

Міністерство освіти і науки України

**Львівський національний університет ветеринарної
медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького**

**Кафедра нормальної та патологічної
морфології і судової ветеринарії
курс анатомії**

Тибінка А. М.

**Конспект лекцій з дисципліни «Анатомія тварин»
(апарат руху, шкірний покрив)**

**Навчальний посібник
для здобувачів другого рівня вищої освіти (магістр),
спеціальності 211 «Ветеринарна медицина».**

Львів – 2020

УДК: 619:611

Розробник:

Тибінка А. М. – доктор ветеринарних наук, професор кафедри нормальної та патологічної морфології і судової ветеринарії ЛНУВМБ імені С. З. Гжицького.

Рецензенти:

Головач П. І. – доктор ветеринарних наук, професор кафедри нормальної та патологічної фізіології імені С. В. Стояновського Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького.

Жила М. І. – доктор ветеринарних наук, доцент, завідувач лабораторії клініко-біологічних досліджень Державного науково-дослідного контрольного інституту ветеринарних препаратів та кормових добавок

Тибінка А. М. Конспект лекцій з дисципліни «Анатомія тварин» (апарат руху, шкірний покрив). Навчальний посібник для здобувачів другого рівня вищої освіти (магістр), спеціальності 211 «Ветеринарна медицина». – Львів : ЛНУВМБ імені С. З. Гжицького, 2020. – 104 с.

Навчальний посібник містить конспекти лекцій з окремих розділів (апарат руху, шкірний покрив) дисципліни «Анатомія тварин». Посібник призначений для здобувачів другого рівня вищої освіти (магістр), спеціальності 211 «Ветеринарна медицина». Тематика лекцій, їх послідовність та кількість відповідають робочій програмі дисципліни (Львів, 2019). Конспект містить різноплановий навчальний матеріал для якісного опанування даних розділів дисципліни.

Розглянуто і рекомендовано до друку навчально-методичною радою факультету ветеринарної медицини Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького (протокол № 4 від 30. 06. 2020 р.).

Лекція 1

ПОНЯТТЯ ПРО АНАТОМІЮ. ОБ'ЄКТИ ТА МЕТОДИ АНАТОМІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

План:

1. Поняття про анатомію.
2. Об'єкти та методи анатомічних досліджень.
3. Базові терміни.
4. Питання для самоконтролю.

1. Поняття про анатомію.

Науки, що вивчають форму, будову, забарвлення та розвиток живих організмів об'єднуються під назвою морфологія (*morphe* – форма, *logos* – наука), яка є частиною біології. Морфологія об'єднує:

- анатомію;
- ембріологію;
- палеонтологію.

Анатомія (*anatome* – розтин) – наука про закономірності будови живих організмів, їх частин та органів.

Залежно від походження цих організмів розрізняють:

- фітотомію – анатомію рослин;
- зоотомію – анатомію тварин;
- антропотомію – анатомію людини.

Відповідно до способів та методів досліджень анатомію поділяють на:

- макроскопічну анатомію;
- мікроскопічну анатомію.

Макроскопічна анатомія – вивчає досить великі структури (органи) організму і процес їх дослідження здійснюється неозброєним оком, або при допомозі простих збільшувальних пристроїв (лупи).

Частиною анатомії, яка вивчає зовнішню будову організму, його форму, розміри, пропорції називають ейдономією.

Мікроскопічна анатомія – вивчає дрібні структури, для дослідження яких використовуються складні збільшувальні пристрої (мікроскопи). Вона розділяється на:

1. Гістологію (від грец. *hystos* – тканина) – вивчає закономірності будови та розвитку тканин.
2. Цитологію (від грец. *cytos* – клітина) – вивчає закономірності будови та розвитку клітин.

Окремо виділяють ультрамікроскопічну (електронномікроскопічну)

анатомію, яка при допомозі електронного мікроскопа дозволяє дослідити будову окремих органел клітини.

Ембріологія – наука про утворення, розвиток та будову зародка і плода.

Палеонтологія – наука про викопні рештки біологічних об'єктів.

Згідно з практичними завданнями анатомію поділяють:

1. Системна (описова) анатомія – вивчає функціонально пов'язані органи, об'єднані в окремі системи та апарати.

2. Функціональна анатомія – вивчає зв'язок між будовою органів та їх функцією. Даний зв'язок є двостороннім і зміна будови органу призводить до зміни його функції, а зміна функції органу обумовлює зміну його будову.

3. Порівняльна анатомія – вивчає особливості будови різних груп тварин, які відрізняються за видом, породою, віком, статтю та ін.

4. Топографічна анатомія – вивчає розташування одних органів по відношенню до інших в різних ділянках тіла.

5. Пластична (конституційна) анатомія – характеризує тілосклад, вивчаючи зовнішні форми тіла тварин, їх співвідношення та пропорції.

6. Клінічна (прикладна) анатомія – визначається потребами клінічної медицини і характеризується комплексністю, оскільки поєднує різні аспекти морфології: макроанатомію, гістологію, розвиток та нейрологічні зв'язки в межах конкретної ділянки тіла.

7. Вікова анатомія – вивчає особливості будови організму в різні вікові періоди.

8. Екологічна анатомія – вивчає вплив різних факторів зовнішнього середовища на особливості будови окремих органів та цілого організму.

Анатомію тварин розділяють на кілька розділів:

1. Остеологія – вчення про кістки.

2. Синдесмологія – вчення про з'єднання кісток між собою.

3. Міологія – вчення про м'язи.

4. Дерматологія – вчення про шкірний покрив.

5. Спланхнологія – вчення про внутрішні органи.

6. Ангіологія – вчення про судини.

7. Ендокринологія – вчення про залози внутрішньої секреції.

8. Нейрологія – вчення про нервову систему.

9. Естезіологія – вчення про органи чуття.

Будова організму вивчається при двох основних варіантах його становлення:

I. Філогенез (*phylogenesis* (*phylon* – рід) – розвиток біологічного виду в часі, що відбувається під впливом факторів зовнішнього середовища, спадковості та

онтогенезу.

II. Онтогенез (*ontogenesis* (*onthos* – істота, *genesis* – розвиток)) – індивідуальний розвиток організму від його зачаття до смерті. Онтогенез поділяють на два етапи:

1. Пренатальний (внутрішньоутробний) – від зачаття до народження. Включає 3 періоди:

- гермінальний (зародковий, лат. *germen* – зародок);
- ембріональний (передплідний, грец. *embryon* – зародок);
- фетальний (плідний, лат. *fetus* – плід).

2. Постнатальний (післяутробний) – від народження до смерті. Включає 6 періодів:

- неонатальний (новонародженості);
- молочний;
- ювенальний (лат. *juvenilis* – юний);
- пубертатний (статевої зрілості, лат. *pubertas* – статевая зрілість);
- зрілості (біологічної зрілості);
- старості (геронтологічний).

Під час кожного етапу відбувається відповідна морфофункціональна перебудова організму.

Морфологічні зміни в органах, які відбуваються на різних етапах онтогенезу подібні до змін, що відбувалися в окремі періоди філогенезу. Тобто, онтогенез є коротким відображенням (повторенням) філогенезу.

Анатомія вивчає будову здорового організму, органи якого функціонують на оптимальному рівні. Такий тип будови називається “нормою”. Незначні відхилення у будові органів, які суттєво не впливають на їх функцію називаються “аномаліями”. Суттєві зміни у будові органів, які порушують їх функцію називаються “вадами”.

2. Об'єкти та методи анатомічних досліджень

До основних об'єктів вивчення анатомії свійських тварин відносяться:

1. Свійські ссавці: собака, кіт, свиня, дрібна рогата худоба (вівця і коза), велика рогата худоба, кінь.
2. Свійська птиця: кури, качки, гуси, індики, цесарки.

Основні методи анатомічних досліджень:

1. Пальпація – полягає у прощупуванні органів з метою визначення їх розмірів, форми, консистенції.

2. Морфометрія – для характеристики тіла та органів використовує їх цифрові показники: довжину, масу, об'єм та інші.

3. Препарування – полягає в розтині тіла та розсіканні тканин з метою виділення окремого органу, судини, нерву.

4. Ін'єкція – введення в кровоносні судини та порожнисті органи (шлунок, сечовий міхур) різноманітних мас (забарвлених, контрастних, затвердіваючих та ін.) з наступним їх дослідженням.

5. Фарбування – базується на здатності окремих анатомічних структур поглинати певні барвники, або вступати з ними в хімічну реакцію, змінюючи, при цьому, своє забарвлення.

6. Просвітлення – полягає у використанні спеціальних реактивів для просвітлення тканин навколо зафарбованих, або ін'єкованих органів, що значно покращує дослідження останніх.

7. Корозія – заповнення кровоносних судин та порожнистих органів масами, що тверднуть, з наступним видаленням навколишніх тканин спеціальними реактивами.

Наступні методи анатомічних досліджень належать до “приладних” і ґрунтуються на використанні сучасних приладів та технологій:

8. Мікроскопія – полягає у використанні під час досліджень збільшувальних пристроїв (лупа, мікроскоп).

9. Ендоскопія – передбачає використання спеціальних оптичних приладів, які вводять через природні отвори організму з метою дослідження внутрішньої поверхні трубчастих та порожнистих органів, а також їх вмістимого.

10. Рентгеноскопія – полягає в отриманні зображень тканин і органів шляхом використання рентгенівських променів, які по різному проходять і затримуються цими структурами, залежно від їх щільності.

11. Ультразвукове дослідження – полягає в отриманні зображень тканин і органів шляхом використання ультразвукових коливань, які по різному відбиваються цими структурами, залежно від їх щільності.

12. Томографія – дозволяє отримати пошарові зображення тіла або при допомозі рентгенівського випромінювання (комп'ютерна томографія, КТ), або шляхом вимірювання електромагнітного відклику атомних ядер (здебільшого, ядер атомів водню), які ввели в стан збудження при допомозі електромагнітних хвиль у постійному магнітному полі високої напруги (магнітно-резонансна томографія, МРТ).

13. Голографія – дозволяє отримати об'ємні зображення організму та органів.

3. Базові терміни

Орган (*organon*) – відокремлена сукупність різних типів клітин і тканин, яка

характеризується певною формою, виконує специфічну функцію та займає відповідне положення в організмі (мозок, язик, легені печінка, нирки).

Часто серед кількох видів тканин, що формують орган, одна тканина все ж залишається провідною та визначає основну функцію органу:

- мозок – нервова тканина;
- м'язи – м'язова тканина;
- залози – залозистий епітелій.

Інші види тканин або допомагають функціонувати провідній тканині:

- сполучна тканина в м'язах;
- жирова тканина в мозку;
- м'язова тканина в трахеї, бронхах;

або забезпечують додаткові функції органу:

- ендокринні клітини кишечника, нирок;
- потові та сальні залози шкіри.

Інколи, серед двох функцій, а відповідно і тканин органу неможливо виділити якусь провідну, оскільки обидві є життєво необхідними:

- продукування статевими залозами статевих клітин та статевих гормонів;
- продукування підшлунковою залозою травних ферментів та гормонів.

У процесі онтогенезу основна функція органу може змінитися. Наприклад, у плода печінка спочатку формується як кровотворний орган, а після народження стає травною залозою; більша частина сечівника, після настання статевої зрілості, стає сечостатевим каналом; крижові хребці, після зростання в крижову кістку, втрачають функцію руху і повністю набувають функції опори та захисту.

Органи ніколи не функціонують по одинці, а об'єднуються у тісно пов'язані між собою групи. На основі ключових характеристик виділяють дві групи органів:

1. Система органів – це сукупність органів, які характеризуються:

- спільним походженням;
- принципами будови;
- єдністю функцій.

Представниками є серцево-судинна та нервова системи.

2. Апарат органів – це сукупність органів, які характеризуються:

- відмінностями походженням;
- відмінностями будови;
- єдністю функцій.

Представниками є апарати: руху, травлення, дихання, виділення, розмноження.

Оскільки всі органи об'єднані в системи чи апарати, тому будь яка зміна в одному органі призводить до відповідних змін в інших органах. Цей процес

здебільшого має каскадний характер (принцип доміно). Причина полягає у тому, що організм є збалансованою системою і зміна у якійсь його ланці порушує цей баланс. Відповідно, організмі намагається його відновити, проводячи зміни у інших ланках.

Організм завжди функціонує в режимі економії пластичних (будівельних) та енергетичних ресурсів. Тому всі органи, їх системи та апарати, побудовані так, щоб при мінімальних затратах ресурсів, протягом тривалого часу підтримувати максимальну функціональну активність.

Залежно від початку та тривалості функціонування органи поділяють на:

1. Постійні (дефінітивні) органи – закладаються під час внутрішньоутробного розвитку і функціонують протягом всього життя організму.
2. Тимчасові (провізорні) органи – розвиваються і функціонують лише на певних етапах індивідуального розвитку, а потім зникають: тимус, жовте тіло, плацента, жовтковий мішок, пупковий канатик.

Відповідно до морфофункціональних характеристик, виділяють три групи органів:

1. Соматичні – формують тіло (сому) тварини без нутрощів (апарат руху та загальний шкірний покрив).
2. Вісцеральні – це нутрощі, які здебільшого розташовані в порожнинах тіла (апарати травлення, дихання, сечовиділення, розмноження).
3. Інтегративні – забезпечують взаємозв'язок між різними системами та апаратами органів, їх живлення та регуляцію функцій (ендокринні залози, серцево-судинна та нервова системи).

За розвитком, функціональними та топографічними ознаками органи поділяють:

1. Аналогічні – органи з подібними функціями, проте різним походженням (крило птаха та крило комахи).
2. Гомологічні – органи зі спільною будовою та походженням, функції яких можуть або співпадати, або відрізнятися (грудна кінцівка ссавців та крило птахів).
3. Гомотипічні – це симетрично розташовані парні органи (очі, слинні залози, нирки, яєчники).
4. Гомодинамічні – численні органи з подібною будовою, які повторюються вздовж основної осі тіла тварини (хребці, ребра).
5. Рудиментарні (рудименти, лат. *rudimentum* – зачаток) – поодинокі органи, значення яких в процесі філогенетичного розвитку різко знизилося, або змінилося. Вони закладаються в ембріональний період але повністю не розвиваються, тому

характеризуються недорозвиненою будовою, яка не відповідає їх початковій функції – ключиця і коракоїдна кістка у багатьох ссавців, третя повіка у ссавців, перший палець тазової кінцівки у собак, очі у крота, кістки тазу у деяких китоподібних, у людини: волосяний покрив, м'язи вушної раковини, апендикс, зуби мудрості. Рудиментарні органи трапляються в усіх, або більшості особин в межах виду.

6. Атавізми (лат. *atavus* – далекий предок) – органи властиві далеким предкам і втрачені в процесі філогенезу – двопалість у коней, зуби в ембріонів курчат, задні кінцівки у дельфінів, хвіст і зайві соски у людей. На відміну від рудиментарних органів, атавізми розвиваються лише в окремих особин в межах виду.

У цілому рудименти є частиною норми, атавізми – ознакою патології.

Організм – це сукупність морфо-функціональних компонентів (клітин, тканин, органів, систем і апаратів), що пов'язані тісними генетичними зв'язками, спільністю розвитку та формують цілісну живу систему, яка підпорядкована фізико-хімічним законам середовища. Кожний організм характеризується певними проявами своєї життєдіяльності: обмін речовин та енергії, ріст, розвиток, чутливість, мінливість, саморегуляція, адаптація, саморозвиток, розмноження.

4. Питання для самоконтролю

1. Дайте визначення анатомії, як науки.
2. Що таке макроскопічна та мікроскопічна анатомія?
3. На які види поділяють анатомію відповідно до практичних завдань?
4. На які розділи поділяється анатомія?
5. Що таке філогенез та онтогенез?
6. Чим аномалія будови органа відрізняється від вади?
7. Вкажіть методи анатомічних досліджень.
8. Назвіть основні об'єкти вивчення анатомії свійських тварин.
9. Які групи органів виділяють відповідно до морфо-функціональних характеристик?
10. Що таке «апарат органів» та «система органів»?
11. Що таке організм?

Лекція 2

ТКАНИНИ ТА ЇХ КЛАСИФІКАЦІЯ. ЗАРОДКОВІ ЛИСТКИ ТА ЇХ ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ

План:

1. Тканини та їх класифікація.

2. Зародкові листки та їх диференціація.
3. Питання для самоконтролю.

1. Тканини та їх класифікація

Тканина (histos) – сукупність клітин та міжклітинних елементів, які характеризуються спільним розвитком, подібністю будови, обміну речовин та виконанням одної функції.

Виділяють 4 основні типи тканин:

- епітеліальну;
- сполучну;
- м'язову;
- нервову.

ЕПІТЕЛІАЛЬНА ТКАНИНА.

Епітеліальна тканина (епітелій) покриває тіло зовні та вистеляє з середини трубчасті органи. Вона виконує численні функції, які об'єднуються у 4 групи:

1. Захисна.
2. Обміну речовин.
3. Всмоктувальна.
4. Секреторна.

Епітеліальна тканина характеризується відсутністю кровоносних судин та мінімальною кількістю (або відсутністю) міжклітинної речовини.

Епітеліальна тканина (епітелій) за будовою поділяється на два основні види:

1. Покривну.
2. Залозисту.

Покривний епітелій поділяється на 2 види:

1. Одношаровий (простий).
2. Багатошаровий.

Одношаровий епітелій, залежно від особливостей будови клітин, поділяється:

1. Однорядний.
2. Багаторядний.

Однорядний епітелій – характеризується різною формою клітин і поділяється на:

- плоский;
- кубічний;
- стовпчастий.

Одношаровий плоский епітелій (мезотелій) – ширина клітин перевищує висоту. Вкриває респіраторні відділи легень, порожнину середнього вуха та серозні оболонки.

Одношаровий кубічний епітелій – висота і ширина клітин майже рівні. Вистеляє ниркові каналці та протоки залоз.

Одношаровий стовпчастий (циліндричний, призматичний) епітелій – висота клітин перевищує ширину. Вистеляє слизові оболонки шлунка, кишок, жовчного міхура, маткових труб.

Багаторядний (псевдобагатошаровий, миготливий) епітелій – містить один ряд клітин різної форми з ядрами на різній висоті та війками. Вистеляє провідні дихальні шляхи.

Багатошаровий епітелій відповідно до форми клітин верхнього ряду поділяється на види:

- плоский;
- кубічний;
- циліндричний;
- перехідний.

Багатошаровий плоский епітелій поділяється на види:

- не зроговілий (вологий);
- зроговілий (сухий)

Багатошаровий плоский не зроговілий епітелій – складається з трьох шарів, з яких верхній містить клітини, які поступово відмирають та злущуються (вистеляє кон'юнктиву, слизові оболонки рота, ротоглотки, стравоходу, відхідника, піхви)

Багатошаровий плоский зроговілий епітелій – характеризується п'ятьма шарам, з яких верхній містить повністю ороговілі клітини (лежить на поверхні шкіри і називається епідермісом)

Багатошаровий кубічний епітелій – містить 3-10 шарів клітин (клітини верхнього шару кубічні), трапляється рідко, вистеляє: вивідні протоки потових залоз, задню ділянку присінка носа

Багатошаровий циліндричний епітелій – містить 3-10 шарів клітин (клітини верхнього шару циліндричні), трапляється рідко, вистеляє: кон'юнктиву, невеликі ділянки глотки, надгортанник, великі протоки слинних залоз, молочні залози, уретру самців

Перехідний епітелій – складається з 5-6 шарів клітин (у розслабленому стані) та 3-4 шарів (у розтягнутому стані). При цьому, клітини верхнього шару є сферичними, або плоскими. Вистеляє: ниркові чаші, сечоводи, сечовий міхур

В основі епітелію розташована «базальна мембрана», яка відділяє епітелій від інших тканин

Залозистий епітелій – виконує секреторну функцію. Його клітини (гландулоцити) можуть розташовуватися поодиноці (одноклітинні залози), але частіше об'єднуються у багатоклітинні залози

Багатоклітинна залоза складається з двох частин:

- секреторної (ацинуса, кінцевого відділу);
- вивідної протоки.

Виділяють 3 способи виділення секрету:

1. Мерокриновий – при виділенні секрету зберігається цілісність залози (слинні залози).
2. Апокриновий – секрет виділяється разом з верхівкою залози (молочна залоза).
3. Голокриновий – при виділенні секрету проходить руйнування залози (сальні залози).

Залежно від місця виведення секрету залози поділяються на типи:

1. Екзокринні (зовнішньої секреції) – виділяють секрет на поверхню епітелію.
2. Ендокринні (внутрішньої секреції) – виділяють секрет у кров чи лімфу.
3. Змішані – поєднують функції двох попередніх залоз
4. Паракринові – виділяють секрет у міжклітинний простір

За будовою екзокринні та ендокринні залози відрізняються наявністю чи відсутністю вивідних проток.

Відповідно до форми і співвідношення окремих частин, залози поділяють на:

1. Прості: а) проста трубчаста; б) проста кільцево-спіральна трубчаста; в) проста розгалужена трубчаста; г) проста альвеолярна; д) проста розгалужена альвеолярна.
2. Складні: а) складна трубчаста; б) складна альвеолярна; в) складна трубчасто-альвеолярна.

СПОЛУЧНА ТКАНИНА.

Сполучна (опорно-трофічна) тканина – розвивається з мезенхіми і характеризується не лише особливостями клітин, але й наявністю великої кількості міжклітинної речовини з волокнами. Ця тканина виконує наступні функції:

- опорну;
- трофічну;
- захисну.

Клітинний склад сполучної тканини можна розділити на дві групи. Першу групу формують її власні клітини (фібробласт та адипоцит), які розвиваються безпосередньо в сполучній тканині з первинної мезенхімальної клітини. Фібробласти часто розділяють на власне фібробласти (активні клітини) та фіброцити (пасивні клітини). Фібробласти синтезують компоненти міжклітинної речовини, зокрема білки: колаген та еластин, з яких утворюються волокна сполучної тканини.

Адипоцити (жирові клітини) розташовуються або поодинокі, або дрібними групами. Основна маса цих клітин локалізована в жировій тканині.

Також є інша група клітин, які розвиваються в кістковому мозку і заносяться у сполучну тканину током крові. До таких клітин належать: мастоцити, макрофаги, плазматичні клітини.

Мастоцити – в цитоплазмі накопичують медіатори запалення (гістамін, гепарин), а до їх поверхні кріпляться імуноглобуліни E (IgE).

Макрофаги – походять з моноцитів крові та фагоцитують залишки клітин, міжклітинну речовину, бактерії.

Плазматичні клітини – розвиваються з В-лімфоцитів та забезпечують синтез антитіл (імуноглобулінів).

Відповідно до морфофункціональних особливостей сполучну тканину поділяють на три основних види:

I. Власне сполучну.

II. Скелетну (опорну).

III. Сполучну тканину внутрішнього середовища (кров та лімфа).

I. Власне сполучна тканина в свою чергу поділяється на:

1. Волокнисту сполучну тканину.

