из них, в свою очередь, выделяется еще один зародышевый зачаток – мезенхима, отличающаяся диффузным клеточным строением. Из названных зачатков в процессе дальнейшего развития возникают следующие дериваты (производные). Из состава эктодермы выделяется нейральная пластинка, заворачивающаяся в нервную трубку. По бокам от нервной трубки из эктодермы отшнуровываются нервные валики. Из нервной трубки в дальнейшем образуются спинной и головной мозг, а из нервных валиков – спинальные и автономные ганглии и мозговое вещество надпочечников. Оставшаяся на поверхности зародыша эктодерма образует эпидермис с его производными (волосы, кожные железы). Из состава кожной эктодермы выделяются специальные участки – плакоды, из которых формируются органы слуха, равновесия и обоняния. За счет энтодермы образуется эпителиальный покров пищеварительного канала (с его внутри-

стенными и придаточными железами), воздухоносных путей и легких. Мезодерма дифференцируется сперва на сомиты, нефротомы и боковые листки, из которых первые при дальнейшем дифференцировании дают начало осевому скелету, большей части скелетной мускулатуры и соединительнотканной части кожи. Из нефротомов образуются почечные трубочки, а боковые листки мезодермы дают начало весьма различным соединительнотканным и мышечным структурам, а также эпителиальной выстилке серозных оболочек (мезотелии).

ЗАРОДЫШЕВЫЙ ДИСК, *discusembryonicus* (лат. discus, i, m диск + embryo) – менее прозрачный участок в стенке бластоцита, возникающий из внутренней клеточной массы или зародышевого узелка и дающий начало образованию тела зародыша; состоит из экто- и энтодермы и частично из мезодермы.

ЗВЕЗДЧАТЫЙ НЕЙРОЦИТ, *neuronumstellatum* (от гр. neuron нерв и лат. stella, ae, f звезда) – нейрон, дендриты которого отходят во все стороны клетки, имея более или менее одинаковую длину (дендритное поле – шаровидное).

ЗУБЧАТЫЙ КРАЙ, *oraserrata* (лат. ora, ae, f край, граница и serratus, a, um зубчатый, пилообразный) – граница между зрительной и слепой частями сетчатки.

И

ИНСУЛИН, *insulinum*, i, n (от лат. insula остров) – гормон, вырабатываемый бета-клетками панкреатических островков; регулирует содержание сахара в крови.

ИНТЕРСТИЦИОЦИТЫ, *interstitiocyty*, i, m (от лат. interstitium + гр. kytos клетка) – эпителиоидная клетка мезенхимного происхождения, встречающаяся в яичнике (овариальные И.) и в яичке (интестициальные эндокриноциты семенника). И. продуцируют в яичнике эстрогены с прогестероном, а в семеннике – тестостерон.

К

КАЛЬЦИТОНИН, *calcitoninum* – белковый гормон, понижающий уровень кальция в крови и являющийся антагонистом паратирину (гормона паратироидных желез).

КАПСУЛА, *capsula*, ae, f (лат.) – соединительнотканый (иногда с примесью мышечных элементов) покров компактных (обычно железистых) органов.

КАРДИАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ, *glandulae cardiacae* (от лат. glandula, ae, f железа + от гр. cardia, ae, вход в желудок) – мукоидные железы, окружающие вход пищевода (у жвачных желудочной бороз-

ды) в желудок в виде узкой полосы (исключая свинью, у которой К. ж. охватывают почти половину желудка). Это простые или разветвленные извитые трубчатые железы, близко напоминающие пилорические железы.

КОСТНЫЕ ПЛАСТИНКИ, *lamellaeosseae* (лат. *lamella*, ae, f пластинка + *os*) – слои костной ткани, состоящие из остеоцитов, минерализованного аморфного вещества и коллагеновых (оссеиновых) волокон. Волокна К. п. лежат параллельно друг другу, имея в соседних пластинках разное направление. В компактной части трубчатых костей различают наружные и внутренние окружающие пластинки, интерстициальные пластинки и пластинки остеонов. Окружающие К. п. окружают кость снаружи или выстилают костную полость, а пластинки остеона, в количестве 3–10, окружают концентрически центральный канал, содержащий кровеносные сосуды и нервы. Совокупность концентрических пластинок вокруг одного центрального канала составляет остеон (*osteonum*). К. п., заполняющие пространство между остеонами, называются интерстициальными, или вставочными. Диаметр остеонов колеблется в пределах от 150 до 400 мкм. Архитектоника К. п. у с.-х. животных в разных костях крайне пестрая. Так, напр., в плечевой и бедренной костях у кр. рог. скота остеоны совсем отсутствуют, будучи заменены циркулярно ориентированными комплексами пластинок.

КОТИЛЕДОН, *cotyledo*, *onis*, f (от гр. *kotyledon* чаша) – кустовидное скопление ворсинок хориона жвачных; совместно с маточной карункулой образует плаценту. К. у человека – доля плаценты.

Л

ЛАКТОЦИТ, *lactocytus*, i, m (от лат. *lac*, *lactis*, n молоко + гр. *kytos*) – экзокриноцит молочной железы.

ЛЕПТОТЕНА, *phasisleptotenica* (от гр. *leptos* тонкий, длинный + *tainia* нить, лента) – ранняя стадия мейотической профазы, в которой хромосомы имеют форму тонких непарных нитей.

ЛУЧИСТЫЙ ВЕНЕЦ, *coronaradiata* (лат. *corona*, ae, f корона + *radius*, a, um лучистый) – слой радиально расположенных столбчатых клеток гранулезы (фолликулярного эпителия), непосредственно окружающих яйцеклетку в зрелом овариальном фолликуле.

ЛЮТЕИНИЗИРУЮЩИЙ ГОРМОН (от лат. *luteus*, a, um золотисто-желтый) – гонадотропный гормон передней доли гипофиза; гликопротеид. У самок стимулирует овуляцию и образование желтого тела, у самцов – развитие интерстициальных эндокриноцитов яичка.

ЛЮТЕОТРОПНЫЙ ГОРМОН (от лат. luteus + от гр. trepos повертывание, направление) – пролактин, белковый гормон передней доли гипофиза. Стимулирует секрецию молока после родов у самок млекопитающих; активирует функцию желтого тела.