2. Сполучну тканину зі спеціальними властивостями.

1. Волокниста сполучна тканина містить три види волокон (колагенові, ретикулярні, еластичні) та поділяється:

а) пухку волокнисту сполучну тканину – розташована у структурах, що зазнають незначного тиску та тертя, а тому супроводжує судини і нерви, формує основу для епітеліальних клітин, підшкірну основу, серозні оболонки грудної та черевної порожнин, сполучнотканинну строму багатьох органів. У ній міститься досить багато клітин і міжклітинної речовини та помірна кількість волокон;

б) щільну волокнисту сполучну тканину (фіброзну) – здатна протидіяти значним навантаженням та виконувати захисні функції. Містить значно меншу кількість клітин, а колагенові волокна є домінуючим компонентом. Залежно від орієнтації цих волокон її поділяють на дві групи:

- неоформлену щільну волокнисту сполучну тканину – містить пучки колагенових волокон без вираженої просторової орієнтації. Це забезпечує її стійкість у всіх напрямках. Представлена в середньому шарі шкіри – дермі;
- оформлену щільну волокнисту сполучну тканину – містить просторово орієнтовані та щільно розташовані пучки колагенових волокон, які проходять паралельно один одному. Вони формують сухожилки та зв'язки.

2. Сполучна тканину зі спеціальними властивостями включає кілька видів тканин:

А. Жирова тканина – відрізняється від інших видів сполучної тканини значним переважанням клітинного компонента над міжклітинною речовиною.

Жирова тканина складається зі скупчень спеціалізованих клітин (адипоцитів), які розділені тонкими прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини з великою кількістю судин.

Жирова тканина виконує різноманітні функції:

1. Найбільше депо енергії (у формі тригліцеридів).
2. Термоізоляція організму (завдяки поганій теплопровідності).
3. Корегування розмірів тіла та форми екстер'єру (завдяки підшкірним відкладенням).
4. Поглинання поштовхів та ударів (завдяки відкладенням у формі подушечок та прокладок).
5. Підтримання нормального положення органів завдяки розташуванню між ними або навколо них (жирова капсула нирок).
6. Продукування біологічно активних речовин (лептин та інші).

На кількість жирових відкладень та їх локалізацію мають вплив вид, стать, вік тварин, а також умови їх годівлі, утримання та експлуатації.

Згідно морфо-функціональних особливостей адипоцитів, жирову тканину розділяють на два типи:

1. Біла (однокрапельна) жирова тканина – в цитоплазмі її клітин міститься одна велика крапля жиру. З неї сформована домінуюча більшість жирових відкладень організму.

2. Бура (багатокрапельна) жирова тканина – в цитоплазмі її клітин містяться численні дрібні жирові краплі та багато коричневих мітохондрій.

Ця жирова тканина в основному локалізується під шкірою між лопатками в ділянці шиї, середостіння та вздовж аорти у:

- гризунів;
- тварин, що впадають в зимову сплячку;
- новонароджених тварин інших видів.

При гідролізі бурої жирової тканини майже вся її енергія розсіюється у вигляді тепла і кров'ю розноситься по організму, зігріваючи його. Тобто ця енергія не йде на синтез АТФ, що використовується в обмінних процесах.

Б. Еластична тканина – сформована паралельними пучками товстих еластичних волокон, простори між якими зайняті тонкими колагеновими волокнами та фібробластами. Еластична тканина представлена у зв'язках хребта, стінці великих артерій.

В. Ретикулярна тканина – має вигляд пухкої тривимірної сітки, сформованої з ретикулярних волокон (підвид колагенових волокон) та ретикулярних клітин (спеціалізовані фібробласти).

Ретикулярна тканина утворює каркас органів кровотворення та імунного захисту:

- кістковий мозок
- селезінка
- лімфатичні вузли
- мигдалики
- печінка
- нирки

Г. Слизова тканина (вартонові драгли) – формує основу пупкового канатика зародка, має драглисту консистенцію та містить мінімальну кількість волокон. Слизова тканина запобігає перетисканню кровоносних судин, що проходять в складі пупкового канатика та живлять плід.

II. Скелетна (опорна) сполучна тканина поділяється на:

1. Хрящову.
2. Кісткову.

Хрящова тканина – складається з клітин (хондробластів і хондроцитів) та міжклітинної речовини, що має аморфну основу і містить колагенові та еластичні волокна.

Хрящова тканина здатна виконувати амортизаційну функцію та формує 3 види хряща: 1) гіаліновий; 2) волокнистий; 3) еластичний.

1. Гіаліновий хрящ – найпоширеніший в організмі, у нативному стані є напівпрозорим та має блакитно-біле забарвлення. Гіаліновий хрящ на 40 % сухої маси складається з колагену, який представлений у формі тоненьких ниток (фібрил), які не мають певної орієнтації, не формують пучків і тому майже не помітні на фоні міжклітинної речовини.

Під час ембріонального розвитку з гіалінового хряща формується тимчасовий скелет, який згодом замінюється кістковим. У дорослих тварин гіаліновий хрящ вкриває суглобові поверхні кісток, формує стінки дихальних шляхів (ніс, гортань, трахея, бронхи), а також реберні та лопаткові хрящі.

2. Волокнистий хрящ – містить товсті пучки колагенових волокон. Хондроцити розташовані, або по-одному, або об'єднуються у ланцюжки. Волокнистий хрящ представлений у міжхребцевих дисках, симфізі, в місцях прикріплення зв'язок до кісток, круглій зв'язці стегна.

3. Еластичний хрящ – за будовою подібний до гіалінового, проте додатково ще містить добре виражену сітку еластичних волокон. Це надає нативному хрящу жовтуватого забарвлення. Еластичний хрящ формує вушні раковини зі зовнішнім слуховим проходом, слухову (євстахієву) трубу, надгортанник та різкоподібні відростки черпакуватих хрящів.

У загальному, кожний вид хряща характеризується:

- гіаліновий хрящ – найбільшою твердістю;
- волокнистий хрящ – найбільшою міцністю;
- еластичний хрящ – найбільшою пружністю.

Зовні хрящова тканина вкрита охрястям, яке відсутнє:

- в гіалінового хряща, що вкриває суглоби
- у волокнистого хряща

Кісткова тканина – найміцніша з числа сполучних тканин, тому є основною складовою частиною скелету дорослого організму. Кісткова тканина складається з трьох видів клітин та міжклітинної речовини.

До клітин кісткової тканини належать:

1. Остеобласти – малодиференційовані одноядерні клітини, що синтезують компоненти міжклітинної речовини. Локалізуються в місцях утворення кісткової тканини та її регенерації (окістя та ендост).

2. Остеоцити – диференційовані одноядерні клітини, які утворюються з остеобластів внаслідок їх занурення в міжклітинну речовину. Остеоцити містяться в лакунах кісткової тканини, анастомозують між собою відростками та підтримують морфофункціональну цілісність кістки.

3. Остеокласти – великі багатоядерні клітини, які забезпечують резорбцію (розсмоктування) мінерального компоненту кісткової тканини і видаляють продукти її розпаду. Локалізуються в місцях де проходить перебудова чи регенерація кістки.

Міжклітинна речовина містить пучки колагенових (осеїнових) волокон та кістковий матрикс (осеомукоїд), складниками якого є протеоглікани, глікопротеїни та мінеральні солі (в основному солі кальцію). Новосформована міжклітинна речовина, яка ще не просочена мінеральними солями називається остеїдом.

За розташуванням колагенових волокон виділяють два типи кісткової тканини:

1. Ретикулофіброзна (грубоволокниста) кісткова тканина – волокна йдуть у різних напрямках.

2. Пластинчаста кісткова тканина – волокна, орієнтовані в певному напрямку і формують кісткові пластинки.

Ретикулофіброзна кісткова тканина здебільшого є тимчасовою. Вона

характерна для плодів тварин і з віком замінюється пластинчастою тканиною. У дорослих тварин вона зберігається лише в окремих місцях:

- шви черепа;
- зубні лунки;
- ділянки прикріплення деяких зв'язок.

Пластинчаста кісткова тканина у скелеті дорослого організму є домінуючою.

М'ЯЗОВА ТКАНИНА.

Залежно від будови, функції та локалізації м'язову тканину поділяють на

1. Гладку – формує м'язові оболонки більшості органів, а також міститься у шкірі, очному яблуку, стромі селезінки та лімфовузлів.

2. Посмуговану, яка представлена в двох варіантах:

а) скелетна – формує м'язи скелету, підшкірні м'язи та м'язи окремих ділянок внутрішніх органів: язика, глотки, гортані, очного яблука та ін.;

б) серцева – формує середню оболонку серцевої стінки (міокард).

Структурно-функціональною одиницею гладкої м'язової тканини є “міоцит”, що має веретеноподібну форму. Посмугована м'язова тканина побудована з посмугованих “м'язових волокон”, які мають циліндричну форму із заокругленими кінцями.

Серцева м'язова тканина займає проміжне місце між двома попередніми. Вона сформована серцевими міоцитами (кардіоміоцитами), що з'єднуються своїми кінцями і утворюють структури подібні до м'язових волокон. У місці з'єднання кардіоміоцитів містяться вставні диски.

М'язова тканина містить специфічні органели – міофібрили, які мають вигляд волокон і під дією нервової системи здатні скорочуватися. Розмір м'язу, при цьому, зменшується і структури, до яких він кріпиться, зміщуються в просторі.

Основу міофібрил формують два типи білкових філаментів (ниток):

- актинові – тонкі, світлі, побудовані з білку актину;
- міозинові – товсті, темні побудовані з білку міозину.

Взаємне переміщення філаментів (одні відносно інших) і обумовлює процес скорочення.

Посмугованість м'язової тканини виникає в результаті групування актинових та міозинових філаментів у паралельно розташовані стовпці, які ще називають світлими та темними дисками.

Відмінності у будові, обумовлюють певні особливості скорочення кожного виду м'язової тканини (табл. 1).

Таблиця 1.

Особливості скорочення гладкої, скелетної та серцевої м'язової тканини.

Скорочення гладкої м'язової тканини	Скорочення скелетної м'язової тканини	Скорочення серцевої м'язової тканини
слабкість	сила	сила
повільність	швидкість	швидкість
довга тривалість	коротка і середня тривалість (залежить від тренуваності)	коротка тривалість
переривчастість	переривчастість	неперервність
не підпорядкованість волі тварини	підпорядкованість волі тварини	не підпорядкованість волі тварини

НЕРВОВА ТКАНИНА.

Нервова тканина – це високоспеціалізована тканина, клітини якої здатні:

1. Сприймати подразнення трансформувати їх у нервові імпульси і передавати їх до центральних відділів нервової системи для аналізу.
2. Передавати нервові імпульси від центральних відділів нервової системи до ефекторних тканин (м'язової та залозистої).
3. Зберігати інформацію.
4. Продукувати біологічно активні речовини.

Нервова тканина складається з двох основних груп клітин:

- нервові клітини (нейрони);
- клітини нейроглії (гліюцити).

Клітини нейроглії також поділяються на 2 групи:

1. Клітини макроглії: епендимоцити, астроцити, олігодендроцити.
2. Клітини мікроглії: дрібні клітини, що здатні до фагоцитозу.

2. Зародкові листки та їх диференціація.

Онтогенез організму починається з утворення зиготи. Вона шляхом мітозу ділиться на клітини – бластомери, які розвиваються у двох напрямках:

- 1) з частини клітин формується тіло зародка – ембріобласт.
- 2) частина клітин служить для живлення зародка – трофобласт.

Подальше збільшення клітинної маси проходить у двох напрямках:

1. Диференціація – спеціалізація клітин на виконання певної функції: скорочення, секреції, захисту та інших.
2. Інтеграції – формування зв'язків між різними клітинами та тканинами, що дозволяє організму функціонувати як цілісна структура.

Ембріобласт у подальшому перетворюється у зародковий диск, що

складається з 2 листків:

1. Ектодерма (зовнішній листок).
2. Ендодерма (внутрішній листок).

Дещо пізніше між цими листками розвивається ще середній листок – мезодерма.

Після закінчення процесу утворення трьох зародкових листків, починається їх диференціація на тканини (гістогенез) та органи (органогенез).

З ектодерми розвиваються :

1. Епітелій (епідерміс шкірного покриву), з його похідними: волосся, луска, пір'я, залози, копита.

2. Нервова трубка, а з неї вся соматична нервова система

З ендодерми розвиваються:

1. Вісцеральні (парасимпатичні) нервові клітини.

2. Епітелій, що вистеляє з середини органи травлення, дихання та їх залози.

Мезодерма у процесі розвитку поділяється на 2 частини:

1. Дорсальну – сегментовану частину.

2. Вентральну – не сегментовану частину.

Дорсальна частина представлена сегментами (сомітами), у яких виділяють три частини:

- зовнішню частину (дерматом) – для розвитку глибоких шарів шкіри;
- середню частину (міотом) – для розвитку скелетних м'язів;
- внутрішню частину (склеротом) – для розвитку скелету.

Вентральна частина (спланхнотом) містить вторинну порожнину – целом.

Дорсальна та вентральна частини мезодерми з'єднані сегментними ніжками (нефрогонотомами), з яких розвиваються окремі частини сечовидільних та статевих органів.

Мезодерма також дає початок первинній сполучній тканині – мезенхімі, з якої розвиваються:

- судини;
- опорно-трофічні тканини;
- гладкі м'язи;
- симпатичні нервові клітини.

3. Питання для самоконтролю

1. Що таке тканина?
2. Які функції виконує епітеліальна тканина?
3. На які види поділяється епітеліальна тканина?
4. Охарактеризуйте покривну епітеліальну тканину.
5. Охарактеризуйте залозисту епітеліальну тканину.

6. На які види поділяється сполучна тканина?
7. На які види поділяється власне сполучна тканина?
8. Чим характеризується жирова тканина?
9. На які види поділяється хрящова тканина?
10. Яку структуру має кісткова тканина?
11. На які типи поділяється м'язова тканина?
12. Охарактеризуйте будову та функції нервової системи.
13. Охарактеризуйте зародкові листки та їх диференціацію.

Лекція 3

АПАРАТУ РУХУ. ЗАКОНОМІРНОСТІ БУДОВИ СКЕЛЕТУ

План:

1. Характеристика апарату руху.
2. Морфофункціональні особливості скелету.
3. Визначальні моменти розвитку скелету.
4. Питання для самоконтролю.

1. Характеристика апарату руху

Апарат руху (опорно-руховий апарат) – комплексна структура, яка займає близько 60% від маси тіла дорослої тварини та виконує численні функції:

- різні форми рухової активності (хода, біг, стрибання, риття, плавання, лазіння, хапання, політ та інші);
- утворення форми тіла (екстерєр);
- забезпечення процесу дихання;
- виконання функції периферичного серця.
- кровотворна функція;
- підтримання температури тіла;
- захист та напад;
- пошук та захоплення корму;
- участь в обмінних процесах;
- депо поживних речовин;

Умовно опорно-руховий апарат розділяють на 2 частини:

1. Пасивну (15 % маси апарату руху) – кістки і їх з'єднання, які формують статичні характеристики апарату руху.

2. Активну (45 % маси апарату руху) – скелетні м'язи та їх допоміжні пристосування, які забезпечують динамічні властивості апарату руху.

У онтогенезі обидві частини розвиваються з мезодерми.

Загальна форма тіла, будова, пропорції і маса скелету, структура і форма кісток, функція окремих ділянок апарату руху обумовлені способом і характером переміщень тварин, яке основним чином направлено на подолання сили земного тяжіння (гравітації).

2. Морфо-функціональні особливості скелету

Скелет (грец. *sceletos* – висохлий, висушений; лат. *skeleton*) – це з'єднані в певному порядку тверді тканини організму тварини, що формують каркас тіла.

Основною структурною одиницею скелету є кістка (*os*). Відповідно, наука, що вивчає кістки скелету називається “остеологія”.

Загальна кількість кісток в скелеті залежить від виду тварин і коливається в значному діапазоні (табл. 2).

Таблиця 2.

Кількість кісток в скелеті різних свійських тварин (за Kolda, 1936).

Вид тварин	Відділи скелету						Разом
	Череп	Хребетний стовбур	Редра	Грудна кістка	Грудна кінцівка	Тазова кінцівка	
Кінь	31	53-56	36	7	40-42	40-42	207-214
Осел	31	52-55	36	7	40-42	40-42	206-213
Корова	31	49-51	26	7	48	46	207-209
Вівця	31	35-55	26	7	48	46	191-213
Коза	31	41-48	26	7	48	46	199-206
Свиня	32	51-58	28	6	82	82	281-288
Собака	31	50-53	26	8	80	76-84	271-282
Кіт	31	50-53	26	8	80	76	271-274
Кріль	31	46	24	6	90	78	275

Відносна маса скелету тварин залежить від різних факторів:

- у відгодованих свиней вона становить 6%, а в худих – 9%;
- у м'ясних порід овець – 9%, а в шерстних – 15%;

З віком також змінюється співвідношення між масами осьового та периферичного скелетів. У новонароджених тварин відносна маса периферичного скелету є більшою ніж осьового. Так, у телят їх співвідношення становить 60-65% та 40-35%. У віці 8-10 місяців маса цих відділів вирівнюється, а в 1,5 річному віці, відносна маса периферичного скелету вже поступається осьовому – 47-45% та 53-55% відповідно.

Всі функції скелету можна розділити на дві великі групи:

1. Механічні.

2. Біологічні.

До механічних функцій належать:

- Опорна – завдяки своїй міцності та великій загальній поверхні, кістки є надійною опорою для прикріплення м'язових сухожилків, суглобових зв'язок, а також зв'язок, бриж і складок внутрішніх органів. Це дозволяє їм утримуватися в певному положенні і не зміщуватися під час руху.

- Локомоторна – взаємне зміщення кісток, або їх частин в результаті дії м'язової сили, створює рух певної амплітуди. Набір таких рухів обумовлює зміну положення тіла або його переміщення в просторі.

- Захисна – всі найбільш важливі органи розташовуються з внутрішнього боку кісток (медіально чи вентрально), або в порожнинах тіла сформованих кістками. Так, спинний мозок міститься в хребцевому каналі, аорта та нирки розташовуються під хребтом, спинний мозок – в чеперпномозковій порожнині, серце і легені – в грудній порожнині.

- Ресорна – скелет містить структури, які амортизують поштовхи, що виникають під час руху і, тим самим роблять його плавнішим та тихішим (суглобовий хрящ кісток, хрящові, диски, меніски).

- Антигравітаційна – скелет набуває такої форми, яка дозволяє кожному виду тварин подолати силу земного тяжіння і утримувати тіло над землею з мінімальними затратами енергії як при стоянні, так і під час руху (розташування кінцівок у ссавців під тулубом, наявність заціпкових суглобів кінцівок (ліктьовий, заплесневий)).

До біологічних функцій належать:

- Кровотворна – базується на наявності червоного кісткового мозку, що виробляє клітини крові.

- Участь в обміні речовин – кістки є депо мінеральних солей (кальцію, фосфору, магнію та інших елементів), тому вони є активними учасниками в мінерального обміну. Жовтий кістковий мозок містить значну кількість жиру, що також використовується в періоди голодувань.

- Буферна функція – солі що містяться в кістковій тканині використовуються в буферних системах крові (гідрокарбонатній, фосфатній), для підтримання кислотно-лужної рівноваги (рН).

Скелет тіла умовно поділяють на 2 відділи:

1. Осьовий.
2. Периферичний.

Осьовий скелет складається зі скелетів: голови (череп) та хребетного стовбуру. Останній сформований хребцями та поділяється на 5 відділів: шийний, грудний, поперековий, крижовий, хвостовий. Грудні хребці разом з ребрами та

грудниною утворюють комплексну структуру – “грудну клітку”, яку ще називають грудним відділом скелету. Грудна клітка разом з поперековими та крижовими хребцями утворює скелет тулуба.

Загальні закономірності будови осьового скелету:

1. Одновісність (біполярність) – весь осьовий скелет розташований вздовж одної осі тіла та має два полюси: головний (краніальний) і хвостовий (каудальний).

2. Двобічна симетрія (білатеральність, антимерія) – осьовий скелет можна розділити на дві симетричні половини (праву і ліву) – антимери.

3. Сегментація (метамерія) – у поперечному напрямку осьовий скелет можна розділити на дрібні сегменти (метамери). Здебільшого за один сегмент приймають ділянку одного хребця. Тому кількість сегментів має видові особливості. У розрізі цілого тіла, сегментом вважають ділянку між двома сегментними площинами, проведеними по кінцях хребця.

4. Тетраподія – прикріплення до осьового скелету двох пар кінцівок (грудних і тазових).

Периферичний скелет представлений скелетами кінцівок, для яких характерна лише одна закономірність – двобічна симетрія (білатеральність, антимерія), тому кінцівки поділяють на ліві та праві.

Маса осьового та периферичного скелетів є майже однаковими і співвідносяться як 49% та 51%. Причому в показнику осьового скелету 33% становить скелет тулуба, а 16% – скелет голови. У периферичному скелеті на скелет тазових кінцівок припадає $\frac{2}{3}$ загальної маси кінцівок.

У організмі є ряд кісток, які належать не скелету, а іншим органам:

- серцеві кістки (*os cordis*);
- кістка статевого члена (*os penis*);
- кістки середнього вуха.

Ряд кісток формується внаслідок окостеніння м'язових сухожилків:

- сезамоподібні кістки лапи (*ossa sesamoidea*);
- сезамоподібна кістка коліна – надколінок (*patella*);
- довгі та тонкі кістки окостенілих сухожилків у птахів.

3. Види та визначальні моменти розвитку скелету

Залежно від середовища та способу життя, та потреб організму, у окремих груп тварин формуються різні види скелетів:

1. Гідростатичний скелет (гідроскелет) – властивий м'якотілим тваринам (актинії, медузи, восьминоги, черви) та забезпечує їх форму, розміри та рухи. Даний вид скелету складається з порожнин, заповнених рідиною і розташованих

між м'язовими стінками тіла. При скороченні м'язів рідина зміщується з одної частини тіла в іншу, змінюючи їх розміри та форму. При цьому також може змінюватися і положення тіла (дошовий черв'як).

Використання рідини для підтримання форми і розмірів органів спостерігається у статевій системі ссавців, коли кров наповнює печеристі тіла.

2. Зовнішній скелет (екзоскелет) – це зовнішній покрив, який захищає і підтримує тіло більшості безхребетних тварин (комахи, павуки, ракоподібні) та втілюється у двох варіантах:

- кутикула – хітиновий покрив членистоногих;
- раковина молюсків.

Зовнішній скелет спостерігається і у деяких хребетних тварин, де він поєднується з внутрішнім скелетом. При цьому, зовнішній скелет має вигляд кісткових пластинок у вигляді “жучків” (осетрові риби), або рогових щитків та остеодермів (крокодили). Наймасивніша форма зовнішнього скелету представлена панциром (черепаша, броненосець). Він утворений кістковими пластинами, які ззовні прикриті роговими щитками.