ЛЮТЕОЦИТЫ, *luteocyti* (от лат. luteus + гр. kytos клетка) – па-ренхимные клетки желтого тела; согласно своему происхождению, распадаются на крупные гранулезолютеоциты, продуцирующие про-гестерон, и на мелкие теколитеоциты, продуцирующие эстрогены.

М

МАКРОГЛИЯ, *macroglia*, ае, f (от гр. macros+ glia клей) – ас-троциты, олигодендроциты и эпендимоциты, вместе взятые.

МЕГАКАРИОЦИТ, *megakaryocytus*, i, m (от гр. megas большой + karyon ядро + kytos клетка) – гигантские клетки костного мозга с. полиплоидным овальным или дольчатым ядром. От них отделяются участки цитоплазмы в виде тромбоцитов, или кровяных пластинок.

МЕЗЕНХИМА, *mesenchyme*, matis, n (от гр. mesos + enchyma на-литое) – зародышевый родоначальник всех видов соединительных тканей, крови и кровеносных сосудов; характеризуется отростчатыми клетками и аморфным межклеточным веществом.

МЕЗОДЕРМА, *mesoderma*, matis, n (от гр. mesos + derma, matis, n кожа) – средний зародышевый листок, расположенный между экто-дермой и энтодермой.

МЕЗОТЕЛИЙ, *mesothelium*, ii, n (от гр. mesos + thele грудной сосок) – однослойный плоский эпителий, развивающийся из мезодер-мы и покрывающий серозные оболочки (плевру, перикард, брюшину и вагинальную оболочку).

МЕЛАНОЦИТЫ, *melanocylus*, i, m (от гр. melanosf + kytos) – отростчатые клетки в эпидермисе, вырабатывающие меланин (кож-ный пигмент). Гранулы меланина, вырабатываемые М. и выделяемые на концах их отростков, проникают в цитоплазму эпидермальных кле-ток.

МЕНТАЛЬНАЯ ЖЕЛЕЗА, *glandulamentalis* (от лат. glandula, ае, f железа и mentum, i, n подбородок) – подбородочная железа – ок-руглое скопление весьма развитых сальных и апокринных потовых желез свиньи, расположенных в подбородке, за нижнечелюстным уг-лом.

МЕРОКРИННАЯ СЕКРЕЦИЯ (от гр. meros часть и krinein от-делять) – тип образования и выделения секрета без разрушения желе-зистых клеток. М. с. свойственна большинству экзокринных и эндок-ринных желез. Железы с М. с. называются мерокринными.

МИКРОГЛИОЦИТЫ, *microgliocytus*, i, m (от гр. micros + glia клей + kytos) – глиальные макрофаги центральной нервной системы; производные мезенхимы.

МИКРОМЕТР (мкм) – тысячная часть миллиметра.

МИКРОФИЛАМЕНТЫ, *microfilamenta* (от гр. micros + лат. filamentum, i, n тонкая нить) – филаменты диаметром в 5–6 нм, состоят из белка, называемого актином; встречаются, кроме мышечных элементов, в самых разнообразных клетках, участвуя в механизме клеточного сокращения.

МИОСАТЕЛЛИТЫ, *myosatellitocytus*, i, m (от гр. mys + от лат. satellites спутник + гр. kytos) – клетки, располагающиеся под плазмалеммой скелетного миоцита, но отделенные отчетливо от нее. Количество М. изменяется в зависимости от возраста; в молодом возрасте их больше. От типичных мышечных ядер ядра М. отличаются периферическим расположением хроматина и отсутствием ядрышка. Их считают резервными клетками молодых исчерпанных скелетных миоцитов. В миокарде они отсутствуют.

МИОЭПИТЕЛИОЦИТЫ, *myoepitheliocyti* (от гр. mysf + epithelium, ii, n околососковая (эпителиальная) пластинка + kytos) – контракильные эпителиальные клетки; встречаются в железах эктодермального происхождения (слезных, слюнных, эзофагеальных, потовых и молочных).

МУКОЦИТЫ, *mucocyti* (лат. mucus, i, m слизь + гр. kytos клетка) – секреторные клетки слизистых желез. Имеют менее базофильную цитоплазму, чем сероциты; ядра в них уплощенные и прижаты к основанию клеток; между ядром и верхушкой мукоцита находятся слизистые пузырьки, окрашивающиеся специфическими красителями муцикармин, тионин и др.).

Н

НАНОМЕТР (нм) – одна тысячная часть микрометра.

НЕЙРОГЛИЯ, *neuroglia*, ae, f (гр. neuron + glia клей) – компонент нервной ткани; ее элементы – глиоциты выполняют в нервной ткани опорную, разграничительную, трофическую, секреторную и защитную функции. Глиоциты развиваются одновременно с нейронами из нервной трубки. Клетки нейроглии делятся на центральные глиоциты (эпендимоциты, астроциты, олигодендроциты и микроглиоциты, или глиальные макрофаги) и на периферические глиоциты (ганглионарные глиоциты, нейролеммоциты и терминальные глиоциты).

НЕЙРОН, или **НЕЙРОЦИТ**, *neuronum*, i, n (от гр. neuron) – нервная клетка, структурная единица нервной системы, стоящая из

тела, или сомы, из цитоплазматических отростков – дендритов и из нитевидного отростка – аксона, или нейрита.

НЕРВНЫЕ ЦЕНТРЫ – скопления нейронных тел в определенном участке центральной нервной системы, обуславливающих своей деятельностью какую-либо функцию органа или системы органов. Одни и те же группы нейронов при разных условиях могут участвовать в осуществлении различных реакций. Н. ц. являются физиологическим термином, не всегда совпадающим с анатомическим термином «нервные ядра».

НЕРВНЫЕ ЯДРА, *nucleinervorum* (от лат. *nucleus*, ei, m ядро и *pervus*) – скопления нейронных тел в центральной нервной системе, дающие начало определенным нервам, пучкам нервных волокон или проводящим путям; морфологический термин. Н. я. редко именуется по функциональным признакам (моторные или чувствительные ядра), чаще – по их форме, местонахождению, структуре, окраске и т.д. Раньше Н. я. назывались ганглиями, ныне же термин «ганглий» применяется только в значении нервных узлов периферической нервной системы.

НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ – высокомолекулярные соединения, содержащиеся во всех биологических объектах. Различают рибонуклеиновые кислоты (РНК) и дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК). В состав РНК входят: пуриновые основания – аденин и гуанин, пиримидиновые основания – цитозин и урацил, углевод рибоза и остаток фосфорной кислоты. В ДНК урацил заменен тиминном, а рибоза – дезоксирибозой. В клетке Н. к. находятся как в свободном состоянии, так и в виде комплексов с белком – нуклеопротеидов.

О

ОБОЛОЧКА, *tunica*, ae, f (лат. *tunica* нижняя одежда римлян, оболочка, кожа) – тканевый слой определенного органа (адвентициальная, белочная, волокнистая О.) или совокупность разнообразных смежных слоев (слизистая, мышечная, серозная О.).

ОБОНЯТЕЛЬНАЯ СЛИЗИСТАЯ ОБОЛОЧКА, *tunicamucosaolfactoria* (лат. *tunicafmucosa*, ae, f слизистая оболочка, *olfactorius*, a, um обонятельный) – слизистая обонятельной области носовой полости. Она отличается от окружающей слизистой содержанием пигмента (у жвачных и лошади – желтой, у свиньи – коричневой и у плотоядных – серой окраски), большей толщиной и различающимся клеточным составом эпителия, и содержанием специфических обонятельных желез.

ОКСИФИЛЬНЫЙ – окрашивающийся кислыми красителями.

ОЛИГОДЕНДРОЦИТЫ, *oligodendrocyti*, m (от гр. oligo малый + dendron дерево + kytos клетка) – глиоциты центральной нервной системы, окружающие тела нейронов и окутывающие своими миелиноподобными отростками несколько (в зрительном нерве крысы – от 40 до 50) интернодальных сегментов нескольких нервных волокон. Их разновидностями являются ганглионарные глиоциты, нейролеммоциты и терминальные глиоциты.

ОЛЬФАКТОРНЫЙ, *olfactorius*, a, um – обонятельный.

ОРГАНОГЕНЕЗ, *organogenesis*, is, f (от гр. organ + genesis зарождение, образование) – процесс образования органов при развитии организма. Различают О. онтогенетический и филогенетический.

ОСТЕОКЛАСТ, *osteoclastocytus*, i, m (от гр. osteon + klao ломать, разбивать + kytos) – гигантская (около 90 мкм и более) многоядерная клетка, разрушающая основное вещество костной ткани. В том месте, где О. соприкасается с костной тканью, в последней образуется эрозионная лакуна.

ОСТЕОН, *osteonum*, i, n (от гр. osteon) – основная структурная единица компактных костей, заключающая в себе центральный канал и расположенные вокруг него концентрические пластинки остеона в количестве от 4 до 20, толщиной 3–7 мкм. Подобные единицы расположены главным образом по длинной оси костей.

П

ПАРАГАНГЛИЙ, *paraganglion*, ii, n (от лат. para около+гр. ganglion опухолевидный узел) – скопление хромаффинных клеток по ходу симпатического отдела автономной нервной системы. П. чаще встречаются у плодов и новорожденных, но многие из них сохраняются и функционируют пожизненно. Состоят они из зернистых эндокриноцитов и из опорных эпителиоцитов. Эндокринные клетки П. дают положительные хромаффинные реакции; на этом основании П. вместе с медуллой надпочечников относят к единой хромаффинной системе.

ПАРАТГОРМОН – гормон околощитовидных желез, который воздействует на почки, уменьшая выведение кальция с мочой, усиливает всасывание кальция в кишечнике и стимулирует резорбтивную активность остеокластоцитов, побуждая их разрушать костный матрикс и, следовательно, высвобождать кальций в кровь.

ПАРЕНХИМА, *parenchyma*, matis, n (от гр. parenchyma налитое) – ткань, выполняющая основную функцию органа.

ПАРИЕТАЛЬНЫЙ, *parietalis*, e (лат. paries, ietis, m стена, стенка) – пристеночный, принадлежащий к стенкам какой-либо полости.

ПЕРИМИЗИЙ, *perimysium*, ii, n (от гр. peri+ mys, myos мышца) – соединительная ткань, разграничивающая пучки скелетных мышечных клеток.

ПИЛОРИЧЕСКИЕ ЖЕЛЕЗЫ, *glandulae pyloricae* (от лат. glandula, ae, f железа + гр. pyloros сторож, привратник) – простые или разветвленные извитые трубчатые железы в пилорической области желудка; открываются в глубокие желудочные ямки. Их клетки (пилорические экзокриноциты), подобно щеечным мукоцитам, окрашиваются слабо базифильно и имеют базально расположенные ядра. Секреторные отделы П. ж. имеют широкие просветы.

ПИНОЦИТОЗ, *pinocytosis*, is, f (от гр. pino пью, впитываю + kytos клетка) – процесс поглощения, клеткой жидкости и переноса ее вглубь в виде пузырьков субмикроскопического размера.

ПОРТАЛЬНАЯ ДОЛЬКА ПЕЧЕНИ (от лат. portae, f ворота) – участок печени, включающий сегменты трех соседних печеночных долек, окружающих триаду. Имеет треугольную форму, в ее центре лежит триада, а по углам – центральные вены. В П. д. п. кровотоков направлен от центра к периферии.

ПРОЛИФЕРАЦИЯ, *proliferatio*, onis, f (от лат. proles отпрыск, потомство + fero носить, приносить) – разрастание тканей организма путем размножения его клеток.

ПУЛЬПА, *pulpa*, ae, f (от лат. pulpa мякоть) – интертрабекулярная мягкая ткань селезенки (селезеночная П.) и зубной полости (зубная П.). Ретикулярные клетки зубной П. называются пульпоцитами.

Р

РЕТИКУЛОЦИТ, *reticulocyte*, i, m (от лат. reticulum, i, сеточка + гр. kytos клетка) – клетка ретикулярной соединительной ткани; применяется также в смысле созревающего безъядерного эритроцита.

РЕФЛЕКТОРНАЯ ДУГА (от лат. reflexus, a, um повернутый назад, отраженный) – нервный путь, по которому проходит ответная реакция организма на раздражение рецепторов. В ней различают рецептор, афферентный путь, путь в пределах центральной нервной системы, эфферентный путь и реагирующий орган (эффектор).

С

СЕРОЗНАЯ ОБОЛОЧКА, *tunicaserosa* (от лат. tunica, ae, f оболочка и serum сыворотка) – тонкая блестящая оболочка, выстилающая замкнутые полости тела (грудная, перикардальная, брюшная и вагинальная полости) и покрывающая органы, заключенные в них (плевра, серозный перикард, брюшная и вагинальная оболочки). С. о. состоит

из соединительнотканного собственного слоя и из покрывающего его однослойного плоского эпителия, называемого мезотелием. С. о. вырабатывает серозную жидкость, облегчающую движение внутренних органов.

СЕРОЦИТЫ, *serocyti* (лат. serum, i, n сыворотка + гр. kytos клетка) – экскреторные клетки серозных желез, характеризующиеся округлым ядром, базофильной цитоплазмой (богатством гранулярной эндоплазматической сети) в базальной части клетки и эозинофильными секреторными гранулами в апикальной цитоплазме.

СОМАТОТРОПНЫЙ ГОРМОН (от лат. somaf + troposповорот, направление) – гормон роста, вырабатываемый соматотропными эндокриноцитами аденогипофиза; оказывает прямое действие на белковый, углеводный и жировой обмены и контролирует скорость роста костей.

СПЕРМАТОГЕННЫЙ ЭПИТЕЛИЙ, *epithelium spermatogenicum* (от гр. epi около, над + thele грудной сосок isperma + genesis) – эпителий, выстилающий каналы семенника; состоит из сперматогенных клеток и из поддерживающих эпителиоцитов. Длина последних равна толщине С. э.

СТРОМА, *stroma, matis*, n (гр. stroma подстилка) – соединительная ткань, соединяющая паренхиматозные элементы и разделяющая орган (особенно железы) на отдельные дольки; однозначна термину интерстициальная ткань (от лат. interstitium промежутки, щель).

Т

ТЕКА Фолликула, *theca folliculi* (от гр. theca, ae, f вместилище, капсула и лат. folliculus, i, m мешочек, пузырек) – покров из уплотненной соединительной ткани, окружающий фолликулярный эпителий (гранулезу); состоит из внутреннего, сосудистого, слоя, богатого клетками (внутренняя тека), и из наружного, волокнистого, слоя (наружная тека).

ТЕЛО АТРЕТИЧЕСКОЕ, *corpus atreticum* (от лат. corpus, poris, n тело + atretos без отверстия) – дегенерирующий яичниковый фолликул. При этом третичные фолликулы, заполняясь соединительной тканью текального происхождения, подвергаются облитерации; если же всасывания фолликулярной жидкости не происходит, то атретические фолликулы превращаются в яичниковые кисты.

ТИРОКСИН– тетраиодтиронин, гормон щитовидной железы, выделяемый фолликулярными эндокриноцитами.

ТРАБЕКУЛА, *trabecula*, ae, f (лат. небольшая балка, перекладина) – общий термин, обозначающий опорные тяжи из соединительной,

мышечной или костной тканей (трабекулы лимфоузлов, селезенки, сердца и костные трабекулы).

ТРИАДА ПЕЧЕНОЧНАЯ, *triashepatica* (лат. trias, adis, f сочетание трех, гр. hepar, patis, n печень) – параллельно проходящие афферентные кровеносные сосуды (почечная артерия и воротная вена) совместно с желчным протоком, которые располагаются рядом с гребнями печеночной долики.

У

УЛИТКА, *cochlea*, ae, f (лат.) – часть костного лабиринта, в спиральном канале которого помещается в качестве пластинчатого лабиринта улитковый проток.

Ф

ФОЛЛИКУЛ, *folliculus*, i, m (лат.) – мешкообразная полая структура (яичниковый Ф., Ф. щитовидной железы) или впадина (волосистой, тонзиллярной и язычной Ф.).

ФОЛЛИКУЛОСТИМУЛИРУЮЩИЙ ГОРМОН – гонадотропный гормон, образующийся в дистальной части аденогипофиза; гликопротеид. В яичниках стимулирует рост и созревание фолликулов и образование эстрогенов, в семенниках – начальные стадии сперматогенеза.

Х

ХОРИОН, *chorion*, ii, n (гр. chorion кожа, ворсинчатая оболочка) – наружная плодная оболочка, контактирующая с эндометрием; участвует в образовании плодной плаценты.

ХРОМАТИН, *chromatinum*, i, n (от гр. chroma) – вещество хромосом; состоит из дезоксирибонуклеиновой кислоты и гистона.

ХРОМАФФИННЫЕ КЛЕТКИ, *chromaffinocyti* (от лат. chromi-um хром + finis, e сродство + kytos клетка) – клетки, окрашивающиеся хромовой кислотой или ее солями; Х. к. встречаются в пищеварительном тракте, в симпатической части нервной системы и в мозговом веществе надпочечников. Х. к. принадлежит к клеткам APUD-системы.

Ц

ЦЕМЕНТ, *cementum*, i, n (лат.) – модифицированная, бессосудистая костная ткань, покрывающая корень зуба (у лошади – в резцовых и коренных зубах, у жвачных – только в коренных зубах цементом покрыта вся коронка). Ц. состоит из основного вещества, из цементальных волокон и из отростчатых цементоцитов (клеточный цемент).

Большинство цемента является бесклеточным. В области корня зубов Ц. пронизан прободающими коллагеновыми волокнами.

ЦИСТЕРНА, *cisterna*, ae, f (лат.) – замкнутое пространство неопределенной формы в клетке или органе, заполненное жидкостью.