Всі види зовнішнього скелету безхребетних та рогові щитки хребетних є мертвими структурами. Вони обмежують ріст тварини, оскільки не здатні рости разом з нею. Через це, тварина змушена регулярно позбуватися цих структур під час линьки, формуючи після цього, скелет більшого розміру. У безхребетних линька відбувається одноразово – шляхом повного скидання скелету.

Подібний спосіб характерний і для частини хребетних тварин, зокрема змій. Повну линьку земноводних у даній ситуації враховувати не можна, оскільки, у них немає зовнішнього скелету, а линька є наслідком старіння шкіри. Проте, у більшості хребетних оновлення зовнішнього скелету відбувається більш повільно – шляхом поступового відшарування рогових щитків.

У вищих хребетних від зовнішнього скелету зберігаються лише окремі елементи, які занурюються під шкіру і перетворюються у покривні кістки черепа, тобто стають частиною внутрішнього скелету. За розвитком покривні кістки належать до первинних.

3. Внутрішній скелет (ендоскелет) – розташований в середині тіла і у своїй примітивній формі також виконує каркасну функцію. Так, у деяких одноклітинних (радіолярії) та нижчих багатоклітинних організмів (губки) він представлений окремими кремнієвими чи вапняковими структурами (сферами, голками), а в деяких головоногих молюсків (каракатиця, кальмар) має вигляд внутрішньої раковини.

Внутрішній скелет, на відміну від зовнішнього, побудований з живої

тканини, яка росте і розвивається разом з тілом тварини і її не потрібно постійно змінювати. Більшість кісток внутрішнього скелету, за особливостями свого філогенетичного та онтогенетичного розвитку, належать до вторинних.

З ускладненням структури організму тварин, під впливом біомеханічного навантаження, внутрішній скелет постійно змінюється та набуває нових функцій.

У філогенезі виділяють два ключових фактори, що обумовили суттєве зростання розмірів внутрішнього скелету. Першим з них є зміна середовища існування з водного на наземне, що призвело до значного посилення гравітаційного впливу на організм тварин. Водне середовище частково компенсувало цей вплив. Тому, відносна маса скелету водних мешканців є меншою ніж в наземних. Це правило поширюється і на вторинно водних ссавців (китоподібні). Окремо слід розглядати птахів, які адаптували свій скелет до умов польоту, що призвело до певного зменшення його відносної маси.

Другим фактором є набуття скелетом хребетних тварин гемопоетичної функції. Тому у круглоротих та риб, у яких скелет не виконує кровотворної функції, його відносна маса є меншою ніж у птахів та ссавців, у яких скелет – головне місце гемопоезу. Подібним чином, відносна маса скелету дорослих ссавців, що мають стабільний гемопоез, може в двічі поступатися аналогічному показнику новонароджених тварин (табл. 3), у яких гемопоез є суттєво вищим, внаслідок постійного збільшення маси тіла і зростання потреби в кисні.

Таблиця 3.

Видові та вікові особливості відносної маси скелету, %.

Вік тварин	Вид тварин					
	Кінь	Корова	Вівця	Свиня	Собака, кішка	Кріль
Новонароджені	30	25	18	18,2	16	15
Дорослі	13-15	9-13	8-14	5-9	10	8

Також виділяють інші фактори, що мають суттєвий вплив на філогенез скелету:

- збільшення рухливості тварин (а активних тварин відносна маса скелету є вищою);
- зростання маси тіла (відносна маса скелету зростає з прискоренням по відношенню до абсолютної маси тіла);
- зміна способу пересування (плавання, повзання, ходіння, стрибання, біг, політ);
- зміна способу дихання (шкірно-зяброве-легеневе).

У цілому внутрішній скелет поділяють на два види:

а) твердий скелет – сформований хрящовою (акули, скати), або кістковою тканинами;

б) м'який скелет – у примітивних хордових (ланцетник, круглороті) представлений сполучнотканинною хордою, а у вищих тварин, починаючи з риб, він сформований зв'язками, сухожилками м'язів, капсулами суглобів, сполучнотканинними оболонками органів (фасції, капсули, окістя), пухкою сполучною тканиною між органами.

4. Питання для самоконтролю

1. Які функції апарату руху?
2. На які частини поділяють апарат руху?
3. Вкажіть механічні функції скелету.
4. Вкажіть біологічні функції скелету.
5. На які відділи поділяють скелет?
6. Охарактеризуйте загальні закономірності будови осьового скелету.
7. Які види скелету виділяють в процесі філогенезу?
8. Охарактеризуйте зовнішній скелет тварин.
9. Які фактори впливають на розвиток скелету?

Лекція 4

СТРУКТУРА КІСТКИ, ЯК ОРГАНА. ЗАКОНОМІРНОСТІ ОСТЕОГЕНЕЗУ

План:

1. Структура кістки, як органа.
2. Типи кісток.
3. Закономірності остеогенезу.
4. Питання для самоконтролю

1. Структура кістки, як органа

Кістка (os) – самостійний орган, який має певну форму, величину, будову і є основним елементом скелету хребетних тварин.

Кістка, як орган, у дорослої тварини складається з тісно зв'язаних один з одним наступних компонентів: 1) окістя; 2) кісткова речовина; 3) кістково-мозкова порожнина; 4) кістковий мозок; 5) суглобовий хрящ.

1. Окістя (*periosteum*) – розташовується на поверхні кістки і складається з

двох шарів. Зовнішній (волокнистий) шар (*stratum fibrosum*) побудований з щільної оформленої сполучної тканини і містить велику кількість кровоносних судин та нервів, тому характеризується великою чутливістю. Він захищає та укріплює кістку, а також посилює її пружність. Товщина цього шару збільшується в місцях прикріплення зв'язок та сухожилків.

Внутрішній (остеогенний) шар окістя (*stratum osteogenicum*) побудований з пухкої сполучної тканини, містить незначну кількість судин та багато остеогенних клітин (остеобластів та остеокластів). Він забезпечує ріст кістки в товщину, її фізіологічну та репаративну регенерацію. З віком кількість остеобластів зменшується, внаслідок чого остеогенна функція окістя знижується.

Судини окістя проникають в глибину кістки через численні судинні канали, які об'єднуються з каналами остеонів. Ці судини живлять кісткову тканину, а в дрібних тварин (кролі, миші) навіть можуть проникати в поверхневі шари кісткового мозку. Більша частина судинних каналів локалізується в ділянці епіфізів, де їх кількість сягає до 25-30 одиниць на 1 см². Діафіз, здебільшого містить один великий отвір, що називається живлячим і веде в однойменний канал. Він забезпечує проходження великих екстраорганичних судин безпосередньо в кістково-мозкову порожнину. Там вони діляться на гілки, які розходяться до епіфізів. Разом з судинами в кістку проникають і нерви. Кістки містять до 50% всієї венозної крові, а основні вени кісток розташовуються в місцях локалізації губчастої речовини. Відповідно, у трубчастих кісток – це є ділянка епіфізів.

Отже окістя забезпечує формування кістки, її захист, живлення та іннервацію. Видалення окістя призводить до руйнування кістки.

Внутрішня поверхня кістки з боку кістково-мозкової порожнини вкрита **ендостом** (*endosteum*). За будовою він схожий до внутрішнього шару окістя, містить остеобласти та остеокласти, а тому бере активну участь у формуванні та перебудові кісткової тканини.

2. Кісткова речовина за своєю структурою поділяється на два види: компактну та губчасту.

Компактна кісткова речовина (*substantia compacta*) – формує зовнішній, часто тонкий шар кістки і складається з кісткових пластинок. Тому цей вид кістки ще називають пластинчастою. Кісткові пластинки розташовані в три шари:

- шар зовнішніх оточуючих пластинок;
- остеонний шар;
- шар внутрішніх оточуючих пластинок.

Остеонний шар є найтовстішим і представлений остеонами. Остеон (*osteonum*) – структурна одиниця кістки діаметром 0,3-0,4 мм, сформована з 4-20 рядів циліндричних пластинок, концентрично розташованих навколо каналу, в

якому проходять судини і нерви (гаверсовий канал). Суміжні ряди кісткових пластинок завжди мають протилежну направленість колагенових волокон. Між пластинками розташовані дрібні порожнини – лакуни, в яких лежать тіла кісткових клітин – остеоцитів. Лакуни з'єднані кістковими каналцями, по яких циркулює тканинна рідина, що забезпечує обмін речовин у кістці. У каналцях також містяться відростки остеоцитів, якими вони анастомозують. При допомозі поперечних каналів гаверсові канали з'єднуються між собою та кістково-мозковою порожниною.

Окремі остеони з'єднані між собою вставними кістковими пластинками та аморфною речовиною, просоченою мінеральними солями. Остеони розташовуються не безладно, а відповідно функціональному навантаженню на кістку.

Остеонний шар відділяється від окістя шаром зовнішніх оточуючих пластинок, а від ендосту – шаром внутрішніх оточуючих пластинок. Пластинки цих двох шарів мають дугоподібну форму.

Губчаста кісткова речовина (*substantia spongiosa seu trabecularis*) – розташована під компактною речовиною і сформована кістковими трабекулами (перекладинами). Вони також побудовані з пластинчастої кісткової тканини, тобто мають остеонну будову. Між трабекулами залишаються численні дрібні простори, які власне і надають губчастій кістковій речовині структуру губки. Ці простори заповнені кістковим мозком. Кількість, розміри, форма та просторова орієнтація трабекул залежать від дії сил тиску і натягу, що виникають під час руху. Це обумовлює формування трьох типів губчастої кісткової речовини:

1. Трубчастий тип – остеони і простори між ними мають вигляд широких трубок, що йдуть в одному напрямі, наприклад, вздовж тіла хребця.

2. Пластинчастий тип – трабекули губчастої речовини мають вигляд паралельно розташованих пластин, об'єднаних у групи. Ці групи взаємно пересікаються (шийка плечової кістки).

3. Балочний тип – трабекули мають вигляд окремих балок чи пластин, що йдуть в різних напрямках та переплітаються між собою (проксимальний епіфіз плечової кістки).

Губчаста речовина володіє хорошими амортизаційним властивостями, тому найбільша її кількість спостерігається в кістках коней.

Губчаста кісткова речовина, відповідно до своєї будови, є досить крихкою тому ніколи не представлена самостійно. Зовні вона завжди вкрита шаром компактної кісткової речовини.

Розподіл двох видів кісткової речовини і товщина кожної з них відрізняється в різних кістках та їх частинах, оскільки визначається рівнем механічного навантаження на кістку. Так, в місцях, де кістка зазнає значних навантажень,

формується компактна кісткова речовина значної товщини (діафізи трубчастих кісток). У ділянках з меншим навантаженням, де необхідно поєднати міцність, та площу – формується тонкий шар компактної кісткової речовини (лопатка, кістки склепіння черепа) У ділянках з меншим навантаженням, де необхідно поєднати міцність, амортизаційні властивості та об'єм – більше формується губчаста кістка (хребці, епіфізи трубчастих кісток).

3. Кістково-мозкова порожнина (*cavum medullare*) – міститься в середині кістки, полегшує її масу та є місцем розташування кісткового мозку. Наявність порожнини в кістках також збільшує їх міцність, порівняно з ситуацією, коли б кістки були цільними і не містили порожнини. Розміри порожнини залежать від виду кістки і суттєво змінюються в процесі онтогенезу.

4. Кістковий мозок – міститься в середині кістки і поділяється на червоний та жовтий кістковий мозок. У дорослих корів частка кісткового мозку по відношенню до маси кісток складає приблизно 43-45%, з яких 55% міститься в кістках осьового скелету.

Червоний кістковий мозок (*medulla ossium rubra*) є основним кровотворним органом зрілого організму і побудований з гемоцитопоетичної (ретикулярної, кровотворної) тканини, яка забезпечує процес мієлоїдного кровотворення (розвиток формених елементів крові). Червоний кістковий мозок міститься в просторах губчастої кісткової речовини різних кісток (ребра, грудина, хребці, епіфізи трубчастих кісток, кістки черепа, тазу).

Жовтий кістковий мозок (*medulla ossium flava*) утворюється в результаті перебудови червоного кісткового мозку, в якому гемоцитопоетична тканина заміщується жировою тканиною, але не повністю. Тому, при великій кровотраті жовтий кістковий мозок може відновлювати кровотворну функцію, тобто знову переходити в червоний кістковий мозок. Жовтий кістковий мозок розташований в кістково-мозковій порожнині діафізів трубчастих кісток.

Під час внутрішньоутробного розвитку весь кістковий мозок є червоним. Співвідношення між червоним і жовтим кістковим мозком у 20-ти денних телят складає 9:1, а у дорослих корів – 1:1.

При голодуванні, хронічних захворюваннях, старості, жовтий кістковий мозок заміщається слизистою тканиною драглистої консистенції.

5. Суглобовий хрящ (*cartilago articularis*) – за будовою це гіаліновий хрящ, який не має охрястя. Він покриває суглобові поверхні кісток, захищаючи кісткову тканину від пошкодження в результаті тертя.

Хімічний склад кістки характеризується досить високим вмістом води (табл. 4), а серед неорганічних сполук домінує гідроксиapatит кальцію (табл. 5).

Таблиця 4.

Хімічний склад кістки

Вода	50 %
Органічні речовини у тому числі: жир	15,8 %
осеїн	12,4 %
Мінеральні солі	21,8 %

Таблиця 5.

Хімічний склад неорганічних сполук кістки

Кальцію гідроксиapatит ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$) + Кальцію фосфат ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$)	85 %
Кальцію карбонат (CaCO_3)	9 %
Кальцію фторид (CaF_2)	3 %
Магнію фосфат ($\text{Mg}_3(\text{PO}_4)_2$)	1,5 %
Натрію хлорид (NaCl) та Калію хлорид (KCl)	0,5 %
Інші неорганічні сполуки	1,0 %

Осеїн в основному представлений колагеновими волокнами, сформованими білком колагеном першого типу.

Співвідношення між складовими компонентами кістки залежить від віку, виду, статі, породи, умов утримання та годівлі, фізіологічного стану (вагітність), молочної продуктивності, інтенсивності господарського використання, наявності захворювань тварин. Так співвідношення між осеїном та мінеральними солями в різні вікові періоди становить:

- молоді тварини – 1 : 1;
- дорослі тварини – 1 : 2,3;
- старі тварини – 1 : 6,7.

Хімічний склад кісток визначає їх фізичні властивості:

Міцність (жорсткість) – це здатність кістки чинити опір згинанню, розтягуванню або стисканню. Це забезпечується спільною взаємодією органічного та неорганічного компонентів кістки.

Еластичність – властивість кістки, що дозволяє відновлювати її вихідну форму та розмір у випадку невеликої деформації (згинання або скручування). Забезпечується насамперед колагеновими волокнами.

Твердість – здатність витримувати зовнішні фізичні навантаження. Забезпечується мінеральними солями кістки.

За фізичними властивостями кістка схожа до залізобетонних конструкцій (табл. 6). Міцність кістки є близькою до міцності чавуну чи граніту, а пружність – суттєво перевищує деревину дубу.

Таблиця 6.

Фізичні характеристики різних структур

Структури	Опірність, кг/мм ²	
	на розтягнення	на стискання
Цегла	0,5	
Свинець	1,3	5,2
Дуб	8,1	5,3
Кістка	9-12	12-16
Чавун	13	75
Залізо (смугове)	40	35
Сталь (лита)	80-100	100

Постійні фізичні навантаження сприяють формуванню нових остеонів, тобто посилюється остеонізація кісткової тканини, що обумовлює зростання міцності кістки.

2. Типи кісток

За будовою та розмірами кістки поділяють на кілька типів:

1. Довгі кістки (*ossa longa*) – характеризуються переважанням довжини над шириною і товщиною. Поділяються на два підтипи:

1А. Довгі трубчасті кістки – мають подовжену середню частину, здебільшого овальної форми з порожниною в середині – діафіз (тіло кістки) і два потовщені кінці, здебільшого неправильної форми – епіфізи. Ці кістки поєднують дві важливі функції: з одного боку, вони служать опорою, яка витримує велике навантаження, а з іншого боку, є важелями, що забезпечують рух з великою амплітудою. Тому довгі трубчасті кістки зосереджені в скелеті вільних кінцівок (плечова, стегова, гомілкові).

1Б. Довгі дугоподібні кістки – це ребра, які не містять порожнини, мають циліндрично-овальну або плоску форму і утворюють бічні стінки грудної клітки. У випадку плоскої форми, вентральний кінець ребер є суттєво ширшим від

дорсального (велика рогата худоба). Ці кістки виконують функцію опори та захисту органів грудної порожнини, а також беруть участь в процесі дихання.

2. Короткі кістки (*ossa brevia*) – також поділяються на два підтипи:

2А. Короткі трубчасті кістки – за будовою схожі до довгих трубчастих кісток, проте їх епіфізи вже мають більш правильну заокруглену форму. Вони утворюють скелет метаподію (кістки п'ястка, плесна) та акроподію (кістки пальців) і поряд з опорою забезпечують процес дрібної моторики (хапання, риття).

2Б. Короткі губчасті кістки – за формою поділяються на дві групи:

- симетричні непарні кістки – їх можна розділити на дві симетричні частини, але двох однакових кісток немає (хребці, груднина). Вони виконують захисну функцію для спинного мозку та органів грудної порожнини;

- асиметричні парні кістки – мають неправильну багатокутну або овальну форму, але, оскільки, належать до скелету кінцівок, тому є парними і дзеркально відображеними (правими та лівими). Залежно від походження та будови, виконують різну функцію. Так, кістки зап'ястка і заплесни виконують опорну та амортизаційну функцію, оскільки розташовані в ділянці де поєднуються велике навантаження та рухливість. П'яткова кістка заплесни ще є коротким важелем руху. На противагу цьому, сезамоподібні кістки є допоміжними структурами м'язів, які покращують їх роботу.

Окремо можна виділити човникову кістку коня, яка є і симетричною, і парною.

3. Плоскі кістки (*ossa plana*) – мають значну площу поверхні при мінімальній товщині. Більшість з них виконують каркасно-захисну функцію. До них належать покривні кістки черепа (носові, лобові, тім'яні, щелепні) та кістки тазу. Ці кістки утворюють спеціальні порожнини (мозкову, носову, ротову, тазову), для захисту органів в них розташованих. Ще одна плоска кістка – лопатка має інше призначення. Вона виконує функцію своєрідного важеля при рухах грудної кінцівки, тулуба та шиї.

4. Змішані кістки (*ossa mixtum*) – характеризуються складною просторовою формою. Вони поєднують ознаки губчастих та плоских кісток, оскільки утворюються в результаті зрощення окремих частин, що мають різну будову. Представниками змішаних кісток є, вже згадувані, хребці та кістки основи черепа (вискова, клиноподібна, потилична).

5. Пневматичні кістки (*ossa pneumatica*) – містять порожнину (пазуху, синус), яка заповнюється атмосферним повітрям. У ссавців це ряд кісток черепа:

- лобова кістка;
- верхньощелепна кістка;
- носові раковини решітчастої кістки;
- клиноподібна кістка великої рогатої худоби, коня та свині;

- піднебінна кістка великої рогатої худоби;
- слізна кістка корови та свині;
- потилична кістка свині.

Ці пазухи вистелені слизовою оболонкою і з'єднані з носовою порожниною, або напряму, або спочатку відкриваються одна в одну: наприклад потилична пазуха з'єднана з лобовою, а піднебінна і слізна пазухи – з верхньощелепною.

У птахів пневматичними є груднина та ряд кісток кінцівок (плечова, стегнова та ін.). У них заходять відростки повітряноносних мішків.

3. Закономірності остеогенезу

Насамперед, слід зазначити, що кісткова тканина, на відміну від хрящової, не здатна до інтерстиціального росту, при якому збільшення маси кістки проходить з середини шляхом розмноження молодих остеоцитів і виникнення ізогенних груп клітин. Єдиним способом росту кісткової тканини є шлях апозиції, при якому новоутворена кісткова тканина, накладається на іншу, попередньо сформовану тканину (сполучну, або кісткову).

Кістка, як і інші види сполучної тканини, розвивається з мезенхіми. За походженням розрізняють два види кісток:

- первинні;
- вторинні.

Первинні кістки – це кістки, які у своєму розвитку проходять лише дві стадії: сполучнотканинну та кісткову. Тому такий тип окостеніння називається ендесмальним (грец. *endon* – в середині, *desme* – зв'язка), а утворені кістки – ендесмальними. Більшість з цих кісток беруть участь у формуванні скелету голови і називаються “покривними” кістками черепа: носова, лобова, тім'яна, міжтім'яна, луска вискової кістки, верхня і нижня щелепи, різцева та рильцева кістки. Первинні кістки також містяться і в інших частинах тіла: ключиця, сезамоподібні кістки, кістка статевого члена.

Процес ендесмального окостеніння починається з локального розмноження клітин мезенхіми та формування “остеогенного острівця”, в який відразу врастають кровоносні судини. Мезенхімальні клітини диференціюються в остеогенні клітини (остеобласти та остеокласти). Остеобласти продукують міжклітинну речовину, яка складається з кісткового матриксу та колагену, що перетворюється у колагенові (осейнові) волокна. Міжклітинна речовина накопичується в середині остеогенного острівця, внаслідок чого більшість клітин опиняються на його периферії у вигляді смужки. Проте, окремі остеобласти залишаються зануреними у міжклітинну речовину і перетворюються в остеоцити. Завдяки добрій васкуляризації, міжклітинна речовина швидко просочується мінеральними солями, зв'язується (насичується солями кальцію) і перетворюється у ретикулофіброзну

(грубоволокнисту) кісткову тканину. Навколо неї сполучна тканина формує окістя. У подальшому, остеокласти забезпечують резорбцію ретикулофіброзної кісткової тканини, а остеобласти – синтез пластинчастої кісткової тканини. Тобто відбувається заміщення одного виду кістки іншим.

Для покривних кісток властива низька здатність до регенерації, тому при значних травмах їх замінюють штучними пластинами.

Вторинні кістки (заміщуючі) – це кістки, які у своєму розвитку проходять три стадії. Безпосереднім джерелом розвитку цих кісток є склеротом мезодерми, клітини якого мігрують в місця закладки кісток та формують їх мезенхімні зачатки, характерних форм – 1 стадія (сполучнотканинна). Далі, на їх місці формуються хрящові (з гіалінового хряща) моделі майбутніх кісток – 2 стадія (хрящова). Завершується розвиток заміщенням хрящової тканини кістковою – 3 стадія (кісткова). До вторинних кісток належить більшість кісток внутрішнього скелету.

Різні типи кісток мають певні особливості свого окостеніння. Так, у трубчастих кістках формування кісткової тканини починається в трьох окремих ділянках – в діяфізі та двох епіфізах. При цьому процес окостеніння хряща включає два етапи:

1. Перихондральне окостеніння (навколохрящове, грец. *peri* – навколо, *chondros* – хрящ).

2. Енхондральне окостеніння (внутрішньохрящове, грец. *endon* – в середині, *chondros* – хрящ).