Ч

ЧУДЕСНАЯ СЕТЬ, *retemirabile* (от лат. rete, retis, n сеть и mirabilis, e странный, необыкновенный) – нахождение двоекратного капиллярного русла на пути определенного кровеносного сосуда (например, в воротном круге печени кровь протекает сперва через капиллярную сеть стенки желудочно-кишечного тракта, а вторично – через расширенные венозные капилляры — синусоидные сосуды печени). Ч. с. представляют собой также гипофизарная портальная система и система кровоснабжения почечных телец и почечных трубочек (в последних выносящая клубочковая артериола почек, в свою очередь, переходит в сеть перитубулярных капилляров).

Щ

ЩЕТОЧНАЯ КАЕМКА, *limbusstriatus* (от лат. limbus, i, m кайма, ободок и stria, ae, f полоска) – слой микроворсинок на свободной поверхности кишечного эпителия. Увеличивает всасывающую поверхность клеток.

Э

ЭКЗОКРИНОЦИТЫ, *exocrinocyti* (от гр. ex из, от + krino отделять, выделять + kytos клетка) – секреторные клетки экзокринных желез, т. е. желез, которые направляют свой секрет на поверхность слизистых оболочек или кожи. См. *Эндокриноциты*.

ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА, *systemaendocrinae* (от гр. systema, matis, n целое, составленное из частей, endonf + krino) – совокупность эндокринных желез и рассеянных клеток с эндокринной функцией.

ЭНДОКРИНОЦИТЫ, *endocrinocyti* (от гр. endon + krino + kytos клетка) – клетки с эндокринной секрецией: секреторные клетки эндокринных желез и диффузные эндокринные клетки; Э. именуются по окрашиваемости (оксифильные, базофильные, хромофобные, хромофильные, светлые, плотные Э.), местонахождению (парафолликулярные, кортикальные, медуллярные Э.), по названию выделяемого гормона (соматотропные, гонадотропные Э.) или при помощи названий греческих букв (альфа-, бета-, дельта-Э.).

ЭНДОТЕЛИЙ, *endothelium*, ii, n (от гр. endon + thele грудной сосок) – слой плоских клеток мезенхимального происхождения, выстилающий полости сердца, кровеносные и лимфатические сосуды.

ЭНДОТЕЛИОХОРИАЛЬНАЯ ПЛАЦЕНТА, *placentaendotheliochorialis* (от лат. placenta, ae, f лепешка, гр. endotheliumf + chorion, ii, n ворсинчатая оболочка) – тип плаценты, в которой маточный эпителий и подлежащая ему соединительная ткань отсутствуют, так что только капиллярный эндотелий отделяет кровь матери от плодной ткани (плацента домашних плотоядных – собаки и кошки).

ЭСТРУС, *oestrus*, i, m (гр. oistros) – половая охота, или течка.

ЭФФЕРЕНТНЫЙ, *efferens*, entis (лат. выносящий) – выносящий, передающий импульсы от нервных центров к рабочим органам (эфферентные, или центробежные, нервные волокна).

ЛИТЕРАТУРА

- Александровская, О. В. Цитология, гистология и эмбриология / О. В. Александровская, Т. Н. Радостина, Н. А. Козлов. – М.: Агропромиздат, 1987. – 448 с.
- Алмазов, И. В. Атлас по гистологии и эмбриологии / И. В. Алмазов, Л. С. Сутулов. – Москва : Медицина, 1978. – 544 с.
- Антипова, Л. В. Анатомия и гистология сельскохозяйственных животных / Л. В. Антипова, В. С. Слободяник, С. М. Сулейманов – М.: КолосС, 2005. – 384 с.
- Афанасьев, В. А. Гистология / В. А. Афанасьев, Н. А. Юрина, В. Ф. Котовский – М.: Медицина, 2002. – 744 с.
- Борхунова, Е. Н. Частная гистология. Интегрирующие системы организма : учебное пособие для студентов высших учебных заведений / Е. Н. Борхунова. – Москва : Эдитус, 2020. – 214 с.
- Белоусов, Л. В. Введение в общую эмбриологию / Л. В. Белоусов. – Москва : Изд-во МГУ, 1980. – 216 с.
- Браун, А.А. Гистологическое строение кожи сельскохозяйственных животных / А.А. Браун; отв. ред. С.И. Фарсыханов; Таджикский НИИ животноводства. - Душанбе: Дониш, 1983. - 79 с.
- Гистология, цитология и эмбриология : учебник / С. М. Зиматкин [и др.]. – Минск : Вышэйшая школа, 2018. – 480 с.
- Голубев, Д. С. Органы чувств : учеб.-метод. пособие для студентов факультета ветеринарной медицины по специальности 1 – 74 03 02 «Ветеринарная медицина» / Д. С. Голубев, Д. Н. Федотов. – Витебск: ВГАВМ, 2021. – 16 с.
- Дзержинский, Ф. Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных / Ф. Я. Дзержинский. – М.: Изд-во МГУ, 1998. – 208 с.
- Дилмуродов, Н.Б. Ҳайвонлар морфологияси: “Зоотехния (тармоқлар бўйича)” таълим йўналиши талабалари учун ўқув кўлланма / Н.Б.Дилмуродов, М.Г.Каримов, З.Ф.Нормуродова. – Тошкент: Чўлпон, 2018. – 432 б.
- Дониёров, Ш.З. Бройлер ғўжалар постнатал онтогенезида елка суяги айрим гистологик кўрсаткичларининг ўзгариши / Ш.З.Дониёров, Н.Б.Дилмуродов // Самарканд, СамДВМЧБУ, 2022. –Б. 68–70.
- Жеденов, В. Н. Общая анатомия домашних животных / В. Н. Жеденов. – М.: Высшая школа, 1958. – 320 с.
- Заварзин, А. А. Основы сравнительной гистологии многоклеточных животных / А. А. Заварзин. – Л.: Наука, 1976. – 385 с.
- Зиматкин, С.М. Гистология, цитология и эмбриология: учебное пособие / С.М. Зиматкин. – Мн., 2012. – 229 с.
- Ибрагимов, Ш.И. Цитология, гистология ва эмбриология: “Ветеринария”, “Зооинженерия”, “Қорақўлчилик” таълим йўналишлари талабалари

учун дарслик / Ш.И.Ибрагимов, Н.Ш.Шодиев, М.И.Исаев, А.С.Даминов. Тошкент, 2006. – 378 б.