Перихондральне окостеніння починається в ділянці діяфізу, де під охрястя, тобто перихондрально із його судин виходять остеогенні клітини (остеобласти та остеокласти). Остеобласти, продукуючи міжклітинну речовину (кістковий матрикс та колагенові волокна), формують кісткову тканину. Вона у форі манжети охоплює діяфіз і зверху вже вкрита окістям. Під манжетою трофіка хрящової тканини порушується. Її клітини зазнають дистрофічних змін, суттєво збільшуються в розмірах та гинуть, а міжклітинна речовина хряща окостеніває. У такий хрящ з манжети врастають мезенхіма, судини та остеогенні клітини. Вони ініціюють процес енхондрального окостеніння. При цьому, остеокласти руйнують окостенівший хрящ, а остеобласти на його місці продукують кісткову тканину. Тобто відбувається не пряме перетворення хряща в кістку, а його заміщення кістковою тканиною. Надалі перихондральна та енхондральна кістки ростуть паралельно в напрямку до епіфізів. Кісткова манжета також росте і в товщину. У епіфізах, на відміну від діяфізу, центри окостеніння з'являються пізніше. Спочатку вони є енхондральними і виникають внаслідок вrostання кровоносних судин. Потім розвивається перихондральне окостеніння, яке при цьому, не зачіпає хряща суглобових поверхонь кістки. Між діяфізарним та епіфізарним центрами

окостеніння довший час залишається хрящова пластинка – метафізарний хрящ. У ньому проходить постійне розмноження хрящових клітин, що забезпечує ріст кістки в довжину. Тому ці ділянки називають зонами росту кістки. Після окостеніння цих ділянок і формування синостозу між діафізом та епіфізом, ріст кістки в довжину припиняється.

Якщо кістки мають великі відростки або горби, то в них можуть виникати власні додаткові центри окостеніння – апофізи.

У кісток, що за будовою належать до губчастого типу, окостеніння проходить енхондральним шляхом.

Незалежно від ділянки кістки, у процесі окостеніння спочатку формується ретикулофіброзна (грубоволокниста) кістка. Вона згодом резорбується остеокластами, а на її місці остеобласти продукують пластинчасту кістку. Частина кісткових пластинок розташовується навколо судин, утворюючи остеони. У результаті дії остеокластів також утворюється кістково-мозкова порожнина.

Окостеніння кісток, так само, як і їх закладка, відбувається не одночасно, а в певній послідовності та в певні терміни. Назагал, у скелеті виділяють три періоди становлення:

1. Період інтенсивного формування – тварини в процесі росту.
2. Період стабілізації росту – тварини в стані біологічної зрілості.
3. Період регресії та атрофії кісткової тканини – старі тварини.

Послідовність окостеніння кісток та терміни формування скелету відрізняються у різних видів свійських тварин, а також їх диких родичів. Ці показники можуть відрізнятися навіть в межах одного виду свійських тварин, особливо тих, що належать до м'ясного напрямку продуктивності. Причиною цього є селекційна робота людини, направлена на виведення скороспілих порід тварин (птахи-бройлери, свині, корови).

У цілому, формування скелету триває довше ніж інших органів (табл. 7).

Таблиця 7.

Терміни настання зрілості скелету та інших органів.

Вид тварин	Зрілість скелету (завершення окостеніння та росту трубчастих кісток)	Статева зрілість	Зрілість тіла (завершення диференціації та росту основних органів)
Кролик	1 рік	4-5 місяців	6-8 місяців
Собака, кіт	1,5-2 роки	4-8 місяців	10-12 місяців
Свиня	3-3,5 роки	5-8 місяців	9-12 місяців
ДРХ	3-3,5 роки	7-8 місяців	1-1,5 роки

ВРХ	4-4,5 роки	8-12 місяців	1,5-2 роки
Кінь	4,5-5 років	1,5 роки	3 роки
Верблюду	8 років	2-5 років	4-5 років

Протягом всього життя, найбільш визначальним фактором, що спричиняє внутрішню перебудову кісток є фізичні навантаження на організм. Відповідно, розвиток кісток є пропорційним розвитку м'язів, які до них кріпляться. Зменшення навантаження з боку м'язів, призводить до витончення кісток і зменшення їх міцності. Нерівномірне підвищене навантаження на м'язи окремої ділянки тіла обумовлює посилений розвиток кісток цієї ділянки.

Одностороннє посилення тиску на кістку, призводить до її викривлення. При цьому, з боку посиленого зовнішнього тиску кістка росте повільніше.

У процесі руху кістка постійно зазнає механічних впливів які обумовлюють виникнення незначних пружних деформацій (стискання-розтягнення). Це призводить до розділення електричних зарядів та поляризації кісткової тканини. Таке явище називається п'єзоелектричним ефектом (п'єзоелектричним струмом) і вказує на те, що при деформації матеріалу в ньому виникає електричний струм. Подібне спостерігається в деяких діелектричних матеріалах (кварц, кераміка і ін.). П'єзоелектричний струм має стимулюючий вплив на обмінні процеси в кістковій тканині, а джерелом його виникнення є колаген та гідроксиапатит. При цьому, на випуклих ділянках кістки накопичується позитивний заряд і в цих місцях здебільшого проходить резорбція кісткової тканини. Відповідно, на ввігнутих ділянках кістки накопичується від'ємний заряд, що часто стимулює наростання кісткової тканини. У цілій непошкодженій кістці п'єзоелектричний ефект є мінімальним, але він суттєво посилюється при виникненні дрібних тріщин, чим сприяє їх заживленню.

На основі структурних та функціональних особливостей скелету, можна сформулювати загальну закономірність його будови, яка полягає у тому, що скелет повинен забезпечувати найбільшу міцність і ефективно протидіяти поштовхам у струсам, при збереженні максимальної легкості та витрачання мінімальних ресурсів організму.

4. Питання для самоконтролю

1. З яких компонентів складається кістка?
2. Які кісткові речовини формують кістку?
3. Які види кісткового мозку виділяють у кістці?
4. Чим кістка вкрита зовні?
5. Який хімічний склад кістки?

6. Які фізичні властивості кістки?
7. Які типи кісток виділяють в скелеті та чим відрізняється їх будова?
8. Чим первинні кістки відрізняються від вторинних?
9. Що таке ендесмальне окостеніння?
10. Що таке перихондральне та енхондральне окостеніння?
11. Які центри окостеніння має трубчаста кістка?
12. Охарактеризуйте метафізарний хрящ.

Лекція 5

МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА, ФІЛО- ТА ОНТОГЕНЕЗ ОСЬОВОГО СКЕЛЕТУ

План:

1. Морфо-функціональна характеристика осьового скелету.
2. Філогенез хребетного стовбуру.
3. Онтогенез хребетного стовбуру.
4. Філогенез черепа.
5. Онтогенез черепа.
6. Питання для самоконтролю.

1. Морфо-функціональна характеристика осьового скелету

Осьовий скелет поділяється на дві морфологічно та функціонально відмінні частини:

- череп;
- хребетний стовбур.

Складовою частиною хребетного стовбуру є “кістковий сегмент”, який буває повним та неповним.

Повний сегмент характерний для перших 7-9 грудних сегментів і утворений:

- грудним хребцем;
- парою ребер;
- частиною грудини.

У інших відділах окремі частини кісткового сегмента редукуються, або зовсім зникають (скелет хвоста)

Загальна схема будови більшості хребців є подібною, проте вони суттєво відрізняються залежно від положення в хребетному стовбурі та функціональних характеристик.

Найбільш подібними є хребці, що розташовані поряд, навіть якщо вони належать до різних відділів (останній грудний та перший поперековий хребці).

Відмінності у будові хребців зростають разом з відстанню між ними, навіть якщо вони належать до одного відділу (перший та останній шийний чи хвостовий хребці).

Скелет голови – череп (cranium) – краніальна частина осьового скелету, що сформована з'єднанням кісток (6-непарних та 13 парних) різного походження та функції, які об'єднані у два відділи:

- мозковий (neurocranium);
- лицевий (splanchnocranium).

Для захисту та опори значної кількості органів та системи, кістками черепа формується кілька порожнин: мозкова, ротова, носова, очна ямка, барабанна.

Частина кісток (особливо у великих тварин) містить пазухи (синуси) – внутрішньокісткові порожнини заповнені повітрям, які збільшують об'єм і міцність кісток та зменшують їх масу, а отже масу черепа в цілому.

Це особливо важливо коли череп розташований на кінці довгого важеля з шийних хребців.

У результаті одомашнення диких тварин і їх подальшого розведення на розвиток певних господарсько корисних чи декоративних ознак людина створила численні породи тварин, що мають суттєві відмінності в пропорціях черепа. Це є найбільш характерним для собак та котів. Тому серед собак сформувалося три типи черепа:

1. Мезоцефалічний тип – німецька вівчарка, хаскі, бернський зененхунд, такса лабрадор ретривер, кокер спаніель та 75% всіх інших порід. За показниками його довжини та ширини, а також за співвідношенням між довжиною мозкового та лицевого відділів цей тип черепа є найбільш близьким до диких родичів і характеризується компактністю та універсальністю у функціональному плані.

2. Доліхоцефалічний (видовжений) тип – грейхаунд, колі, афганська борза, салюкі. Тварини мають видовжений лицевий відділ черепа. При цьому, співвідношення між загальною довжиною і максимальною шириною черепа становить 2,6 : 1, а довжина мозкового відділу черепа відноситься до лицевого відділу як 2 : 1,8.

3. Брахіцефалічний (вкорочений) тип – боксер, англійський бульдог, французький бульдог, мопс, пекінес. Тварини характеризуються вкороченим лицевим відділом черепа. При цьому, співвідношення між загальною довжиною і максимальною шириною черепа становить 1,2 : 1, а довжина мозкового відділу черепа відноситься до лицевого відділу як 2 : 1. Нижня щелепа є довшою за верхню і набуває дугоподібної форми.

Хоча в котів розмір черепа є значно меншим ніж в собак, проте у них також

виділяють вказані типи черепа:

1. Мезоцефалічний тип – мейн-кун, європейський короткошерстий кіт, норвезький лісовий кіт, регдол.

2. Доліхоцефалічний тип – сіамський кіт, орієнтальний кіт, сфінкс.

3. Брахіцефалічний тип – персидський кіт, екзотичний короткошерстий, шотландський висловухий та прямовухий кіт, британський кіт, гімалайський кіт.

Окремі випадки брахіцефалічного типу черепа спостерігаються у корів (вимерла порода ньята), кіз (дамаська порода (баладі, шамі)) та свиней (в'єтнамська порода).

Форма черепа впливає на спосіб захоплення та розжовування корму.

2. Філогенез хребетного стовбуру

У безхребетних тварин (губки) внутрішній скелет має вигляд численних перегородок які основою для прикріплення м'язів.

У примітивних хордових тварин (ланцетник, круглороті), між перегородками, формується хорда – поздовжній клітинний тяж, обплетений сполучнотканинними оболонками (1 стадія).

У хрящових риб (акули, скати) у кожному первинному сегменті їх тіла на нервовій трубці з'являються краніальна та каудальна пари дорсальних хрящів, а пізніше на хорді формуються такі ж пари вентральних хрящів.

Хрящі об'єднуються між собою і формують хрящові хребці (2 стадія).

Хрящові хребці, з'єднуючись один з одним, формують хребетний стовбур, до якого вентральні приєднуються хрящові ребра.

У костистих риб хрящовий осьовий скелет замінюється ретикулофіброзним кістковим, менш гнучким, але міцнішим (3 стадія). Він поділяється на скелет тулуба та скелет хвоста. Останній не містить порожнини тіла. Хорда залишається у вигляді пульпозних ядер між тілами хребців.

У амфібій, з переходом до напівназемного способу життя, формується скелет кінцівок, а осьовий скелет поділяється на більшу кількість відділів: шийний (представлений одним хребцем – атлантом), грудний поперековий, крижовий (представлений одним великим хребцем) та хвостовий (при наявності).

У рептилій зростає число шийних хребців, серед яких виділяється епістрофей. Формується груднина. Крижовий відділ складається з двох хребців (за рахунок хвостових).

У птахів крижові хребці зростаються з першими хвостовими, поперековими та останніми грудними у попереково-крижову кістку.

У птахів та ссавців ребра залишаються лише у грудному відділі осьового скелету.

У інших його частинах ребра редукуються, а їх зачатки приростають до

поперечних відростків хребців формуючи поперечнореберні відростки.

У високоорганізованих наземних тварин (рептилій, птахів і ссавців) скелет вже побудований з пластинчастої кісткової тканини.

3. Онтогенез хребетного стовбуру

На ранній стадії ембріогенезу осьовий скелет представлений спинною хордою, що не має ознак метамерії, походить з ентодерми і розміщена під нервовою трубкою.

Джерелом постійного скелету є склеротомі – внутрішня частина сомітів мезодерми. Вони обростають хорду та нервову трубку, формуючи центральну частину осьового скелету (майбутній хребетний стовбур).

Елементи склеротомів проникають між міотомами у стінки тулуба і формують перегородки – міосепти. Такий скелет є перетинчастим і має сегментацію лише у бічних стінках тулуба.

Далі перетинчастий скелет поступово змінюється хрящовим, розвивається сегментація. Навколо хорди закладаються хрящові кільця, з яких виростають парні відростки, що формують дужку та остистий відросток хребця. Решта хребцевих відростків розвиваються з дужки.

У міосептах грудного відділу хрящова тканина дає хрящові зачатки ребрам, а у інших відділах зростається з поперечними відростками, формуючи таким чином поперечнореберні.

Вентральні кінці перших хрящових ребер зливаються у грудні валики, які сполучаючись дають хрящовий початок грудині.

Останнім етапом формування осьового скелету є заміна хрящової тканини на кісткову, яка починається у центрах окостеніння. На хребцях таких центрів спочатку є три:

- парний – для дужки з остистим відростком;
- непарний – для тіла хребця.

Пізніше додаються ще 2 непарні центри, з яких формуються дві пластинки (епіфізи) хребця:

- голівка;
- ямка.

Розвиток кісткових тіл хребців обумовлює атрофію хорди, від якої залишаються лише пульпозні ядра у центрах міжхребцевих дисків.

4. Філогенез черепа

Обидва відділи черепа виникають та розвиваються спочатку як структури різного призначення, що обумовлено наступними чинниками:

- розвиток головного мозку, органів зору, слуху, нюху та рівноваги;

- формування та вдосконалення початкових відділів дихального і травного апаратів;
- утворення та відділення жувального апарату;
- виникнення голови та посилення її рухливості відносно тулуба.

За походженням спланхнокраній (лицевий відділ) з'явився значно раніше від нейрокрания (мозкового відділу). Тому у головохордових (ланцетник) нейрокраний є перетинчастим та слабо вираженим, а спланхнокраній складається з цілого ряду стрижнів зябрових дуг, кількість яких становить понад 100 з кожного боку.

У круглоротих (міноги, міксини) нейрокраний є хрящовим в ділянці основи, а верх черепа залишається сполучнотканинним. Спланхнокраній представлений складаною системою губних хрящів. Зябровий апарат у міног містить 7 хрящів, а у міксин редукований.

У хрящових риб (акули, скати) нейрокраний має форму хрящової коробки з випинами для нюхових та слухових капсул. З 7 пар зябрових дуг перші 2 пари називаються вісцеральними (губні хрящі) і 5 – зябровими. 1-2 пари зябрових дуг формують щелепний апарат захоплювального типу, а щілина між ними називається бризкальцем (spiraculum).

При цьому 1 дуга перетворилася на верхню щелепу (піднебінно-квадратний хрящ) та нижню щелепу (меккелів хрящ). А 2 дуга (гіюїд) фіксує щелепи до нейрокрания і ділиться на верхній (підязиково-нижньощелепний) та нижній (підязиковий) хрящі.

У осетроподібних хрящових риб хрящова коробка нейрокранию зверху вкрита своєрідним панциром з численних покривних кісток шкірного походження.

У костистих риб кісткові пластинки накладаються на хрящовий череп і як би витісняють його, утворюючи накладні, або покривні, кістки. Спланхнокраній ще більше ускладнюється. Його задній відділ костеніє, а в передньому з'являються вторинні щелепні кітки: квадратна, піднебінна, крилоподібна.

У амфібій проходить редукування кісток верхнього відділу черепа. Підязиково-нижньощелепний хрящ перетворюється на слухову кісточку (стовпчик), бризкальце – на порожнину середнього вуха, формується під'язиковий апарат. Тому череп має вигляд системи кісткових перекладин, розділених великими вікнами.

У рептилій зберігається стовпчик, проходить прогресивний розвиток щелепного апарату, що позначилося на будові та формі верхнього відділу черепа. Мозкова, нюхова та слухова капсули мають відносно невеликі розміри.

У птахів більшість кісток нейрокрания рано зростаються. Значного розвитку набуває мозкова капсула.

У ссавців відбувається значне збільшення розмірів мозкової капсули. Проходить перебудова щелепного апарату, в якому з'являється вторинний

щелеповий суглоб. Кістки первинного суглоба (квадратна та суглобова) перетворилися відповідно на слухові кісточки – коваделко і молоточок.

5. Онтогенез черепа

У ранньому онтогенезі зі склеротомів спочатку розвивається перетинчастий нерокраній, що створює м'які стінки для мозкових пухирів нервової трубки та слухових і нюхових капсул. Подальша диференціація проходить двома шляхами з формування первинних та вторинних кісток.

Більшість кісток черепа є первинними. Вони оминають хрящову стадію і формують дорсальну частину черепа (тім'яні і лобові кістки, луска вискових кісток, верхня і нижня щелепи). Між ними певний час залишаються не окостенілі ділянки, які називаються тім'ячками (фонтанеліями) та поділяються на:

Непарні – потиличне, лобове

Парні – сосцеподібне, клиноподібне

У потиличному тім'ячку формується міжтім'яна кістка.

Першими костеніють місця прикріплення жувальних м'язів (щелепи, вилична дуга, луска вискової кістки).

Вторинні кістки формують основу черепа і починають окостенівати пізніше первинних. Їх розвиток обумовлює формування хрящового нейрокранія. При цьому, попереду хорди закладаються два не сementовані передхордові хрящі (прехордальні або трабекули), а біля переднього кінця хорди – два сегментовані біляхордові хрящі (парахордальні). Пізніше всі 4 хрящі зростаються, формуючи подобу чаші, у якій лежить головний мозок. Спереду до передхордових хрящів приростають хрящові нюхові капсули, а збоку до біляхордових хрящів – слухові капсули. Склепіння над мозком деякий час залишається перетинчастим.

Формування кісткового нейрокранія проходить з окремих осередків окостеніння, з яких розвиваються окремі кістки:

- з парахордалій – потилична кістка (крім верхньої частини луски), базисфеноїд;
- з трабекул – пресфеноїд;
- з нюхових капсул – решітчаста, слізні, носові кістки, носові раковини, носова перегородка, леміш;
- зі слухових капсул – кам'яниста частина вискової кістки.

Для спланхнокранія вихідним матеріалом є зяброві дуги.

Із першої (щелепної) пари зябрових дуг формуються кістки: верхня щелепна, нижня щелепа, різцева, піднебінна, вилична, крилоподібна, леміш, молоточок, коваделко.

Із другої (під'язикової) пари зябрових дуг формуються кістки: під'язикова (частково тіло, малі роги), стремінце.

Третя пара зябрових дуг завершує формування під'язикового скелету, утворюючи великі роки та частину тіла.

Наступні зяброві дуги формують хрящі гортані.

Протягом індивідуального розвитку череп зазнає значних змін, оскільки його лицевий та мозковий відділи розвиваються нерівномірно, що насамперед пов'язано розвитком мозку і формуванням мозкової порожнини, а також з прорізуванням та ростом зубів. У цілому, формування мозкового відділу черепа у всіх видів свійських тварин закінчується швидше ніж лицевого.

Значний вплив на форму та структуру черепа має вид корму, який споживає тварина та способи його добування, а також наявність та розміри рогів.

6. Питання для самоконтролю

1. На які морфологічно та функціонально відмінні частини поділяється осьовий скелет?
2. Охарактеризуйте кістковий сегмент.
3. Охарактеризуйте хребетний стовбур.
4. На які відділи поділяється череп?
5. Які особливості філогенезу осьового скелету у риб та земноводних?
6. Які особливості філогенезу осьового скелету у плазунів та птахів?
7. Які центри окостеніння має хребець?
8. Як в онтогенезі формується груднина?
9. Які особливості філогенезу черепа у риб та земноводних?
10. Які особливості філогенезу черепа у плазунів та птахів?
11. Охарактеризуйте ключові етапи онтогенезу черепа.
12. Які кістки формуються з першої (щелепної) пари зябрових дуг?
13. Які кістки формуються з другої (під'язикової) пари зябрових дуг?

Лекція 6

СТРУКТУРА, ФІЛО- ТА ОНТОГЕНЕЗ СКЕЛЕТУ КІНЦІВОК

План:

1. Характеристика периферичного скелету.
2. Філогенез скелету кінцівок.
3. Онтогенез скелету кінцівок.
4. Питання для самоконтролю.

1. Характеристика периферичного скелету

Периферичний скелет представлений двома парами кінцівок: грудними і

тазовими.

Основною функцією ногоподібних кінцівок є припіднімання та утримання тіла в рівновазі під час стояння та забезпечення поступального руху (локомоція). При цьому, тазові кінцівки виконують роль головної рушійної сили (штовхаючі кінцівки), а грудні – забезпечують опору та підтримують локомоцію (підтримуючі кінцівки). Крім цього, грудні кінцівки забезпечують ряд додаткових функцій:

- хапання;
- захист та напад;
- риття;
- забезпечення польоту;
- підтримання соціальної поведінки.

Тому, у наземних ссавців будова скелету грудних кінцівок, порівняно з тазовими, характеризується більшою різноманітністю. За будовою та характером використання кінцівки ссавців поділяють на кілька груп:

- рукоподібні (здатні до хапальних рухів – мавпи, людина);
- ногоподібні (більшість ссавців);
- плавцеподібні (китоподібні, ластоні);
- крилоподібні (рукокрилі);

Процес локомоції на чотирьох кінцівках має принципові відмінності у різних груп тварин і проявляється трьома основними способами:

1. Стопоходіння – є найбільш примітивним і характеризується спирання кінцівки на всю лапу (амфібії, рептилії, деякі ссавців – ведмеді, примати та ін.).

2. Пальцеходіння – спирання кінцівки здійснюється лише на акроподій (фаланги пальців). Базиподій та метаподій переходять в опорну ділянку кінцівки, подовжуючи її, чим збільшують довжину, легкість та швидкість кроку (собака, кішка та більшість інших видів хижаків).

3. Фалангоходіння – спирання здійснюється лише на дистальні (треті) фаланги (копитні види тварин (свиня, худоба, кінь)), а перших дві фаланги входять до опорної частини кінцівки. Це ще більше посилює вказані переваги локомоції.

Поряд з тим, додатково ще виділяють проміжні способи опори кінцівок:

- пальцестопоходіння (кунячі, деякі види гризунів);
- пальцефалангоходіння (мозолоногі (верблюди, лама).

Перехід від стопоходіння через пальцеходіння до фалангоходіння супроводжується перебудовою всіх ланок кінцівки (табл. 8), яка проявляється зміною:

- кількості променів;
- розмірів окремих ланок;
- суглобових поверхонь кісток;

- м'язів, що діють на окремі суглоби.

Таблиця 8.

Зростання (+) та зменшення(-) розмірів окремих ланок кінцівки при переході від стопо- до фалангоходіння.

	Грудна кінцівка	Тазова кінцівка
Пояс кінцівки	+30%	+20%
Стилоподій	-34%	-30%
Зейгоподій	-7%	-14%
Автоподій	+57%	+45%

У стопо- та пальцеходячих лапа містить 4-5 променів. У фалангоходячих їх кількість знижується:

Свиня – 4 пальці (II – III – IV – V) → Корова – 2 пальці (III – IV (+ II або V рудиментарна кістка) → Кінь – 1 палець (III (+II та IV грифельні кістки)).

Зейгоподій стопоходячих складається з двох рівноцінно розвинених променів. Проте, у пальцеходячих і особливо у фалангоходячих латеральні промені (ліктьова кістка і мала гомілка) не виконують опорної функції в кінцівці і тому піддаються частковій, або майже повній (мала гомілка однокопитних) редуції.

Зміна суглобових поверхонь кісток при переході від стопо- до фалангоходіння знижує рухливість суглобів і обумовлює спеціалізацію їх рухів лише в певних осях.

Скелет кінцівок по відношенню до осьового скелету характеризується як додатковий скелет (skeleton appendiculare). До загальних закономірностей його будови відносяться:

- багатоланковість;
- розчленованість на промені;
- білатеральна симетрія.

На кожній кінцівці виділяють два основні відділи: пояс кінцівки та скелет вільної кінцівки.

При допомозі поясу вільна кінцівка приєднується до хребетного стовбуру. Пояси представлені:

- грудний пояс: лопатка;
- тазовий пояс: тазова кістка, що складається з трьох кісток: клубова, лобкова, сіднична.

Скелет вільних кінцівок поділяється на три ланки:

Проксимальна ланка – стилоподій (*stilopodium*, грец. *stilos* – стовпчик, *podos* – нога) представлена одним променем на кожній кінцівці: плечова кістка – на грудній кінцівці та стегнова кістка – на тазовій кінцівці.

Середня ланка – зейгоподій (*zeugopodium*, *zeugos* – пара) складається з двох променів на кожній кінцівці: кістки передпліччя (променева, ліктьова) – на грудній кінцівці та кістки гомілки (великогомілкова, малогомілкова) – на тазовій кінцівці.

Дистальна ланка – автоподій (*autopodium*) містить кілька променів, кількість яких залежить від виду тварин. Сукупно всі промені утворюють: на грудній кінцівці – кисть, на тазовій – стопу.

Автоподій, в свою чергу, поділяється ще на три менших ланки:

1. Базиподій (*basipodium*) – проксимальна ланка, яка представлена кістками зап'ястка – на грудній кінцівці та кістками заплесни – на тазовій кінцівці.
2. Метаподій (*metapodium*) – середня ланка, яка представлена кістками п'ястка – на грудній кінцівці та кістками плесни – на тазовій кінцівці.
3. Акроподій (*acropodium*) – дистальна ланка, яка на обох кінцівках представлена кістками пальців.

Виходячи із взаємного розташування ланок скелету грудної і тазової кінцівок, кістки, що їх формують можна назвати гомологічними, тобто такими, що відповідають одна одній у різних кінцівках. Гомологічні кістки пов'язані подібністю будови, функції, кількості та розвитку.

З представленого поділу видно, що кількість кісткових елементів в ланках кінцівок та їх розчленованість на промені збільшується в дистальному напрямку. Це обумовлено потребою збільшення площі опори кінцівки об землю та адаптацією її функціональних властивостей до умов життя організму (пересування, лазіння, риття, хапання).

Симетрія кінцівок, яка носить білатеральний характер, не є абсолютною, тобто у симетричних кістках спостерігаються певні відмінності, які пов'язані з різним функціональним навантаженням на кінцівки і можуть мати, як загально видовий, так і індивідуальний характер. Це найбільш яскраво виявляється у людей (лівші та правші).

Також важливою ознакою грудних кінцівок є те, що вони наявні в усіх представників класу ссавців. Тазові кінцівки відсутні у окремих ссавців водного середовища (китоподібні, сиренові), у яких також спостерігається значне редукування кісток тазу.

2. Філогенез скелету кінцівок

Основні фактори розвитку кінцівок:

- зміна середовища існування (водне, земне, повітряне);

- характер і швидкість руху (повзання, ходіння на 2 чи 4 кінцівках, бігання, стрибання, літання, плавання);
- зростання маси організму;
- спосіб життя і пов'язана з ним головна функція кінцівок (поступальний рух, лазіння хапання, риття);
- спосіб і характер опори кінцівки об землю (стопоходіння, пальцеходіння, фалангоходіння).

Спосіб та інтенсивність експлуатації сільськогосподарських тварин.

Попередниками ногоподібних кінцівок наземних хребетних є плавцеподібні кінцівки водних мешканців. Спочатку це була шкірно-м'язова складка, яка містилася вздовж тіла і виконувала функцію збереження певного положення тіла у водному середовищі (вугор).

У процесі розвитку окремі частини цієї складки перебудовуються і формують окремі плавці (грудні, черевні та інші), які розташовуються на найбільш рухливих частинах тіла.

У круглоротих (міноги) на дорсальній поверхні тіла містяться два спинних плавці – залишки непарної плавцевої складки. Задній кінець тіла закінчується хвостовим плавцем, розділеним на дві однакові частини.

Парні плавці тулуба – це кермо глибини при поступальному русі, що забезпечується хвостом.

У акул, які належать до хрящових риб і відзначаються високою рухливістю, грудні плавці вже складаються з поясу та вільного відділу. Пояс має форму хрящового півкільця у м'язах тіла позаду зябер та містить суглобовий виріст, який розділяє його на верхню частину – лопатковий відділ і нижню частину – коракоїдний відділ.

Вільний відділ плавця представлений трьома базальними хрящами, що кріпляться до суглобового виростка, трьома рядами радіальних хрящів і численними тонкими еластиновими нитками.

Скелет черевного плавця також складається з поясу і вільного відділу. Пояс опори на хребет не має і представлений хрящовою пластинкою у товщі черевних м'язів біля отвору клоаки.

До пластинки спочатку кріпиться видовжений базальний хрящ вільної кінцівки, до якого приєднується ряд радіальних хрящів. Край вільного відділу підтримується еластиновими нитками.

У кісткових риб плавці ще додатково виконують роль опори, що призводить до істотних змін у їх будові, особливо в ділянці поясу грудного плавця. Він крім лопатки і коракоїда містить ще дві кістки: надклейтрум (кріпиться до задньотім'яної кістки) та клейтрум (з'єднується з аналогічною кісткою протилежного боку). Позаду останнього виділяється невелика задньоключична кістка

Ці кістки забезпечують додаткову фіксацію поясу до осьового скелету. Вільний відділ плавця представлений лише рядом радіальних хрящів та еластиновими нитками.

У черевного плавця пояс також не з'єднуються з осьовим скелетом. Він складається з парних плоских трикутних кісток, що лежать в товщі черевних м'язів і вільна кінцівка містить лише еластинові нитки, а базальні та радіальні хрящі у більшості кісткових риб редуковані.

З переходом до наземного способу життя у амфібій плавцеподібні кінцівки перетворюються у ногоподібні, зберігаючи характерний поділ на скелет поясів і вільних кінцівок. Пояс передніх кінцівок м'язами кріпиться до осьового скелету і зберігає багато ознак кісткових риб. Лопатка доповнена широким надлопатковим хрящем. Додатково з'являються хрящовий прокоракоїд, на основі якого потім формується покривна кістка – ключиця, а до її вентрального кінця кріпиться міжключиця. Лопатка з коракоїдною кісткою формують суглобову западину для вільної кінцівки.

Спереду від прокоракоїдів знаходиться передгрудник. Позаду коракоїдів міститься кісткова груднина.

Пояс задніх кінцівок складається з трьох парних елементів:

- 1) довгі клубові кістки, що приєднуються до крижового хребця;
- 2) лобкові хрящі;
- 3) сідничні кістки.

Скелет вільної кінцівки має бокове (сегментальне) розташування по відношенню до тіла і вже складається з трьох ланок:

- 1) стилоподій – направлений латерально;
- 2) зейгоподій – направлений вертикально;
- 3) автоподій – служить безпосередньо для опори.

Така будова і розташування кінцівок забезпечує піднімання тіла над землею під час руху і опускання його на землю під час відпочинку. При цьому поступальний рух (“повзання”) супроводжується сильним вигинанням хребта, а довжина кроку залежить від довжини стилоподію.

У рептилій проходить прогресивний розвиток грудної клітки. Плечовий пояс опирається на осьовий скелет. Ключиця і надгрудник у ящірок збільшують міцність з'єднання правої та лівої частин плечового поясу. У частини рептилій (крокодил) ключиця зникає.

Тазовий пояс складається з трьох кісток: клубової, лобкової і сідничної. Дві останні кістки попарно (права з лівою) зростаються, тому таз є закритим. Вільні кінцівки зберігають принцип будови амфібій. У змії кінцівки редукуються.

У вільній грудній кінцівці проходить редукція автоподію: зменшується кількість пальців та кількість фаланг в окремих пальцях.

У тазовому поясі птахів кістки зростаються з дорсальної сторони і приростають до попереково-крижової кістки. Вентральні кінці кісток є вільними.

У ссавців зміна способу пересування від повзання до ходіння та бігання супроводжується суттєвою перебудовою та зміною положення кінцівок. Насамперед проходить поворот кінцівок із сегментального положення у сагітальне та їх переміщення під тулуб.

При цьому, верхні частини кінцівок (стилоподій та зейгоподій) повертаються на зустріч одна одній: передні – каудально, а задні – краніально. У результаті цього ліктьовий суглоб направлений назад, а колінний суглоб направлений вперед.

Проте автоподій (лапа) на обох кінцівках розвернувся пальцями вперед.

Повороти кінцівок забезпечили:

- зміну довжини кроку, яка стала залежати не лише від довжини стилоподію, але і від довжини зейгоподію;
- усунення потреби сильного вигинання тулуба при рухах;
- розвиток диференціації функцій кінцівок: тазові кінцівки стали переважно штовхаючими, а грудні – підтримуючими;
- збільшення швидкості пересування тварин.

Посилення навантаження на опорну тазову кінцівку обумовило:

- посилення тазового поясу і зміну положення клубової кістки;
- посилення крижової кістки;
- розпрямлення тазової кінцівки;
- збільшення довжини і масивності кісток тазової кінцівки.

У ссавців з віком всі три кістки тазового поясу з кожного боку зливаються в одну тазову кістку, а хрящ між ними повністю зникає.

Обидві тазові кістки у ссавців, на від мінусу від птахів, з'єднуються не дорсальними, а вентральними кінцями (швом). З дорсального боку між ними вклинюється крижова кістка. Таким чином формується кісткове кільце – таз, який у тварин є опорою для задніх кінцівок.

Виконання грудними кінцівками підтримуючої функції, супроводжувалося перебудовою плечового поясу:

- лопатка – залишилася єдиною стабільною кісткою плечового поясу;
- коракоїдна кістка – трапляється лише у найбільш примітивних ссавців, а у інших перетворилася у відросток лопатки;
- ключиця – трапляється у тварин, у яких вільна частина кінцівки може здійснювати рухи навколо всіх осей (гризуни, рукокрилі, мавпи і людина).

Дані філогенезу вказують на те, що у різних класів хребетних спостерігається гомологічність у будові однакових кінцівок, тобто вони містять спільні відділи, які, звичайно, відрізняються кількістю кісток, їх будовою, розміщенням та функцією.

Філогенетично до поясу грудної кінцівки ще відносять і грудну кістку

(груднину), хоча анатомічно у вищих хребетних це перестає бути дійсністю.

У ссавців різних видів відбувається морфологічна адаптація кінцівок до характерного для них способу пересування:

- бігання (хижаки, однокопитні);
- стрибання (олени, косулі, антилопи, зайцеві);
- стрибання на задніх кінцівках (кенгуру, тушканчик);
- лазіння – завдяки сформуванню хапальних рухів (примати, лінивець).

Лазіння також можливе завдяки наявності адаптаційних пристосувань у формі кігтів (білки, куниці);

- риття (кріт);
- плавання – з розвитком міжпальцевих перетинок (видра, бобер), або при допомозі хвостового плавця, що поєднується з редукцією тазових кінцівок;
- політ (рукокрилі).

Зміни у грудних кінцівках ряду рукокрилих ссавців проявляються в сильному подовженні кісток автоподію, за рахунок збільшення довжини метаподію та акроподію. Пальці останнього мають різну кількість фаланг, причому деякі з них можуть бути хрящовими.

3. Онтогенез скелету кінцівок

У онтогенезі кінцівки у ссавців закладаються у вигляді випинів (брунжок), утворених ектодермою на вентро-латеральній стінці тулуба.

У ці випини з декількох (5-6) сегментів врастають мезенхіма (джерело скелету і судин), м'язові клітини та нерви.

Всі кістки кінцівок, за винятком ключиць (вони належать до покривних кісток і пропускають хрящову стадію) проходять три стадії розвитку:

- сполучнотканинну;
- хрящову;
- кісткову.

Відповідно на місці сполучнотканинних закладок кісток формуються їх хрящові аналоги. Уже на ранніх стадіях розвитку кінцівок намічається їх розділення на пояс і вільний відділ.

У ділянці поясів найбільш ранні центри окостеніння виникають в лопатці та клубовій кістці. Дещо пізніше вони з'являються в сідничній кістці і найпізніше – в лобковій. Зростання лівої та правої тазових кісток відбувається після народження. Паралельно окостенівають діафізи трубчастих кісток. У великої рогатої худоби, овець, свиней вказані ділянки окостенівають протягом 2-3 місяців ембріонального розвитку. Час появи центрів окостеніння залежить від виду тварин, годівлі, умов їх утримання.

4. Питання для самоконтролю

1. Які функції виконує периферичний скелет?
2. На які групи поділяють кінцівки тварин?
3. Які є способи опори кінцівок об землю?
4. Які морфологічні перебудови відбуваються в кінцівках при переході від стопоходіння до фалангоходіння?
5. На які відділи поділяється скелет кінцівки?
6. Які кістки формують пояси кінцівок?
7. Які кістки формують стилоподій кінцівок?
8. Які кістки формують зейгоподій кінцівок?
9. Які кістки формують автоподій кінцівок?
10. Вкажіть основні фактори філогенезу кінцівок.
11. Охарактеризуйте ключові моменти філогенезу кінцівок риб та земноводних.
12. Охарактеризуйте ключові моменти філогенезу кінцівок плазунів, птахів та ссавців.
13. Вкажіть ключові моменти онтогенезу кінцівок.

Лекція 7

ВИДИ ТА РОЗВИТОК З'ЄДНАНЬ КІСТОК. ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЗПЕРЕРВНИХ З'ЄДНАНЬ

План:

1. Визначення синдесмології, як науки.
2. Характеристика безперервних з'єднань.
3. Філогенез з'єднання кісток скелету.
4. Питання для самоконтролю.

1. Визначення синдесмології, як науки

Статичні та динамічні функції скелету можуть реалізуватися лише завдяки тому, що у ньому існує складна система з'єднань, яка об'єднує окремі кістки в єдиний комплекс важелів руху опори та захисту.

З'єднання кісток виконують різну функцію і тому характеризуються різною будовою, яка забезпечує їм ряд фізичних властивостей:

- пружність;
- рухливість;
- міцність.

Розділ анатомії, присвячений вивченню з'єднання кісток, називається

синдесмологією (*syndesmologia*), а її розділ, що вивчає суглоби – артрологією (*arthrologia*, від грецького *arthron* – суглоб).

Виділяють дві класифікації з'єднання кісток:

1. Функціональна класифікація – ґрунтується на рухових можливостях з'єднань. Згідно неї з'єднання поділяються:

- нерухомі (*synarthrosis*) – шви, вклинення, хрящове та кісткове з'єднання;
- слаборухомі (*amphiarthrosis*) – зв'язки, симфізи;
- рухомі (*diarthrosis*) – синовіальне (суглобове) з'єднання.

2. Анатомічна класифікація – ґрунтується на анатомічних особливостях з'єднань. Згідно неї з'єднання бувають:

- безперервні (*synarthrosis*).
- переривчасті (*diarthrosis*).

2. Характеристика безперервних з'єднань

Безперервний тип з'єднання – забезпечується сполучною тканиною, що міститься між краями з'єднаних кісток. Міцність такого типу з'єднання і рухливість кісток у ньому, залежать від виду сполучної тканини. Відповідно до цього, виділяють три види безперервних з'єднань:

1. Волокнисте з'єднання.
2. Хрящове з'єднання.
3. Кісткове з'єднання.

1. Волокнисте з'єднання (фіброзне, *juncturae fibrosae*) – забезпечується волокнистою сполучною тканиною, яка формує: синдесмози та вклинення.

Синдесмоз (*syndesmosis*) трапляються у вигляді:

- швів;
- міжкісткових перетинок (мембран);
- зв'язок;
- тім'ячок.

Шов (*sutura*) – тонкий прошарок сполучної тканини, що з'єднує плоскі кістки черепа. Назагал шви є досить міцними, а рухомість з'єднаних кісток характеризується віковими особливостями. У молодих тварин шви малорухомі, а в дорослих тварин – практично нерухомі з'єднаннями кісток. Причиною цього є поступове заміщення волокнистої сполучної тканини на ретикулофіброзну кісткову тканину.

Залежно від конфігурації країв кісток, що з'єднуються, шви поділяють на:

- плоский (*sutura plana*) – найменш міцний з усіх видів швів оскільки з'єднує відносно рівні краї кісток (наприклад, носових);

- зубчатий (*sutura serrata*) – з'єднує більшість кісток даху черепа, у яких зазубрений край однієї кістки входить у відповідний у аналогічний край суміжної кістки;

- лускоподібний (*sutura squamosa*) – з'єднує луску вискової кістки з тім'яною. У них скошений край однієї кістки накладається на аналогічний край іншої кістки у вигляді луски риби;

- листоподібний – (*sutura foliata*) – найміцніший шов, у якого листоподібні вирости однієї кістки глибоко заходять в сусідню кістку (з'єднання крила клиноподібної кістки з тім'яною та лобовою кістками);

- клиноподібний (розщеплений, *schindylesis*) – з'єднання носових відростків різцевої кістки з верхньою щелепою, при якому загострений край першої кістки вклинюється в розщеплений (роздвоєний) край другої.

Міжкісткові перетинки (мембрани – *membrana*) – прошарки сполучної тканини у вигляді тонких пластинок, основу яких формують колагенові волокна. Вони закривають проміжки між окремими кістками і завдяки достатній площі є основою для фіксації м'язів. Мембрани спостерігаються:

- між потиличною кісткою та атлантом;
- між атлантом та осьовим хребцем;
- між променевою та ліктьовою кістками.

Мембрани, подібно до швів, з віком можуть окостеніти.

Тім'ячка (джерельця, фонтанелі, *fonticulus*) – сполучнотканинні перетинки між покривними кістками черепа новонароджених тварин. Вони допомагають черепу дещо “стискатися” під час проходження через таз матері при родах. Тім'ячка закриваються кістковою тканиною в середньому до 3-місячного віку, хоча при поганій годівлі, зокрема нестачі кальцію, можуть зберігатися до року і більше. У собак тім'ячко ще називають “молерою” і воно є характерним для дрібних декоративних порід, що мають тонкостінний череп. У щенят породи Чихуахуа спостерігається в 70% випадків.

Зв'язки (*ligamenta*) – це різного розміру пучки колагенових волокон, що утворюють тяжі чи пластини між суміжними кістками або хрящами. Більшість зв'язок розташовані в ділянці суглобів і залежно від локалізації здійснюють на них наступні впливи:

- зміцнюють структуру суглоба;
- обмежують рухливість;
- направляють рухи суглоба;
- здійснюють змішаний вплив.

На противагу зв'язкам кінцівок, зв'язки хребетного стовбуру (жовта, міжкостиста, надкостиста), навпаки здатні до значного розтягнення, оскільки дуги та остисті відростки хребців сильно розходяться під час дугоподібного згинання хребта. Ці зв'язки багаті еластичними волокнами, тому їх часто виділяють в окреме еластичне з'єднання – **синеластоз** (*synelastosis*). Еластичні волокна надають зв'язкам жовтого забарвлення.

Також виділяють зв'язки внутрішніх органів, які фіксують їх в певному положенні (грудинно-перикардіальна зв'язка, широка маткова зв'язка, зв'язки печінки, сечового міхура та інші). Ці зв'язки є складками серозних оболонок (плеври та очеревини).

Особливим видом волокнистого з'єднання є **вклинення** (*gomphosis*), коли одна кістка ніби вклинена в іншу. Цим терміном позначають з'єднання кореня зуба з кістковою тканиною зубної комірки. Між зубом і кісткою є тонкий прошарок сполучної тканини – періодонт (*periodontum*).

2. Хрящове з'єднання (*juncturae cartilagineae*) представлене синхондрозами та симфізами.

Синхондроз (*synchondrosis*) – пружне та малорухоме з'єднання кісток, яке забезпечується двома видами хряща:

- гіаліновий хрящ – з'єднує ребра з грудиною, сегменти грудини між собою;
- волокнистий хрящ – з'єднує тіла хребців у вигляді міжхребцевих дисків.

Ці два типи з'єднань належать до постійних синхондрозів і зберігаються протягом всього життя тварини (за винятком міжхребцевих дисків між крижовими хребцями, які з віком окостенівають і стають частиною крижової кістки).

Міжхребцеві диски характеризуються значною еластичністю і здатні протягом відносно короткого часу суттєво змінювати свій розмір та форму. Це відбувається за рахунок кількості рідини в складі хрящової тканини. Так, у людини в кінці дня довжина тіла зменшується на 1-2 см, а при цілоденному ходінні з вантажем на спині – навіть на 4 см.

Гіаліновий хрящ також утворює групу “тимчасових синхондрозів”. Вона присутня в скелеті на стадії його формування і представлена метафізарними хрящами в зонах росту трубчастих кісток і тіл хребців. Тимчасові синхондрози характерні і для кісток черепа, що утворюються в результаті зрощення окремих частин (змішаний тип кісток). Наприклад, у ростучої потиличної кістки, таким способом луска кріпиться до бічних частин. По завершенні формування скелету, синхондрози замінюються синостозами.