Иванов, И. Ф. Цитология, гистология и эмбриология : учебник / И. Ф. Иванов, П. А. Ковальский. – Москва : Колос, 1976. – 448 с.

Ковальский, П. А. Частная гистология домашних животных с основами эмбриологии / П. А. Ковальский. – М.: Сельхозгиз, 1957. – 272 с.

Леонтьук, А.С. Основы возрастной гистологии : учебное пособие / А.С. Леонтьук, Б.А. Слука. – Минск : Выш. шк., 2000. – 251 с.

Малашко, В.В. Анатомия мясопромышленных животных : учебное пособие / В.В. Малашко. – Мн. : Ураджай, 1998. – 136 с.

Международная гистологическая номенклатура (на латинском, русском и английском языках) / под ред. В.В. Семченко [и др.]. – Омск : ОмМА, 1999. – 156 с.

Микулич, Е. Л. Морфология сельскохозяйственных животных. Висцеральные системы. Система органов кожного покрова : учебно-методическое пособие / Е. Л. Микулич, С. Н. Лавушева, Д. Н. Федотов ; Белорусская государственная сельскохозяйственная академия. – Горки, 2015. – 116 с.

Микулич, Е. Л. Морфология сельскохозяйственных животных. Особенности анатомического строения сельскохозяйственной птицы : учебно-методическое пособие / Е. Л. Микулич, С. Н. Лавушева, В. И. Бородулина. – Горки : БГСХА, 2022. – 94 с.

Мухторов, Э.А. Ҳисори зотли қўйлар соннинг тўрт бошли мускули толасининг ядроси диаметрини постнатал онтогенезда ўзгариши / Э.А.Мухторов, Н.Б.Дилмуродов // International Conference on Agriculture Sciences, Urban and Rural Development Morocco, 2021. –Р. 49–52.

Мяделец, О. Д. Гистология, цитология и эмбриология человека/ О. Д. Мяделец ; М-во образования Респ. Беларусь, Витеб. гос. мед. ун-т. - Витебск: ВГМУ, 2010. – 188 с.

Мяделец, О. Д. Гистология, цитология и эмбриология человека. Часть 2. Частная гистология : учебник / О. Д. Мяделец. – Витебск : ВГМУ, 2016. – 493 с.

Организация гистологических исследований, техника изготовления и окраски гистопрепаратов: учебно-методическое пособие / В.С. Прудников, И.М. Луппова, А.И. Жуков, Д.Н. Федотов. – Витебск: ВГАВМ, 2011. – 28 с.

Основы гистохимии : учебное пособие / Х. Б. Юнусов, Д. Н. Федотов, И. Ю. Лялина, Ш. А. Чалабоев. – Ташкент : издательство «Fanziyosi», 2021. – 152 с.

Патогистологическая диагностика болезней животных : учебно-методическое пособие / В.С. Прудников, А.И. Жуков, Д.Н. Федотов [и др.]. – Витебск ВГАВМ, 2012. – 16 с.

Патологоанатомическое исследование животных : практическое пособие / А. И. Жуков, Д. Н. Федотов, Д. О. Журов, Х. Б. Юнусов, Ш. А. Джаббаров. – Витебск : ВГАВМ, 2023. – 192 с.

Практикум по анатомии с основами гистологии и эмбриологии сельскохозяйственных животных / Вракин В.Ф., Панов В.П. [и др.]. – М. : Колос, 2003. – 272 с.

Руководство по гистологии : учебник в 2 т. / ред. И.Г. Акмаев, В.Л. Быков [и др.]. – СПб. : «СпецЛит», 2001. – 735 с.

Руководство по гистологии для ветеринарно-санитарных врачей : учебное пособие / Д. Н. Федотов, К. Д. Ковалев, А. А. Нуруллаев, Х. Б. Юнусов. – Самарканд : СамГУВМЖБ, 2023. – 156 с.

Слесаренко, Н. А. Анатомия собаки. Висцеральные системы (спланхнология) / Н. А. Слесаренко, Н. В. Бабичев, А. И. Торба, А. Е. Сербский. – СПб.: Лань, 2004. – 84 с.

Соболевская, И. С. Гистология сальных желез человека и млекопитающих в сравнительно-видовом аспекте / И. С. Соболевская, О. Д. Мяделец, Д. Н. Федотов // Ученые записки учреждения образования «Витебская ордена «Знак Почета» государственная академия ветеринарной медицины» : научно-практический журнал. – Витебск, 2013. – Т. 49, вып. 1, ч. 2. – С. 178–182.

Соколов, В. И. Цитология, гистология и эмбриология / В. И. Соколов, Е. И. Чумасов. – М.: «КолосС», 2004. – 350 с.

Структурно-функциональное развитие волос памирского экотипа яков северного Таджикистана / Н. Ш. Камолов, А. Р. Мухиддинов, Х. Б. Юнусов, Д. Н. Федотов // Ветеринарный журнал Беларуси : научно-практический журнал. – Витебск, 2021. – Вып. 2 (15). – С. 106–110.

Тиняков, Г. Г. Гистология мясопромышленных животных / Г. Г. Тиняков. – Москва : Пищевая промышленность, 1980. – 416 с.

Федотов, Д. Н. Пауль Лангерганс – яркая фигура в истории гистологии и медицины / Д.Н. Федотов // Вестник академии ветеринарной медицины. – Витебск, 2016. – № 5 (64) декабрь. – С. 8.

Федотов, Д. Н. История развития ветеринарной гистологии в Беларуси / Д. Н. Федотов, И. А. Анисим, Ф. Д. Гуков // Вестник академии ветеринарной медицины. – Витебск, 2014. – № 1 (48) март. – С. 4.

Федотов, Д.Н. Общая гистология : учебно-методическое пособие / Д.Н. Федотов, Е.А. Карпенко. – Витебск: ВГАВМ, 2013. – 56 с.

Федотов, Д.Н. Железы внутренней секреции / Д.Н. Федотов // Выращивание и болезни птиц: практическое пособие; под общ. ред. А.И. Ятусевича, В.А. Герасимчика. – Витебск: ВГАВМ, 2016. – С. 45.