Симфіз (*symphysis*) – це з'єднання кісток за допомогою волокнистого хряща,

що містить вузьку щілиноподібну порожнину, заповнену рідиною. Порожнина може бути сегментована. Даний тип з'єднання зовні не вкритий капсулою, а внутрішня поверхня щілини не вистелена синовіальною оболонкою. Симфіз ще називають напівсуглобом (геміартроз) та вважають перехідною ланкою між безперервним та переривчастим типами з'єднання. У тварин найбільшим симфізом є тазове зрощення (*symphysis pelvini*), яке з'єднує праву та ліву тазові кістки. Воно дозволяє цим кістками дещо розходитися під час проходження плоду у процесі родів. У багатьох тварин (собаки, коти) виявляють нижньощелепний симфіз (*mandibular symphysis*), що з'єднує ліву та праву нижньощелепні кістки. Ця ділянка є місцем частих переломів особливо у котів.

Завдяки наявності пульпозного ядра до симфізів інколи ще відносять і міжхребцеві диски.

3. Кісткове з'єднання (синостоз, *synostosis*) – повністю нерухоме з'єднання, при якому, суміжні кістки з'єднуються кістковою тканиною, тобто зростаються між собою в єдину кістку. Синостози утворюються в результаті окостеніння:

- синдесмозів – окостеніння окремих швів черепа, окостеніння окремих зв'язок;
- тимчасових синхондозів (описані вище);
- окремих суглобів – зростання крижових хребців в крижову кістку, зростання 4 та 5 кісток дистальних рядів зап'ястка та заплесни.

Додатково ще виділяють з'єднання кісток за допомогою м'язової тканини – синсаркоз (*synsarcosis*). Це найбільш рухоме з'єднання з числа безперервних і забезпечується м'язами плечового поясу. Вони фіксують грудну кінцівку до тулуба та частково забезпечують її рухи.

3. Філогенез з'єднання кісток скелету

Нижчі хребетні тварини (круглороті, риби), перебуваючи у водному середовищі, що не допускає значних струсів та поштовхів, а також обмежує активність рухів, потребують від з'єднання кісток більше пружності ніж рухомості. Тому для них характерне безперервне з'єднання кісток (синдесмоз, синхондроз, синостоз).

Вихід на сушу, який супроводжується розвитком ногоподібних кінцівок, урізноманітненням способів пересування та активацією рухової функції, обумовив формування нових складніших видів з'єднань – симфізів і, особливо, суглобів.

4. Питання для самоконтролю.

1. Які види з'єднань кісток виділяють згідно функціональної класифікації?

2. Які види з'єднань кісток виділяють згідно анатомічної класифікації?
3. Які види з'єднань належать до безперервних?
4. Охарактеризуйте різні види синдесмозів.
5. Які види швів виділяють між кістками?
6. Охарактеризуйте морфо-функціональні особливості міжхребцевих дисків.
7. Охарактеризуйте морфо-функціональні особливості симфізу.
8. Охарактеризуйте ключові етапи філогенезу з'єднання кісток скелету.

Лекція 8

ПЕРЕРИВЧАСТІ З'ЄДНАННЯ КІСТОК. ВИДИ КЛАСИФІКАЦІЙ СУГЛОБІВ

План:

1. Будова суглобів.
2. Класифікація суглобів.
3. Онтогенез з'єднання кісток скелету.
4. Питання для самоконтролю.

1. Будова суглобів

Переривчасте з'єднання (діартроз, або синовіальне з'єднання, *dyartrosis seu juncturae synoviales*) представлене суглобами.

Суглоб (*articulatio*) – це рухоме з'єднання двох чи більше кісток, у якому розрізняють основні елементи та додаткові структури.

До основних елементів суглобу належать:

- капсула суглобу;
- суглобові поверхні кісток;
- суглобовий хрящ;
- суглобова порожнина;
- суглобова рідина.

Капсула суглобу (*capsula articularis*) – у вигляді герметично замкненої (суглобової) порожнини охоплює кінці з'єднаних кісток і кріпиться до їх країв. Стінка капсули складається з двох шарів (мембран):

1. Зовнішній шар (фіброзна мембрана, *membrana fibrosa*) – є продовженням окістя з'єднаних кісток і складається з щільної сполучної тканини, з великим вмістом паралельно розташованих колагенових волокон, які направлені вздовж осі суглобу. Цей шар є відносно товстим, міцним та виконує захисну функцію. У волокнистий шар врастають зв'язки, що укріплюють суглоб і обумовлюють потовщення капсули в цих ділянках.

2. Внутрішній шар (синовіальна мембрана, *membrana synovialis*) – тонка прозора оболонка, побудована з пухкої сполучної тканини, багатой кровонесними і лімфатичними судинами та нервовими елементами. Вона рихло з'єднана з фіброзною мембраною та продукує суглобову рідину. Синовіальна мембрана містить численні синовіальні ворсинки (*villi synoviales*) довжиною до 1,5 мм, які збільшують площу її поверхні та направлені в просвіт суглобу. Ворсинки починають формуватися в постнатальний період, оскільки при народженні поверхня мембрани є гладкою. Кількість ворсинок є більшою в тих суглобів, що активніше задіяні в процес руху. Капсула деяких великих суглобів може формувати складки, що вгинаються в їх порожнину. Зовні складки заповнені сполучною тканиною або жиром.

Суглобові поверхні кісток (*facies articulares*) у більшості випадків, відповідають одна одній за формою та розміром, тобто є конгруентними (від латин. *congruens* – відповідний, співпадаючий). Наприклад, випукла частина (голівка, блок) однієї кістки входить у відповідну ямку іншої кістки. При цьому, площа випуклої частини завжди є більшою ніж площа ввігнутої. У деяких суглобах ці поверхні не відповідають одна одній або формою, або розміром і називаються інконгруентними (колінний суглоб).

Суглобовий хрящ (*cartilago articularis*) – гіалінова хрящова тканина, що покриває суглобові поверхні кісток. Суглобовий хрящ має гладку поверхню і значну пружність, не містить охрястя та судин. Його живлення проходить за рахунок поживних речовин суглобової рідини. Суглобовий хрящ згладжує нерівності суглобових поверхонь кісток, забезпечує їх взаємне ковзання та захищає від пошкоджень, шляхом амортизації поштовхів і струсів при русі. Товщина хряща відрізняється в різних ділянках суглобу і коливається від 0,2 мм до 1,5 мм. На випуклих частинах кісток суглобовий хрящ є товстішим і в напрямку до країв суглобової поверхні – витончується. На ввігнутих частинах кісток спостерігається протилежна ситуація. За хімічним складом (табл. 9) суглобовий гіаліновий хрящ, характеризується підвищеним вмістом води.

Таблиця 9.

Хімічний склад нативного гіалінового хряща, %

Види речовин	Реберний хрящ	Хрящ колінного суглобу
Вода	67,7	73,6
Органічні речовини	30,1	24,9

Неорганічні речовини	2,2	1,5
----------------------	-----	-----

Фізичні особливості суглобового хряща полягають у тому, що віх краще витримує тиск ніж розтягнення. Так, ділянка хряща площею 1 мм² витримує розтягнення (до розриву) вантажем 1,5 кг, а стискання (до розчавлення) – 2,5 кг.

У деяких видів тварин (особливо коней та жуйних) поверхні суглобових хрящів мають синовіальні ямки та борозни, які покращують циркуляцію синовіальної рідини по суглобовій порожнині. Ці заглиблення найбільш характерні для ліктьового заплесневого та пальцевих суглобів і краще виражені в ранній постнатальний період.

Суглобова порожнина (*cavum articulare*) – герметична безповітряна камера в середині суглобу, що заповнена суглобовою рідиною. Форма суглобової порожнини в загальному щілиноподібна, але її просторова структура залежить від кількості кісток, що формують суглоб, форми їх суглобових поверхонь та наявності допоміжних пристосувань суглоба. Тиск в середині суглобової порожнини є нижчим атмосферного (тобто від’ємний).

Суглобова рідина (синовія, *synovia*) – в’язка, прозора, жовто-бурштинового кольору рідина, яка зменшує тертя в середині суглобу, забезпечує живлення суглобового хряща, забезпечує адгезію суглобових поверхонь, поглинає поштовхи. За своїм складом синовія близька до плазми крові, але містить глікозаміноглікани (мукополіцукориди) та має менше білка. Кількість суглобової рідини залежить від функціональної активності суглобу. Свою назву синовія отримала завдяки подібності її консистенції та зовнішнього вигляду до яєчного жовтка (грец. *syn* – разом та лат. *ovum* – яйце).

До додаткових утворень суглоба належать:

1. Суглобові зв’язки
2. Суглобова губа
3. Суглобові диски
4. Суглобові меніски

1. Суглобові зв’язки (*ligamentum articularis*) – виникають там де відбуваються часті і сильні механічні навантаження на суглоб. Вони укріплюють суглоб, направляють його рухи і перешкоджають нефізіологічним рухам. Залежно від розташування, виділяють три види зв’язок:

- внутрішньокапсулярні (*ligamenta intracapsularia*) – розташовані в середині суглоба (кульшовий та колінний суглоби). Вони завжди вкриті синовіальною мембраною і не контактують з синовією, тому, фактично не лежать в середині самої

суглобової порожнини;

- капсулярні (*ligamenta capsularia*) – формують потовщення капсули суглоба;
- позакапсулярні (*ligamenta extracapsularia*) – розташовані зовні капсули суглоба, але можуть вплітатися в неї.

Деякі суглоби (плечовий) майже не мають зв'язок. Тут їхню функцію виконують сухожилки численних м'язів.

2. Суглобова губа (*labrum articulare*) – це хрящове кільце, яке кріпиться до краю суглобової западини з метою збільшення глибини суглобової порожнини. Суглобова губа є характерною ознакою плечового і тазостегнового суглобів.

3-4. Суглобові диски і меніски (*discus et meniscus articularis*) – це різної форми хрящові пластинки, які розташовуються між інконгруентними суглобовими поверхнями, забезпечуючи можливість плавних рухів у суглобі. Також, завдяки своїй еластичності ці структури амортизують поштовхи, що виникають при локомоції.

Диск – це суцільна пластинка, яка зовнішнім краєм зростається з суглобовою капсулою (висково-нижньощелепний суглоб), і розділяє суглобову порожнину на верхній та нижній відділи.

Меніски – це не суцільні пластинки півмісяцевої форми, які вклинюються між суглобовими поверхнями (колінний суглоб).

Суглобові губи, диски, меніски та місця прикріплення зв'язок до гіалінового хряща сформовані волокнистим хрящем.

Певний вплив на функціонування суглобів мають синовіальні сумки та синовіальні піхви. Проте дані структури більш пов'язані з роботою м'язів, тому розглядаються у відповідному розділі.

Для ефективного функціонування будь якого суглобу необхідний постійний контакт суглобових поверхонь. Цей стан забезпечується набором факторів:

- наявність капсули суглобу;
- наявність зв'язок суглобу;
- наявність м'язів (особливо в стані тонусу);
- наявність синовії, яка забезпечує молекулярне зчеплення суглобових поверхонь;
- різниця між атмосферним та внутрішньо суглобовим тиском.

2. Класифікація суглобів

Завдяки наявності в організмі значної кількості суглобів, які відрізняються своїми морфофункціональними особливостями, сформовано кілька класифікацій,

що характеризують як окремі аспекти суглобів, так і дають їм комплексну характеристику. Відповідно, суглоби класифікують за:

- кількістю кісток, що їх утворюють;
- формою суглобових поверхонь;
- можливими осями руху суглоба.

За кількістю кісток суглоби поділяють:

1. Прості суглоби (*articulatio simplex*) – утворені лише двома кістками (плечовий, променево-ліктьовий, міжфаланговий проксимальний).

2. Складні суглоби (*articulatio composita*) – можуть бути в кількох варіантах:

- суглоб сформований з трьох і більше кісток (ліктьовий, зап'ястковий);
- суглоб сформований двома кістками, між якими є хрящові включення у формі диску (висково-нижньощелепний), або меніску (колінний);
- суглоб, що складається з двох та більше суглобових порожнин, які можуть сполучатися між собою, або бути ізольованими (атланта-потиличний, колінний);
- суглоб, що містить внутрішньокапсулярні зв'язки (кульшовий).

Складні суглоби, які у суглобовій порожнині містять хрящові включення (диски, меніски), ще називаються **комплексними** (*articulatio complexa*).

Кожний суглоб, залежно від локалізації та форми суглобових поверхонь, має визначену амплітуду рухів. Комплекс цих характеристик вказує на біомеханіку суглобу, як його головний функціональний показник. У загальному рухи в суглобах можуть відбуватися лише навколо трьох осей:

1. Навколо поперечної осі, яка є перпендикулярною до поздовжньої осі кісток, що його формують:

- згинання (*flexio*) – зменшення кута суглоба;
- розгинання (*extensio*) – збільшення кута суглоба.

2. Навколо сагітальної осі відбувається:

- відведення (*abductio*) кінцівки від тулуба;
- приведення (*adductio*) кінцівки до тулуба.

3. Навколо подовжньої осі відбувається обертання (*rotatio*), яке має два варіанти:

- пронація (*pronatio*) – обертання в середину;
- супінація (*supinatio*) – обертання назовні.

Також під час одночасного руху в кількох суміжних суглобах відбувається перехід з однієї осі руху на іншу. При цьому, кінець кістки здійснює рух по колу (*circumductio*), а ціла кістка описує конус. Аналогічний рух може відбуватися і в межах одного багатовісного суглобу.

Класифікацію суглобів за формою суглобових поверхонь та можливими

осями руху розглядають комплексно, оскільки саме форма суглобових поверхонь і визначає число осей, навколо яких відбувається рух в даному суглобі. Тому така подвійна класифікація суглобів називається анатомофізіологічною (біомеханічною) і розділяє суглоби на чотири групи:

1. Одновісні суглоби – забезпечують рухи лише навколо однієї осі: згинання-розгинання або обертання. За формою суглобових поверхонь до них належать суглоби:

Блокоподібний суглоб (*articulatio trochlearis, ginglimus*) – на циліндрично випуклій суглобовій поверхні однієї кістки містить гребінь, а на циліндрично ввігнутій суглобовій поверхні іншої кістки – направляючу борозну.

Якщо вказаний суглоб забезпечує лише згинання і розгинання та не допускає інших рухів, то його називають повним гінглімом (ліктьовий суглоб). Якщо ж у зігнутому стані суглоба можливі коливальні бокові рухи, то він називається не повним гінглімом (зап'ястковий, пальцеві суглоби).

Гвинтоподібний суглоб (*articulatio cochlearis seu spiralis*) – є різновидом попереднього суглобу. У ньому гребінь і борозна суглобових поверхонь розташовуються під кутом до осі обертання суглобу. Рух у ньому має поступальний характер (як гайка на гвинті). До цієї групи належить гомілково-надп'ястковий суглоб коня.

Циліндричний суглоб (колесоподібний, *articulatio trochoidea*) має суглобові поверхні у вигляді вставлених один в одного коротких циліндрів. При цьому, суглобова голівка однієї кістки є віссю, навколо якої, у вигляді втулки, обертається суглобова ямка іншої кістки (атланта-осьовий суглоб).

2. Двовісні суглоби – забезпечують рух за двома осями: згинання-розгинання і відведення-приведення. Це такі суглоби:

Еліпсоподібний суглоб (*articulatio ellipsoidea*) – суглобові поверхні обох кісток мають форму еліпса, що дозволяє, поєднуючи дві осі руху, здійснювати обмежені обертальні рухи. Прикладом такого суглобу є потилично-атлантичний суглоб.

Сідлоподібний суглоб (*articulatio sellaris*) – обидві суглобові поверхні кісток мають одночасно і випуклі і ввігнуті ділянки, нагадуючи поверхню сідла. Типовими суглобами є суглоб горбика ребра у жуйних, вінцевий та копитний суглоби коня.

Виростковий суглоб (*articulatio condylaris*) – випукла суглобова поверхня завжди розташовується на округлому відростку, званому виростком (*condylus*). Цей суглоб є ніби перехідною формою від блокоподібного до еліпсоподібного суглобів. Типовим представником є колінний суглоб.

3. Багатовісні суглоби – забезпечують рух за всіма можливими осями (згинання-розгинання, відведення-приведення, супінація-пронація). Їх різновидами є суглоби:

Кулястий суглоб (*articulatio spheroides*) – випукла суглобова поверхня однієї кістки (голівка) має форму кулі, а ввігнута суглобова поверхня іншої кістки – форму відповідної їй западини. Причому, розміри суглобової западини є меншими ніж величина голівки, а тому голівка занурюється у западину менше ніж на половину (плечовий суглоб).

Чашоподібний суглоб (горіхоподібний, *articulatio cotylica seu enarthrosis*) – це різновид кулястого суглобу і різниця між ними полягає лише в глибині суглобової ямки. Остання охоплює голівку більше ніж наполовину (як шкарлупа горіх). Представником є кульшовий суглоб.

4. Безвісні суглоби – фактично не мають осей руху. До них належать плоскі або тугі суглоби (*articulatio plana*) – їх суглобові поверхні є майже плоскими, а тому рухи в них дуже обмежені і проявляються у формі ковзання. Прикладом цих суглобів можуть бути: суглоби, що з'єднують суглобові відростки хребців, крижово-клубовий суглоб, зап'ястково-п'ястковий та заплеснево-плесневий суглоби.

Окремо ще виділяють **комбіновані суглоби**, які завжди одночасно задіяні у процесі руху:

- парний висково-щелепний суглоб;
- атланта-потиличний (містить два окремих суглоби на виростках потиличної кістки);
- стегно-гомільковий суглоб (містить два окремих суглоби на виростках стегнової кістки);
- суглоб голівки та горбика ребра.

Загальні закономірності артрології:

- чим більша різниця між площами суглобових поверхонь з'єднаних кісток, тим більша амплітуда рухів у суглобі (плечовий суглоб – з найбільшою амплітудою; крижово-клубовий суглоб – практично не рухомий).
- кількість осей руху суглобу знижується пропорційно до зростання кількості його зв'язок;
- чим складніше влаштований суглоб, тим більше зв'язок він має;
- більшість зв'язок розташовано перпендикулярно до осі обертання суглобу;
- зв'язки, розташовані на суглобах тазової кінцівки мають більший розмір ніж зв'язки, розташовані на гомомлогічних суглобах грудної кінцівки;

- жирова тканина обмежує рухливість суглобів у тварин з надлишковою масою.

3. Онтогенез з'єднання кісток скелету

Всі з'єднання спочатку формуються як безперервні і представлені мезенхімою, що сполучає закладки кісток. Їх подальший розвиток залежить від виду з'єднання, що утвориться згодом. У разі формування безперервних з'єднань спостерігається поступове зближення з'єднаних кісток і зменшення товщини мезенхімного прошарку між ними. Згодом цей шар заміщується фіброзною або хрящовою тканиною.

При формуванні синовіальних з'єднань (суглобів) в мезенхімному прошарку між кістками утворюється щілина. Завдяки натягу, який чинять закладки м'язів на кінці з'єднаних кісток, останні дещо розходяться і щілина між ними перетворюється в первинну порожнину суглоба. У подальшому за рахунок мезенхіми, утворюються суглобовий хрящ, капсула і зв'язки суглоба. У складних суглобів, частина мезенхіми, що залишилася в їх порожнині, забезпечує формування внутрішньо суглобових включень (зв'язки, диски, меніски).

Протягом пренатального періоду завершується формування основних видів з'єднань кісток і новонароджений організм проявляє активну рухову функцію, яка, у свою чергу, стимулює подальший розвиток з'єднань, особливо суглобів. Також з віком формуються синостози.

Важкі фізичні навантаження при неправильній годівлі та утриманні тварин, викликають потоншення суглобових хрящів та дистрофічні зміни в суглобах, що може призвести до повної втрати рухливості в результаті зрощення кісток – анкілоз суглобу. Недостатня рухливість суглобу призводить до зменшення кількості суглобової рідини і попередньо описаних наслідків. Також в результаті неправильного розведення сформувалися спадкові вади, найпоширеніша з яких – дисплазія тазостегнового суглобу у собак, що особливо характерно для великих порід.

4. Питання для самоконтролю.

1. Які елементи суглобу належать до основних?
2. Які елементи суглобу належать до додаткових?
3. Охарактеризуйте структури капсули суглоба?
4. Що таке конгруентні та інконгруентні суглоби?
5. Охарактеризуйте суглобовий хрящ.
6. Охарактеризуйте суглобову порожнину та суглобову рідину.
7. Охарактеризуйте суглобові зв'язки.
8. Які анатомічні відмінності мають суглобові диски та меніски?

9. Як поділяють суглоби за кількістю кісток, що їх утворюють?
10. Які види рухів можливі в суглобах?
11. Які види суглобів належать до одновісних?
12. Які види суглобів належать до двовісних?
13. Які види суглобів належать до багатовісних?
14. Охарактеризуйте безвісні суглоби.
15. Охарактеризуйте онтогенез суглобів.

Лекція 9

ХАРАКТЕРИСТИКА М'ЯЗОВОЇ СИСТЕМИ. БУДОВА М'ЯЗУ, ЯК ОРГАНА

План:

1. Характеристика м'язової системи.
2. Будова м'язу, як органа.
3. Питання для самоконтролю.

1. Характеристика м'язової системи

Характер і складність рухової активності будь якого організму вказує на рівень його структурної організації. Всі види рухів організму забезпечуються м'язовою системою, яка формує активну частину апарату руху.

Наука, яка вивчає морфофункціональні особливості м'язової системи називається міологією (*myologia*).

За топографією та походженням м'язову систему розділяють на два види:

- вісцеральну;
- соматичну.

Вісцеральна (нутрощева) м'язова система – розвивається, в основному, з вісцерального (не сегментованого) листка мезодерми, а окремі елементи з ектодерми. Основна її маса сформована гладкою м'язовою тканиною, яка не підпорядкована волі тварини та іннервується автономною нервовою системою. У окремих ділянках нутрощів представлена посмугована м'язова тканина, яка підпорядкована волі тварини та іннервується соматичною нервовою системою.

Гладка мускулатура має блідо-рожевий колір, не утворює великих скупчень, а представлена у формі окремих пучків, шарів чи оболонок в стінках внутрішніх органів, судин, селезінки, лімфовузлів, шкірі та судинній оболонці ока. Також, гладка м'язова тканина формує окремі м'язи:

- піднімач волосини;
- сфінктери органів травлення, виділення та розмноження;

- відтягувач статевого члена.

Для гладкої мускулатури характерний тонічний тип скорочення, який характеризується повільністю, плавністю, ритмічністю (при перистальтиці) або тривалістю (при закриванні сфінктерів), витрачанням мінімальної кількості енергії, відсутністю втоми.

У цілому, на гладку м'язову тканину припадає 8% маси тіла тварини.

Посмугована м'язова тканина нутрощів формує групи м'язів з наступними функціями:

- забезпечення процесу травлення, що полягає в захопленні води та корму (м'язи язика), ковтанні (м'язи язика, піднебіння, глотки, стравоходу), затримці процесу дефекації (зовнішній стискач відхідника);
- формування звуків (м'язи гортані);
- контроль процесу сечовипускання (сечівниковий м'яз);
- забезпечення функціонування зовнішніх статевих органів (м'яз крайньої плоті у самця та м'яз соромітних губ у самок);
- забезпечення функціонування зорового аналізатора (м'язи ока) та слухового аналізатора (м'язи середнього вуха).