Федотов, Д. Н. Гистологическое изучение микропрепаратов тканей и органов : учеб. - метод. пособие для студентов биотехнологического факультета по специальности 1 - 74 03 04 «Ветеринарная санитария и экспертиза» и 1 - 74 03 01 «Зоотехния» / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2018. – 34 с.

Федотов, Д. Н. Гистология : практические и ситуационные задачи : учеб.-метод. пособие / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2014. – 16 с.

Федотов, Д.Н. Сравнительная гистологическая организация надпочечников у новорожденных детей, взрослых людей и долгожителей / Д.Н. Федо-

тов, О.Д. Мяделец // Вестник Витебского государственного медицинского университета. – 2011. – № 3, т. 10. – С. 20–24.

Федотов, Д.Н. Морфология надпочечников животных : монография / Д.Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2011. – 80 с.

Федотов, Д.Н. Становление компонентов надпочечников у человека и животных (гистофизиологические фундаментальные и экспериментальные аспекты) : монография / Д.Н. Федотов, В.А. Косинец. – Витебск : ВГМУ, 2012. – 130 с.

Федотов, Д. Н. Общая ветеринарная гистология : учебно-методическое пособие для студентов по специальностям 1 - 74 03 02 «Ветеринарная медицина», 1 - 74 03 04 «Ветеринарная санитария и экспертиза» / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2019. – 58 с.

Федотов, Д. Н. Гистология вымени коровы : учеб. - метод. пособие для студентов по специальностям 1 - 74 03 02 «Ветеринарная медицина» и 1 - 74 03 01 «Зоотехния» / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2019. – 14 с.

Федотов, Д. Н. Гистология эндокринной системы животных : учеб. - метод. пособие для студентов биотехнологического факультета по специальности 1 - 74 03 04 «Ветеринарная санитария и экспертиза» и 1 - 74 03 01 «Зоотехния» / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2018. – 14 с.

Федотов, Д. Н. Гистология органов пищеварения : учеб.-метод. пособие / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2013. – 26 с.

Федотов, Д. Н. Морфологические исследования надпочечников птиц в ветеринарной и биологической практике : рекомендации / Д. Н. Федотов, М. П. Кучинский. – Минск, 2014. – 42 с.

Федотов, Д. Н. Гистология диких животных : монография / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2020. – 212 с.

Федотов, Д. Н. Экологические и морфологические аспекты мониторинга органов гомеостатического обеспечения у енотовидной собаки в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС : монография / Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов, К. Д. Ковалев. – Ташкент : издательство «Наврўз», 2021. – 92 с.

2. Федотов, Д. Н. Морфология, экология и болезни белогрудого ежа на территории Беларуси : монография / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2021. – 178 с.

Федотов, Д. Н. Эмбриология животных : учебное пособие для студентов по специальностям «Ветеринарная медицина» и «Ветеринарная фармация» / Д. Н. Федотов. – Ташкент : издательство «Fanziyosi», 2022. – 104 с.

Федотов, Д. Н. Морфофункциональная характеристика нижнечелюстной слюнной железы белогрудого ежа / Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов // Veterinaria Meditsinasi. – Ташкент, 2021. – № 1 (158). – С. 25–27.

Федотов, Д. Н. Анатомические и гистологические характеристики селезенки у белогрудого ежа в постнатальном онтогенезе / Д. Н. Федотов // Международный вестник ветеринарии : научно-производственный журнал. – Санкт-Петербург, 2021. – № 1. – С. 302–306.

Федотов, Д. Н. Особенности морфологических механизмов адаптаций эндокринных желез у млекопитающих на территории высокого радиоактивного загрязнения и снятия антропогенной нагрузки / Д. Н. Федотов // Ученые записки учреждения образования «Витебская ордена «Знак Почета» государственная академия ветеринарной медицины»: научно-практический журнал. – Витебск, 2022. – Т. 58, вып. 2. – С. 23–26.

Федотов, Д. Н. Основы общей гистологии : учебник для студентов по специальности 5440100 (5111009) «Ветеринарная медицина» / Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов. – Самарканд : издательство «Fanbulog'i», 2021. – 124 с.

Федотов, Д. Н. Частная гистология : учебник для студентов по специальности «Ветеринарная медицина» / Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов. – Самарканд : издательство «Fanbulog'i», 2021. – 224 с.

Федотов, Д. Н. Цитология. Эмбриология. Гистология : учебник для студентов по специальностям «Ветеринарная медицина», «Ветеринарная диагностика и лабораторное дело», «Ветеринарно-санитарная экспертиза» и «Ветеринарная фармация» / Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов, Н. Б. Дилмуродов. – Ташкент : издательство «Fan ziyosi», 2022. – 468 с.

Федотов, Д. Н. Цитология с основами патологии клетки : учебник для студентов (бакалавров) и магистрантов по специальности «Ветеринарная медицина» / Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов. – Ташкент : издательство «Fan ziyosi», 2023. – 184 с.

Шодиев, Н.Ш. Цитология, гистология ва эмбриология: “Ветеринария”, “Қасб таълими (ветеринария)” таълим йўналишлари талабаларига дарслик / Н.Ш.Шодиев, Н.Б.Дилмуродов. – Самарканд: “F.Nasimov” ХК., 2015. – 339 б.

Junqueira, L.C. Basic histology: text & atlas (eleventh edition) / L.C. Junqueira, J. Carneiro. – New York: McGraw-Hill, 2005. – 502 p.

Døving K. B. Structure and function of the vomeronasal organ / K. B. Døving, D. Trotter // The Journal of Experimental Biology. – 1998. – Vol. 201. – P. 2913–2925.

Morphological development of ovaries in ostrich (*Struthio camelus*) embryo / M. Kheirabadi [et. al.] // Comparative Clinical Pathology. – 2015. – Vol. 24, Iss. 5. – P. 1185–1191.

Mukhtorov, E.A. Changes In The Postnatal Ontogenesis Of Histological Indicators Of The Four-Headed Muscle Number Of Hisori Sheep / E.A.Mukhtorov, N.B.Dilmurodov // Natural Volatiles Essential Oils, 2021; 8(4): 15705–15709 p.

Nomina embryologica veterinaria : International Committee on Veterinary Embryological Nomenclature. – Ghent (Belgium) : World Association of Veterinary Anatomist, 2006. – Second edition. – 40 p.

Veterinary Hematology and Clinical Chemistry : 1st edition / M. A. Thrall [et al.]. – Blackwell Publishing Ames, 2006. – 312 p.

Pancreatic islet plasticity: Interspecies comparison of islet architecture and composition / D.J. Steiner [et. al.] // Islets. – 2010. – Vol. 2 (3). – P. 135–145.

Pinard, C. L. Normal Anatomical and Histochemical Characteristics of the Lacrimal Glands in the American Bison and Cattle / C.L. Pinard, M. L. Weiss, A.

H. Brightman, B.W. Fenwick, H. J. Davidson // J. Anat. Histol. Embryol.- 2003.- Vol. 32.- P. 257-262.

Rodler, D. Observations on the right ovary of birds of prey: a histological and immunohistochemical study / D. Rodler, K. Stein, R. Korbel // Anat. Histol. Embryol. – 2015. – Vol. 44(3). – P. 168-177.

Seasonal morphological changes in the ovary of the Jungle crow (*Corvus macrorhynchos*) / M. N. Islam [et al.] // Anat. Sci. Int. – 2010. - № 85 (4). – P. 224-234.

White AW, Harrop CJF. The islets of Langerhans of the pancreas of macropodid marsupials: a comparison with eutherian species. Aust J Zool. 1975; 23:309-19.

Fiadotau, D. The histology of thyroid gland of gray heron (*Ardea cinerea*) regarding its age / D. Fiadotau // Journal of Veterinary Anatomy. – 2013. – Vol. 6, №2. – P. 87-91.

Fiadotau, D.N. The age morphology of the thyroid gland of the European roe deer / D.N. Fiadotau // Proceedings of the 1st European Conference on Agriculture: «East West», June 2, Vienna, Austria, Association for Advanced Studies and Higher Education GmbH. – Vienna, 2014. – P. 57-59.

Fiadotau, D. The histomorphology of adrenal glands in marten of northern Belarus / D. Fiadotau // 68° Congresso Nazionale SIAI – Società Italiana di Anatomia e Istologia: Facoltà di Medicina e Chirurgia, Università Politecnica delle Marche Ancona, 18 – 20 September 2014. – P. 76.

Fiadotau, D.N. The age histology adrenal medulla of the cattle / D.N. Fiadotau // Theoretical & Applied Science: International Scientific Journal (Sweden). – Malmö, 2015. – Vol. 22, Iss. 2. – P. 8-10.

Fiadotau, D.N. Anatomy and histology of thyroid gland of the hedgehog (*Erinaceus concolor*) in Belarus / D.N. Fiadotau // Biological Markers in Fundamental and Clinical Medicine : official specialized scientific journal of The Czech Republic. – Brno, 2017. – Vol.1, №4. – P. 63-64.

Д.Н. Федотов, Х.Б. Юнусов, Н.Б.Дилмуродов

ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

**учебник для студентов по специальности
«Ветеринарная медицина»**

Ташкент, Издательство “Fan ziyosi”, 2023, 288 стр

ООО “Издательство “Fan ziyosi”

Лицензия 3918. 18.02.2021.

Адрес: Ташкент, ул. Навои, 30

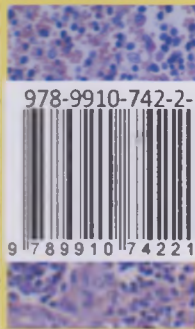
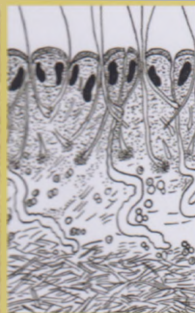
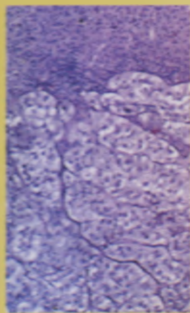
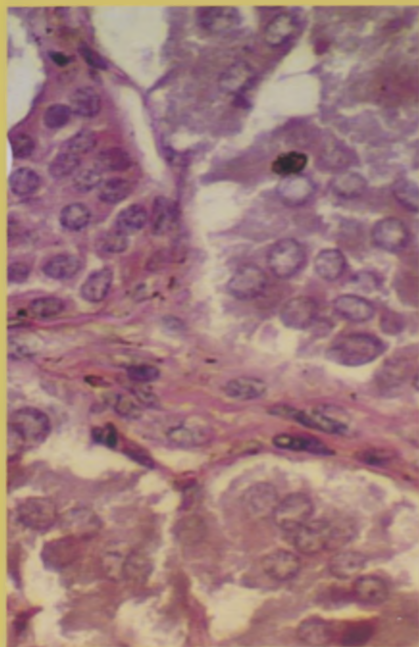
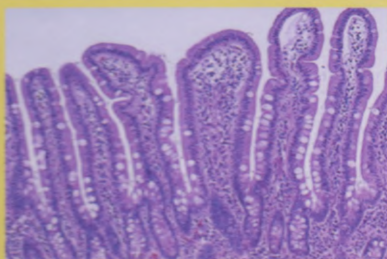
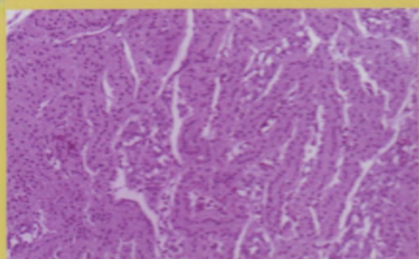
**Директор издательство
Редактор
Технический редактор**

**И.Халилов
Н. Шахназарова
Л.Файзиев**

ISBN: 978-9910-742-2-1-7

**Подписано в печать 25.09.2023 г.
Формат 60х84_{1/16}. Печать офсетная.
Гарнитура Times New Roman.
Ус .п. л.: 18,0. Изд. п. л.: 18,0.
Тираж 100 экз. Заказ № 09/3.**

**Отпечатано в ООО « Согдиана идеал принт»
г. Самарканд, ул. Тонг, 55**



978-9910-742-2-1-7



9 789910 742217