Соматична м'язова система (скелетна, парієтальна) – розвивається із сегментованої частини мезодерми і повністю сформована з посмугованої м'язової тканини. Вона підпорядкована волі тварини та іннервується соматичною нервовою системою.

Соматичні м'язи поділяють на дві групи, які виконують різні функції:

Підшкірні м'язи (*musculi cutanei*), мають форму тонких стрічок або пластинок, які кріпляться не до скелету, а до шкіри. Підшкірні м'язи забезпечують натягнення шкіри та її рухливість, що характеризується видовими особливостями і, в основному, проявляється у вигляді посмикування шкіри чи формуванням дрібних складок.

Скелетні м'язи – кріпляться до скелету і є наймасивнішою групою за об'ємом м'язової тканини. Вони виконують наступні функції:

1. Динамічна – основна функція м'язів, завдяки якій тіло або його окремі частини переміщуються в просторі. Це відбувається завдяки скоротливим властивостям м'язів, що можуть зменшувати свою довжину до 50%.

2. Статична функція – полягає в підтриманні форми тіла та його фіксації в певному положенні. М'язи разом зі скелетом формують зовнішній вигляд (екстер'єр) тварин, що є важливою породною ознакою.

3. Обмінна функція – базується на активній участі м'язів в обміні речовин та енергії. При скороченні скелетних м'язів, лише 30% отриманої ними енергії

трансформується у виконання рухів. Решта 70% енергії виділяється у вигляді тепла. Тому, скелетні м'язи є головним джерелом тепла в організмі. Скелетні м'язи разом з підшкірною основою утримують до 58% води організму, тому ці структури також розглядають, як депо води. Крім цього, скелетні м'язи можуть бути депо жирової тканини, яка, відкладаючись між м'язовими волокнами, надає їм мармурового вигляду. Такого ефекту, при потребі, досягають спеціально, чергуючи білковий та вуглеводний типи годівлі тварин.

4. Насосна функція – скорочення скелетних м'язів сприяє проходженню крові по судинах особливо по венах. Це суттєво полегшує роботу серця та покращує кровопостачання інших органів. Завдяки цьому, скелетні м'язи називають «периферичним серцем».

5. Забезпечення процесу дихання шляхом збільшення (м'язи вдихачі) та зменшення (м'язи видихачі) об'єму грудної порожнини.

6. Бар'єрна функція – діафрагма розділяє грудну та черевну порожнини.

7. Завдяки наявності численних рецепторів, скелетні м'язи є частиною пропріоцептивної чутливості організму, що дозволяє координувати рухи.

Скелетні м'язи характеризуються наявністю “м'язового тону” – це стан постійного легкого напруження, яке не викликає втоми і забезпечує негайну реакцію на подразник без попереднього збудження м'язової тканини. У основі цього явища лежить перебування м'язових волокон у мінімальному скороченні. Зовнішнім проявом тону є пружність м'язів.

Саме ж скорочення скелетних м'язів відбувається за тетанічним типом, ознаками якого є швидкість, сила, короткочасність та швидке стомлення. Тренованість м'язів, яке формується в результаті систематичних фізичних навантажень, подовжує тривалість скорочення м'язів та зменшує їх стомлюваність.

Сила скорочень має суттєві відмінності в різних груп скелетних м'язів і коливається в межах від 5,0 до 13,7 кг/см². Середній показник рівний 10 кг/см². У гладких м'язів цей показник становить 1 кг/см².

Частка скелетних м'язів, в загальній масі тіла, суттєво залежить від виду тварин (табл. 10). Причому у самців цей показник є вищим ніж у самок. У новонароджених свійських ссавців частка м'язів є, в основному, незначно меншою ніж у дорослих тварин. У птахів ці показники суттєво відрізняються.

Таблиця 10.

Видові та вікові особливості відносної маси м'язів, %
(за Коржуєвим, 1956 з доповненнями).

Вид тварин	Вік тварин	
	дорослі	новонароджені

ВРХ	42-47	—
Кінь	37,8	38,3
Вівця	34,3	32,0
Свиня	31,0	29,0
Мурчак	32,0	25,5
Курка	29,9	16,5
Голуб	42,8	10,0

Скелетні м'язи нерівномірно розташовані в різних ділянках тіла. Це можна побачити як візуально, так і за співвідношенням між масами м'язів та кісток. Найбільша частка скелетних м'язів припадає на тазові кінцівки, де вказане співвідношення у коня становить 5,84 : 1. На грудних кінцівках воно є незначно меншим – 5,42 : 1. І суттєво меншим – в ділянці тулуба – 2,63 : 1.

У свійських тварин значний вплив на відносну масу скелетних м'язів має породний фактор, оскільки всі сучасні породи продуктивних тварин мають визначений напрямок продуктивності. Тому, в різних галузях тваринництва виділяють породи наступних напрямків:

- скотарство – м'ясні, м'ясо-молочні та молочні породи худоби;
- свинарство – м'ясні, м'ясо-сальні та сальні породи свиней;
- вівчарство – м'ясні, м'ясо-вовнові та вовнові породи овець.

Окреме місце займає серцевий м'яз, який, хоч і сформований посмугованою м'язовою тканиною, але його функція не підпорядкована волі тварини а іннервація забезпечується автономною нервовою системою.

Згідно з двобічною симетрією тіла тварин, більшість їх м'язів є парними. Їх розміри, форма та структура підпорядковані функціональному призначенню та силам гравітації. М'язи розташовані лише між тими структурами, що здатні до руху: суглоби, хрящі (носа, вуха), шкіра. У випадку анкілозу суглобу, його м'язи атрофуються.

Що до місць фіксації, то більшість м'язів кріпиться до кісток, хоча також вони можуть кріпитися до хрящів, зв'язок, шкіри, фасцій, суглобових капсул. М'язи зовні вкривають більшу частину поверхні скелету, кістки якого лише в деяких місцях виступають під шкіру.

М'язи інтенсивно кровопостачаються. У стані спокою через 10 г м'язу за одну секунду проходить 1,2 см³ крові. Під час інтенсивних скорочень ця кількість збільшується в 4-5 разів.

Кожний м'яз, як окремий орган, характеризується своїм хімічним складом (табл. 11).

Таблиця 11.

Хімічний склад скелетних м'язів ссавців
(за Івановим І. І. та Юр'євим В. А., 1961)

Вода	72-80 %
Органічні речовини	20-26 %
у тому числі: білок	16,5-20,9 %
вуглеводи (глікоген)	0,3-0,9 %
ліпіди	до 1,2 %
Мінеральні солі	1,0-1,5 %

Хімічний склад скелетних м'язів свійських тварин має значні вікові особливості. При цьому, найбільших коливань зазнає вміст води, частка якої з віком зменшується. Дещо менше на хімічний склад м'язів впливає вид, порода, стать тварин.

Вікова зміна хімічного складу скелетних м'язів, призводить до зниження їх еластичності та міцності. У молодих тварин 1мм² витримує на розрив 0,07 кг, а в старих тварин – лише 0,0015 кг.

Скелетна мускулатура є активною частиною опорно-рухового апарату. Вона складається з:

- скелетних м'язів
- допоміжних пристосувань м'язів

2. Будова м'язу, як органа

Хоча всі скелетні м'язи виконують спільну функцію – забезпечують рух, проте спосіб реалізації цього процесу в окремих груп м'язів має суттєві особливості і визначається відмінностями їх форми та будови.

Анатомічно, кожний скелетний м'яз, як окремий орган, складається з двох частин:

- м'язове черевце (*venter*) – забезпечує скорочення м'язу;
- сухожилки (*tendo*) – передають м'язове скорочення на органи (здебільшого кістки), до яких кріпляться.

Гістологічно, кожний м'яз складається з двох компонентів:

- паренхіми (робочої частини) – представлена посмугованою м'язовою тканиною;
- строми (не робочої частини) – представлена сполучною тканиною, яка формує сухожилки та оболонки в середині м'язового черевця.

Паренхіма м'язового черевця утворена м'язовими волокнами (міосимпластами), які є структурними одиницями м'язів. М'язове волокно оточене оболонкою – сарколемою (грец. *sarkos* – м'ясо) і заповнене саркоплазмою (цитоплазмою), у якій, поряд із звичними органелами, містяться спеціалізовані – міофібрили. Вони мають діаметр 1-2 мкм та розташовані вздовж м'язового волокна. Міофібрили характеризуються вираженою посмугованістю внаслідок постійного чергування світлих смуг – ізотропних дисків (І-диски) та темних смуг – анізотропних дисків (А-диски). Саме завдяки поєднанню світлих та темних дисків, посмугована м'язова тканина і отримала свою назву. По середині світлих ізотропних дисків вертикально проходить темна Z-лінія, а по середині темних анізотропних дисків – світла H-смужка з темною M-лінією.

Ділянка міофібрили між двома Z-лініями називається саркомером, який є найменшою одиницею скоротливого апарату м'язу і складається з двох типів поздовжніх ниток (міофіламентів):

- товсті (міозинові) міофіламенти – формують анізотропні диски;
- тонкі (актинові) міофіламенти – формують ізотропні диски.

Товсті міофіламенти побудовані, в основному, з білку міозину, а тонкі – з трьох білків: актину, який є домінуючим, тропоміозину та тропоніну. На поперечному розрізі міофібрили видно, що навколо кожного товстого міофіламенту розташовано шість тонких, які формують шестикутник. При цьому, у товстих міофіламентів обидва кінці є вільними, в той час як в тонких міофіламентів один кінець (зовнішній) кріпиться до Z-лінії. Процес скорочення саркомеру відбувається завдяки тому, що його тонкі міофіламенти рухаються між товстими.

М'язові волокна об'єднуються в окремі м'язові пучки. Як перші, так і другі оточені оболонками з пухкої сполучної тканини – ендомізієм (*endomysium*).

Окремі м'язові пучки групуються у товстіші пучки, також розділені сполучнотканинними оболонками – перимізієм (*perimysium*).

Ще одна сполучнотканинна оболонка вкриває черевце ззовні – епімізієм (*epimysium*).

Всі сполучнотканинні оболонки (ендо-, пери- і епімізієм) з'єднані між собою по кінцях м'язового черевця, де переходять в його сухожилки. Вказані оболонки усувають взаємне тертя м'язових волокон та служать для них опорою.

М'яз містить судинні ворота, розташовані на його внутрішній поверхні, у місці, що зазнає найменшого механічного впливу. Поряд з основними воротами можуть бути і додаткові, особливо у великих м'язів. Через ворота проходять артеріальні, венозні, лімфатичні судини та нерви. Артерії галузяться до капілярів,

які в пучках м'язових волокон утворюють сітку, форма якої залежить від виду м'яза та його функціональної активності. У стані спокою у м'язі функціонує лише 10 % його капілярів, а при активному скороченні його кровопостачання зростає в 30 разів.

У м'язах є 3 види нервових волокон:

- рухові – закінчуються на м'язових волокнах моторними бляшками і по них у м'язі передаються імпульси, що викликають їх скорочення;
- чутливі – починаються рецепторами та несуть від м'язів до мозку імпульси пропріоцептивної чутливості;
- симпатичні – іннервують судини м'язів і таким чином регулюють їх кровопостачання та обмінні процеси.

Кожний руховий нерв розгалужується не в одному, а відразу в кількох м'язових волокнах, кількість яких коливається від кількох десятків до кількох сотень. При цьому формується моторна одиниця м'язу – міон (нервово-м'язовий комплекс).

М'язи можуть скорочуватися окремими міонами, що дозволяє забезпечувати дрібну моторику та регулювати силу скорочення м'язу. Волокна, що відносяться до одного міону, не завжди розташовуються поряд, зазвичай вони чергуються з волокнами іншого міону.

Кількість нервових волокон в складі скелетних м'язів пов'язано з типом останнього. Так, на одне нервове волокно білої миші в середньому припадає:

- динамічні м'язи – 1,5 мг м'язової тканини;
- статодинамічні м'язи – 2,5 мг м'язової тканини;
- статичні м'язи – 7,5 мг м'язової тканини.

Сухожилки за принципом будови подібні до м'язового черевця. При цьому, м'язові волокна черевця без чіткої межі переходять в колагенові волокна сухожилка. Відповідно, ендомізій, перимізій епімізій м'язового черевця також плавно переходять в ендотендиній (*endotendineum*), перитендиній (*peritendineum*) і епітендиній (*epitendineum*) сухожилка. Завдяки такій будові м'язове черевце і його сухожилки утворюють єдину структуру і їх не можна розділити не пошкодивши.

Незважаючи на суттєво меншу товщину сухожилка, порівняно з м'язовим черевцем, його міцність є значно більшою. Так, п'ятковий (ахіловий) сухожилок тварин на розрив витримує навантаження до 900 кг/см³. При цьому сухожилки майже не піддаються розтягненню.

Сухожилки є бідними на судини і у більшості м'язів, особливо на кінцівках, мають форму подовжених циліндричних тяжів. Проте, сухожилки черевних м'язів є широкими та пласкими і утворюють “сухожилкове розтягнення” або апоневроз (*aponeurosis*).

Початковий сухожилок м'язу називається голівкою (*origo*), а кінцевий – хвостом (*terminatio*). На кінцівках голівка м'язу розташована проксимально, а хвіст – дистально. На тулубі – медіально лежить голівка, а латерально – хвіст. Вказані частини м'язу є постійними і місцями не міняються.

При скороченні м'яза, один його кінець залишається фіксованим – *punctum fixum*. Інший рухомим і переміщується разом з кісткою, до якої він кріпиться – *punctum mobile*. Рухомий кінець завжди притягується до фіксованого кінця. На відміну від початку і закінчення м'язу ці кінці можуть мінятися функціями. Один і той же кінець м'язу, в залежності від фази руху та положення тіла може бути то фіксованим, то рухомим.

Колір м'язів коливається від світло-рожевого до буро-червоного та обумовлений їх будовою і функцією. За цією ознакою м'язи поділяють на три групи:

1. Змішані м'язи – містять пучки червоних та білих м'язових волокон в різних пропорціях. На поперечному розрізі забарвлення цих м'язів має мозаїчний характер. До цього типу належить більшість м'язів тіла.

2. Червоні (темні) м'язи – багатші міоглобіном та саркоплазмою, більш повільні в роботі, але більш витривалі. Вони мають обмежену амплітуду скорочень і підтримують, тривале напруження. Такі м'язи називають тонічними і до них належать: діафрагма, жувальні, очні та інші м'язи.

3. Білі (світлі) м'язи – бідні міоглобіном та саркоплазмою, швидші у роботі, але менш витривалі, тому швидко втомлюються. Вони скорочуються швидко, енергійно, короткочасно. Білі м'язи забезпечують рухову функцію і служать для пересування тварини.

Співвідношення червоних та білих м'язових волокон може змінюватися в процесі онтогенезу та залежатиме від характеру фізичних навантажень, що зазнає організм. Тому, у тварин, які постійно переміщуються на довгі дистанції домінуватимуть червоні волокна, а в тварин, що віддають перевагу короткочасному бігу – білі.

На колір м'язів також впливає їх кровонаповнення.

Відповідно до фізичних навантажень виявлено наступні відмінності забарвлення м'язів у тварин:

- жувальні м'язи є темнішими від мімічних;
- м'язи кінцівок є темнішими від м'язів тулуба;
- у молодих тварин м'язи світліші ніж у дорослих особин того ж виду;
- м'язи у коня темніші (червоніші) ніж у корови;
- у літаючих птахів грудні м'язи темніші ніж у нелітаючих;
- у диких тварин м'язи темніші ніж у їх свійських родичів.

3. Питання для самоконтролю.

1. Охарактеризуйте вісцеральну та соматичну м'язові системи.
2. Які функції забезпечує посмугована м'язова тканина нутрощів?
3. На які групи поділяють соматичні м'язи?
4. Які функції виконують скелетні м'язи?
5. Охарактеризуйте хімічний склад скелетних м'язів.
6. Які частини має скелетний м'яз, як окремий орган?
7. Охарактеризуйте строму та паренхіму м'язового черевця.
8. Охарактеризуйте кровопостачання скелетного м'язу.
9. Охарактеризуйте іннервацію скелетного м'язу.
10. Як поділяють м'язи відповідно до кольору м'язових волокон?
11. Які фактори впливають на колір м'язових волокон?

Лекція 10

КЛАСИФІКАЦІЯ М'ЯЗІВ

План:

1. Класифікація м'язів за формою.
2. Класифікація м'язів за анатомічною будовою м'язового черевця.
3. Класифікація м'язів за гістологічною будовою м'язового черевця.
4. Класифікація м'язів за функцією.
5. Класифікація м'язів за відношенням до суглобів.
6. Класифікація м'язів за походженням.
7. Класифікація м'язів за топографією.
8. Питання для самоконтролю.

Кожен м'яз, як самостійний орган характеризується багатьма показниками. Єдиної класифікації скелетних м'язів, яка б враховувала всі ці показники – немає. Проте є ряд класифікацій на основі окремих властивостей м'язів. Внаслідок цього один і той же м'яз за різними класифікаціями може належати до різних груп.

Скелетні м'язи класифікують за такими параметрами:

I. Класифікація м'язів за формою.

За цим показником м'язи поділяють на веретеноподібні, плоскі та колові.

Веретеноподібні м'язи (*mm. fusiformes*) – мають чітко виражену робочу ділянку – м'язове черевце та два сухожилки – голівку та хвіст.

Розмір веретеноподібних м'язів сильно коливається, тому їх поділяють на:

- довгі – містяться в ділянках з великою амплітудою рухів (кінцівки, шия). У м'язів пальців спостерігається сильне подовження кінцевих сухожилків (особливо

у фалангоходячих тварин). При цьому, сухожилки мають форму тяжів, а їх довжина може бути рівною довжині м'язового черевця, або, навіть, перевищувати її;

- короткі – в основному містяться в ділянці хребетного стовбура та грудної стінки, де спостерігається незначна амплітуда рухів між окремими елементами (міжкостисті, міжпоперечні, багатороздільні, міжреберні, піднімачі ребер).

Окремі веретеноподібні м'язи закінчуються одним хвостом (сухожилком), а починаються декількома голівками. Залежно від кількості голівок м'язи бувають:

- двоголові (двоголовий м'яз плеча, двоголовий м'яз стегна);
- триголові (триголовий м'яз гомілки);
- чотириголові (чотириголовий м'яз стегна).

Також спостерігається протилежна ситуація, коли м'яз має одну голівку та черевце, а його хвіст поділяється на кілька гілок, що закінчуються на різних кістках кінцівок (пальців).

Інколи черевце м'язу може розділятися проміжним сухожилком на два послідовно розташованих черевця, а м'яз отримує назву двочеревцевого.

Плоскі (пластинчасті) м'язи (*mm. plani*) – мають форму широких м'язових пластинок, які закінчуються такого ж розміру сухожилками, що називаються апоневрозами. Завдяки своїм розмірам та розташуванню плоскі м'язи формують стінки тулуба, зокрема черевну та утворюють перегородку між грудною і черевною порожнинами (діафрагма). Тому плоскі м'язи, поряд зі скоротливою функцією, виконують функцію захисту та опори для внутрішніх органів. Дана група м'язів також забезпечує фіксацію грудної кінцівки до тулуба. При цьому, плоскі м'язи часто нашаровуються один на одного.

Плоскі м'язи характеризуються різноманітною формою, що пов'язано з напрямком їхніх волокон:

- пластинчасті (косі м'язи живота);
- віялоподібні (найширший м'яз спини);
- куполоподібні (діафрагма);
- зубчасті (вентральний зубчастий м'яз);
- стрічкоподібні (прямий м'яз живота);
- трапецієподібні (трапецієподібний м'яз спини);
- ромбоподібні (ромбоподібний м'яз спини);
- квадратні (квадратний м'яз підошви);
- дельтоподібні (дельтоподібний м'яз).

Колові м'язи (*mm. orbiculares*) – зазвичай оточують природні отвори тіла (ротівий, відхідниковий) і виконують функцію закриття – сфінктерів (*m. sphincter*). Їх підвидом є півколові м'язи, які мають більшу ширину, розділені швом

на дві симетричні половини та виконують функцію стискачів – (*m. constrictor*).

Форма м'язів визначає спосіб прикладання ними м'язової сили. Веретеноподібні м'язи здійснюють свою дію на кістки через свої кінці (сухожилки). Плоскі та колові м'язи діють всією своєю поверхнею.

II. Класифікація м'язів за анатомічною будовою м'язового черевця.

У більшості м'язів пучки м'язових волокон орієнтовані паралельно їх поздовжній осі, тому такі м'язи називають простими. Поряд з тим, у багатьох м'язів напрямок їх м'язових пучків не збігається з віссю м'яза і вони кріпляться під кутом до його сухожилків. Крім того, сухожилки можуть проникати в товщу м'язового черевця і формувати там сухожилкові перегородки (септи). Такі м'язи називають складними і поділяють на три групи:

1. Однопері (*m. unipennatus*) – сухожилкові прошарки відсутні, м'язові пучки лежать по одну сторону від сухожилка під кутом до нього (зовнішній косий черевний м'яз).

2. Двопері (*m. bipennatus*) – один із сухожилків проникає в глибину м'язу у вигляді сухожилкового дзеркала і м'язові пучки кріпляться до нього з двох сторін (трапецієподібний м'яз).

3. Багатопері (*m. multipennatus*) – кілька сухожилкових дзеркал проникає в черевце з обох кінців. М'язові пучки мають різну просторову направленість і кріпляться до дзеркал з різних боків. (жувальний м'яз).

Крім того, окремі плоскі видовжені м'язи можуть містити ряд поперечних, паралельно розташованих сухожилкових смужок (прямий черевний м'яз, напівостистий м'яз голови).

У скелетних м'язів розрізняють 2 поперечники:

- анатомічний поперечник – це площа перерізу м'язового черевця в ділянці найбільшого діаметру;

- фізіологічний поперечник – це площа перерізу всіх м'язових пучків.

У простих м'язів ці два поперечники майже збігаються, тому що всі м'язові пучки мають однакову направленість і проходять вздовж всього м'язу. Проте у перистих м'язів фізіологічний поперечник завжди є більшим анатомічного. Причина полягає у тому, що напрямок м'язових пучків не співпадає з поздовжньою віссю м'яза, а самі пучки мають різну довжину. Тому при будь-якому поперечному перерізі м'яза не всі пучки будуть перерізатися. І щоб це виправити, переріз повинен бути, або косим (в одноперих м'язів), або ламаним (в двоперих та багатоперих м'язів).

Завдяки такій структурі, перистий м'яз володіє більшою силою, проте розмах скорочення його коротких м'язових волокон буде менший, ніж у простого м'язу.

Тому перисті м'язи формуються в тих ділянках, де необхідна значна сила м'язових скорочень при порівняно невеликому розмаху рухів.

Прості м'язи, побудовані з довгих м'язових волокон, які при скороченні сильно коротшають (до 2 разів). У той же час силу вони розвивають меншу, ніж перисті м'язи, тому розташовуються у місцях де потрібна не стільки сила скільки розмах руху.

Відсутність чи наявність сухожилкових дзеркал в структурі м'язового черевця суттєво впливає на співвідношення між кількістю м'язової та сполучної тканини у ньому. Це відображається на функціональних властивостях м'язів та дозволяє розділити їх на три групи:

1. Динамічні м'язи – характеризуються мінімальною кількістю сполучної тканини в м'язовому черевці внаслідок відсутності у ньому сухожилкових перегородок (прості м'язи).

2. Статодинамічні м'язи – характеризуються зростанням в м'язовому черевці кількості сполучної тканини внаслідок наявності сухожилкових дзеркал. Тому до цього типу відносять перисті м'язи.

3. Статичні м'язи – мають мінімальну кількість м'язових волокон, або вони взагалі відсутні. Такі м'язи здатні виконувати лише статичну функцію, тому більше нагадують зв'язки (третій малогомілковий м'яз коня).

III. Класифікація м'язів за функцією.

Дана класифікація є найбільшою, оскільки в різних частинах тіла м'язи виконують найрізноманітніші завдання. За цим критерієм м'язи поділяють:

1. Згиначі (*mm. flexores*) – лежать у куті суглоба і тому зменшують його, зближуючи кінці кісток.

2. Розгиначі (*mm. extensores*) – проходять через верхівку суглоба і тому збільшують його кут, віддаляючи кінці кісток.

3. Відвідні (*mm. abductores*) – розташовані з латерального боку суглоба і відводять його та всю кінцівку від тулуба.

4. Привідні (*mm. adductores*) – розташовані з медіального боку суглоба і приводять його та всю кінцівку до тулуба.

5. Обертачі (*mm. rotatores*) – проходять по діагоналі через суглоб та обертають його та всю кінцівку назовні (супінатори, *mm. supinatores*) або в середину (пронатори, *mm. pronatores*).

6. Піднімачі (*mm. levatores*) – піднімають орган (губу, ребро).

7. Опускачі (*mm. depressores*) – опускають орган (губу, повіку).

8. Відтягувачі (*mm. retractores*) – відтягують орган в каудальному напрямку (очне яблуко, статевий член).

9. Стискачі (*mm. constrictores*) – зменшують об'єм внутрішніх органів (глотки, гортані).

10. Розширювачі (*mm. dilatatores*) – збільшують об'єм внутрішніх органів (глотки, гортані).

11. Закривачі (*mm. sphincteres*) – закривають отвори тіла та внутрішніх органів (ротий, відхідниковий, шлунковий).

12. Напружувачі (*mm. tensores*) – напружують окремі морфологічні структури (фасції, м'яке піднебіння, барабанну перетинку).

13. Фіксатори – напружують та укріплюють капсулу суглоба (суглобові м'язи плечового та кульшового суглобів).

14. Випрямляч (*m. erector spinae*) – розгинає хребетний стовбур.

15. Вдихачі (*mm. inspiratories*) – забезпечують процес вдиху шляхом збільшення об'єму грудної клітки.

16. Видихачі (*mm. expiratories*) – забезпечують процес видиху шляхом зменшення об'єму грудної клітки.

17. Жувальні (*mm. masseteres*) – забезпечують рухливість нижньої щелепи, що обумовлює процес жування.

18. Мімічні – об'єднують інші функціональні групи м'язів, які забезпечують рухливість шкіри губ, щік, носа, повік, а також вушної раковини та використовуються в поведінкових реакціях тварин для вираження емоцій.

IV. Класифікація м'язів за відношенням до суглобів.

Відповідно до свого призначення та розмірів м'язи можуть одночасно діяти на різну кількість суглобів. Тому м'язи поділяють на:

- односуглобові м'язи – забезпечують одну функцію (згинання, відведення, обертання чи іншу) для одного суглобу (підлопатковий м'яз, ліктьовий м'яз, дельтоподібний м'яз);

- двосуглобові м'язи – забезпечують функціонування двох суміжних суглобів (триголовий м'яз плеча, литковий м'яз);

- багатосуглобові м'язи – діють на три та більше суглобів (довгі м'язи хребта, довгі розгиначі та згиначі пальців).

Дво- та багатосуглобові м'язи для різних суглобів можуть одночасно виконувати різні функції. Так, триголовий м'яз плеча є згиначем для плечового суглобу та розгиначем для ліктьового суглобу.

Дію дво- та багатосуглобових м'язів на один зі суглобів вважають основною, а дію на інші суглоби – побічною.

М'язи рідко функціонують індивідуально. В основному вони діють групою. При цьому, м'язи, що здійснюють однаковий вплив на суглоб, називаються синергістами, а ті що діють в протилежних напрямках – антагоністами.

V. Класифікація м'язів за походженням.

За цим показником виділяють дві групи скелетних м'язів:

1. Соматичні м'язи – розвиваються з сомітів мезодерми та іннервуються спинномозковими нервами (м'язи тулуба, кінцівок, очного яблука, язика).
2. Вісцеральні м'язи – є похідними м'язів зябрового апарату та іннервуються черепномозковими нервами (м'язи голови та частина м'язів шиї).

VI. Класифікація м'язів за топографією:

- м'язи голови;
- м'язи шиї;
- м'язи хребта;
- м'язи грудних стінок;
- м'язи черевних стінок;
- м'язи кінцівок.

Загальні закономірності функціонування м'язів:

1. Сила скорочення м'язу зростає при:
 - збільшенні площі його прикріплення до кісток, фасцій чи інших м'язів;
 - збільшення кута прикріплення м'язу;
 - збільшення збудження м'язової тканини, в тому числі в результаті емоційного напруження.
2. Рухова активність забезпечується не лише роботою м'язів, але й дією інших сил, що виникають в організмі:
 - сила тяжіння;
 - сила пружності хрящів та кісток;
 - сила зчеплення;
 - сила тертя;
 - сила еластичності зв'язок.
3. Для забезпечення координованого руху, різні групи м'язів послідовно задіяні в процесі руху формуючи «кінематичний ланцюг».

8. Питання для самоконтролю

1. За якими параметрами класифікують скелетні м'язи?
2. На які групи поділяють скелетні м'язи відповідно до їх форми?
3. Як поділяють м'язи відповідно до кількості голівок?
4. Які форму можуть мати плоскі м'язи?
5. Що таке апоневроз?
6. Як поділяються м'язи за анатомічною будовою м'язового черевця?

7. Які поперечники виділяють в скелетного м'язу?
8. На які групи поділяють м'язи за функцією?
9. Як класифікують м'язи за відношенням до суглобів?
10. Як класифікують м'язи за походженням?
11. На які групи поділяють м'язи відповідно до їх топографії?

Лекція 11

ДОПОМІЖНІ ОРГАНИ М'ЯЗІВ. ФІЛОГЕНЕЗ ТА ОНТОГЕНЕЗ СКЕЛЕТНИХ М'ЯЗІВ

План:

1. Допоміжні органи м'язів.
2. Філогенез м'язів.
3. Онтогенез м'язів.
4. Питання для самоконтролю.

1. Допоміжні органи м'язів

Для полегшення роботи та підвищення ефективності м'язової системи існує кілька анатомічних структур, які розглядають, як допоміжні органи м'язів. Вони мають різну будову, розміри та призначення. До них належать:

- фасції;
- сумки;
- піхви;
- блоки;
- сезамоподібні кістки.

Фасції (*fasciae* – обгортки) – це розгалужена система сполучнотканинних пластинок, які вкривають окремі м'язи або групи м'язів і залежно від того мають різну товщину та міцність. Основу фасцій складають різнонаправлені пучки колагенових волокон, більшість з яких орієнтовані перпендикулярно до поздовжньої осі м'язу. З'єднуючись між собою, фасції формують еластичні футляри, сукупність яких розглядається як м'який сполучнотканинний (фіброзний) скелет, що покриває всі скелетні м'язи та кріпиться до кісткового скелету. Фасції виконують різноманітні функції:

- 1) ізолюють м'язи один від одного, чим забезпечують їх індивідуальне скорочення;
- 2) усувають взаємне тертя м'язів, які можуть скорочуватися в різних напрямках;

- 3) служать опорою для м'язу, посилюючи силу його скорочення;
- 4) зберігають напрямок скорочення м'язу, не дозволяючи йому зміщуватися;
- 5) скорочення м'язів в закритих футлярах викликає легкий всмоктуючий ефект, що стимулює крово- та лімфообіг;
- 6) інколи є місцями прикріплення м'язів;
- 7) запобігають зростанню м'язів між собою;
- 8) завдяки наявності значної кількості рецепторів, є складовою частиною пропріоцептивної чутливості організму;
- 9) підтримуючу функцію для внутрішніх органів – це властиво для глибокої фасції тулуба (жовтої фасції) особливо травоїдних тварин, які мають об'ємні та важкі органи черевної порожнини. Тому, для їх підтримки, фасція разом з м'язами формує еластичний корсет.

Між сусідніми фасціями залишаються щілиноподібні простори, величина яких залежить від щільності прилягання м'язів, які вони вкривають. Якщо останні розташовані рихло (підлопаткова ділянка), то міжфасціальні простори можуть бути значними і тому заповнюються відповідною кількістю пухкої сполучної тканини.

Великі та найбільш важливі фасції отримують власні назви.

Ступінь розвитку фасцій пов'язана з функціональним навантаження на м'язи та їх сухожилковістю. Тому найбільш виражені фасції виявляють на кінцівках, особливо в їх дистальних частинах, де проходять сухожилки довгих м'язів пальців. У цих ділянках фасції настільки потовщуються, що перетворюються у фіброзні піхви сухожилків.

Залежно від топографії фасції поділяють на:

1. Поверхневу або підшкірну фасцію (*fascia superficialis, s. subcutanea*) – формує зовнішній суцільний фасціальний покрив (чохол) для всіх скелетних м'язів, відділяючи їх від шкірного покриву. У багатьох місцях фасція поділяється на дві пластинки, між якими міститься тонкий шар підшкірних м'язів. Локалізація та ступінь розвитку останніх має значні видові особливості. Поверхнева фасція також часто містить жирові відкладення. Топографічно поверхневу фасцію поділяють на окремі частини: голови, шиї, тулуба, грудопоперекова, кінцівок.

2. Глибокі фасції (*fasciae profundae*) – розташовані під поверхневою фасцією та в деяких місцях з нею з'єднуються. Глибокі фасції кріпляться до кісток та вкривають окремі групи м'язів-синергістів, або окремі великі м'язи.

3. Спеціальні фасції (*fasciae propriae*) – огортають окремі м'язи.

Сумки (*bursae*) – це плоскі, заповнені рідиною мішечки, які розташовані в найбільш рухомих частинах тіла (суглоби) і в ділянках значних виступів кісток. Вони призначені для зменшення тертя між сусідніми органами. Розміри сумок є дуже варіабельними: від кількох міліметрів, які містять щілиноподібний просвіт до

кількох сантиметрів, велика порожнина яких може поділятися на ряд камер (багатокамерні сумки). За топографією сумки поділяють:

- підсухожилкові (*bursae subtendineae*);
- підм'язові (*bursae submusculares*);
- підзв'язкові (*bursae subligamentae*);
- підшкірні (*bursae subcutaneae*).

Стінка мішечка є досить товстою і сформована волокнистою сполучною тканиною. Внутрішня поверхня вистелена плоским епітелієм, що може бути гладким, або формувати складки, нитки чи ворсинки. Клітини епітелію продукують слиз, що заповнює порожнину сумки та виконує амортизаційну функцію. На основі цього, даний вид сумок називають «слизовими» (*bursae mucosae*).

За походженням сумки поділяють на:

- постійні (вроджені) – розвиваються під час пренатального онтогенезу, мають постійну локалізацію та добре кровопостачаються;
- не постійні (набуті) – формуються у процесі життя і, особливо, експлуатації тварин в результаті накладання різних видів збруї, яка викликає тертя. Найчастіше з цієї причини розвиваються підшкірні сумки, а їх найбільша кількість спостерігається у коней. Після усунення фактору, що викликав тертя, такі сумки можуть атрофуватися. Набуті сумки дрібного розміру часто не мають епітеліальної вистилки.

Порожнина частини сумок з'єднана з суглобовою порожниною та заповнена синовіальною рідиною. Такі сумки називаються «синовіальними» (*bursae synoviales*) і, фактично, є вип'ячуванням капсули за межі суглобу. Більшість з них розміщується в ділянці суглобів кінцівок (ліктьовий, зап'ястковий, колінний, заплесневий).

Піхви сухожилків (*vaginae tendinum*) – трубкоподібні структури, розташовані навколо м'язових сухожилків в ділянці дистальних суглобів кінцівок (зап'ясткового, заплесневого, пальцевих). Піхви побудовані з двох частин:

- фіброзної піхви – зовнішня частина;
- синовіальної піхви – внутрішня частина.

Фіброзна піхва сухожилка (*vagina fibrosa tendinea*) – це трубка, сформована потовщенням глибокої фасції в ділянці суглобу, яка одним боком фіксується до кістки (кісток) і, тим самим, запобігає зміщенню сухожилка при скороченні м'язу.

Синовіальна піхва сухожилка (*vagina synovialis tendinis*) – розташована в середині фіброзної піхви, заповнена синовіальною рідиною та, подібно до синовіальної сумки, усуває тертя м'язового сухожилка об кістку. Синовіальна піхва утворена двома листками, у порожнині між якими і накопичується синовіальна рідина:

- внутрішній (нутрощевий, вісцеральний) – охоплює безпосередньо сухожилок та зростається з ним;
 - зовнішній (пристінковий, парієтальний) – зростається з фіброзною піхвою.
- Місце переходу вісцерального листка в парієтальний має вигляд поздовжнього тяжа, що тягнеться вздовж піхви та називається брижею сухожилка – мезотендиній (*mesotendineum*). Через неї в сухожилок проникають судини та нерви.

М'язові блоки (*trochlea muscularis*) – це овально-округлі виступи, що містяться в ділянці епіфізів трубчастих кісток, слугують для змінити напрямку м'язової сили та мають борозну для м'язового сухожилка. Для зменшення тертя блоки вкриті гіаліновим хрящем та містять синовіальні сумки, або піхви. Найбільш виражені блоки розташовані на плечовій та стегновій кістках.

Сезамоподібні кістки (*ossa sesamoidea*) – розташовані на кінцівках в товщі сухожилків, або в середині стінки капсули суглобу. Вони збільшують кут, під яким сухожилок кріпиться до кістки, і завдяки цьому зростає сила тяги даного м'язу. До сезамоподібних кісток належать:

- надколінок;
- додаткова кістка зап'ястка;
- сезамоподібні кістки п'ястково (плеснево) - фалангових суглобів;
- сезамоподібні кістки міжфалангових дистальних суглобів.

2. Філогенез м'язів

Філогенетичний розвиток м'язової системи у хордових тварин проходить у тісному зв'язку з аналогічними процесами в скелеті та нервовій системі. Тобто розвиток цих структур проходить комплексно. При цьому, на філогенетичний розвиток м'язової системи найбільший вплив мали наступні фактори:

- зміна середовища існування (вода, наземне, підземне, повітряне);
- зміна способу пересування (плавання, повзання, ходіння, стрибання, біг, політ);
- зміна способу дихання (шкірно-зяброве-легеневе).

У ланцетника м'язова система тулуба представлена правим і лівим подовжніми м'язами. Вони розташовані по боках тіла та мають добре виражену метамерію (сегментацію), тобто розчленовані поперечним сполучнотканинними перегородками (міосептами) на короткі м'язові сегменти (міомери) “<”-подібної форми, в кількості біля 60. Така скелетно-м'язова система ланцетника не допускає прямолінійного і поступального руху, а підтримує лише ривкоподібний

(стрибкоподібний) рух.

Формування в скелеті риб окремих відділів (голови, тулуба, кінцівок) поєднується з формуванням окремих груп м'язів (голови, тулуба, хвоста, плавців). Самі поздовжні м'язи поділяються горизонтальною перегородкою на дорсальний та вентральний м'язи. Це сприяє зростанню загальної рухливості та урізноманітненню рухів риб.

Дорсальний м'яз, що лежить біля хребта, досягає сильного розвитку та структурного диференціювання – середні ділянки міомерів каудально вигинаються і закріплюються не на двох сусідніх скелетних сегментах, а на декількох і набувають ” ” форми. Так формується складчастість міомерів, зростає довжина і сила м'язових волокон, що забезпечує поступальний хвилеподібний рух тулуба та хвоста.

Вентральний м'яз, розташований на ребрах, підтримує поступальний рух та формує черевний прес. Диференціація м'язу є слабкою і проходить шляхом формування пучків м'язів з протилежним напрямком м'язових волокон (прямого та двох косих), але без їх розділення на пласти. Вентральний м'яз також діє на зяброві дуги.

Мускулатура плавців проста і представлена двома м'язовими масами:

- дорсальною – здійснює відведення і підняття плавця;
- вентральною – здійснює приведення та опускання плавця.

Від обох груп можуть виділятися окремі м'язові пучки, які забезпечують обертальні рухи плавця.

Вихід на сушу супроводжується зміною структури та функції органів пересування (плавців на ногоподібні кінцівки).

У земноводних дорсальний м'яз починає місцями втрачати чітку сегментацію, внаслідок злиття між собою кількох міомерів. На шиї біля голови відокремлюються самостійні м'язи.

У вентрального м'язу диференціація поглиблюється і він поділяється на пласти окремих м'язів:

- зовнішній косий м'яз живота;
- внутрішній косий м'яз живота;
- поперечний м'яз живота;
- прямий м'яз живота.

Прямі м'язи в ділянці шиї беруть участь у формуванні м'язів під'язикового скелету.

Мускулатура кінцівок слабо диференційована. Флексори, які розвиваються з вентральної м'язової маси і екстензори, які розвиваються з дорсальної м'язової маси, в загальному є окремими м'язовими групами.

У безхвостих амфібій (жаб) проходить спеціалізація мускулатури, що

пов'язано зі стрибками.

У рептилій дорсальний м'яз тулуба диференціюється на два поздовжні тяжі:

- медіальний (поперечно-остистий м'яз);
- латеральний (клубово-реберний м'яз).

Даний поділ відсутній лише в хвості де зберігається простота міомерії.

Вентральні м'язи, завдяки розвитку грудної клітки, набувають певної самостійності. Зовнішній косий і внутрішній косий м'язи живота, а інколи і поперечний м'яз розщеплюються на 2 шари: поверхневий та глибокий, які формують зовнішні та внутрішні міжреберні м'язи та поперечний грудний м'яз. Прямий м'яз живота кріпиться до грудини від якої відходять грудинно-підязикові м'язи.

Мускулатура кінцівок добре розвинена і диференційована на м'язи поясів і вільних кінцівок. Із вентральних м'язів грудної кінцівки найсильніше розвинений грудний. А в ділянці передпліччя та кисті флексори розвинені сильніше екстензорів.

У птахів дорсальний м'яз дуже ослаблений, що обумовлено значною консолидацією (аж до злиття) тулубових хребців. З м'язів грудної кінцівки найсильніше розвинені грудні м'язи.

М'язи вільної тазової кінцівки розвинені сильніше ніж вільної грудної кінцівки. Це особливо виражено у бігаючих птахів. Більша частина коротких м'язів пальців грудної кінцівки зникла, в зв'язку з редукцією самих пальців.

У ссавців поверхневі шари дорсального м'язу втрачають сегментарну організацію. Їх міотомі зливаються і утворюють окремі великі м'язи тулуба. Проте глибокі шари міотомів, які прилягають до кісток, далі залишаються розчленованими і утворюють численні дрібні м'язи.

У цілому, дорсальний м'яз також поділяється на 2 м'язових тяжі:

- латеральний;
- медіальний.

До латерального тяжу належать м'язи: найдовший, пластироподібний, крижово-хвостовий дорсальний латеральний, міжпоперечні, каудальний косий м'яз голови, клубово-реберний, латеральний прямий м'яз голови.

До медіального тяжу належать м'язи: напівостистий, багатороздільні, краніальний косий м'яз голови, остистий, дорсальний прямий м'яз голови, міжостисті, крижово-хвостовий дорсальний медіальний.

Диференціація дорсальних м'язів пов'язана з руховою потребою певних ділянок тіла та вираженістю структурних частин хребців. Тому найбільше відокремлених м'язів розташовано в ділянці шиї та початку грудного відділу. Найменше – в ділянці попереку. А в ділянці хвоста деяких дорсальних комплексів взагалі немає, через слабкий розвиток хвостових хребців.

Загальний план будови вентральних м'язів є подібним до рептилій. Деякі зміни пов'язані зі збільшенням поперекового відділу хребта та зменшенням кількості ребер. В загальному вентральні м'язи поділяють на три групи:

1. М'язи черевних стінок.
2. М'язи грудних стінок (здебільшого зберігають сегментацію).
3. Вентральні м'язи хребта.

До вентральних м'язів хребта належать: квадратний м'яз попереку, довгий м'яз шиї, довгий м'яз голови, вентральний прямий м'яз голови, хвостовий м'яз, крижово-хвостові вентральні м'язи. До вентральних м'язів також належить властивий лише ссавцям м'яз – діафрагма, що розділяє грудну та черевну порожнини.

Мускулатура кінцівок в загальному гомологічна мускулатурі плазунів. Основні відмінності пов'язані із перебудовою скелету поясів кінцівок. У ссавців з маніпуляторними грудними кінцівками (примати) добре диференційовані короткі м'язи кисті. М'язи тазових (штовхаючих) кінцівок розвинені сильніше ніж грудних (підтримуючих).

Лише у ссавців формується мускулатура губ та щік.

3. Онтогенез м'язів

У онтогенезі соматична м'язова система розвивається з міотомів мезодерми, а вісцеральна – з мезенхіми.

Спочатку міотом займає дорсомедіальний відділ соміту і має порожнину (міоцель). Розростаючись, міотом втрачає характер багаточислової утворення і перетворюється на масу сицитію, порожнина його зникає.

У процесі подальшого розвитку клітинна маса диференціюється в поперечно посмуговані скоротливі волокна. В результаті вся маса міотома розділяється на ділянки циліндричної форми, що складаються з м'язових волокон, які ще зберігають метамерне положення.

Міотом розростається в дорсальному і вентральному напрямках, які розділяються поздовжньою сполучнотканинною перетинкою, що в подальшому перетворюється у фасцію. З дорсальних частин міотомів надалі розвиваються глибокі, так звані власні, м'язи спини. А з вентральних частин міотомів походять глибокі м'язи грудей і мускулатура вентральної і бокових стінок живота.

Дуже рано, на стадії розділення сомітів на частини, міотом отримують зв'язок з нервовою системою. Кожному міотому відповідає певна ділянка нервової трубки – невромер, від якого до нього підходять нервові волокна майбутніх спинномозкових нервів. При цьому дорсальні м'язи отримують іннервацію від дорсальних гілок спинномозкових нервів, тоді як вентральна мускулатура іннервується вентральними гілками цих нервів.

Важливо відзначити, що кожен нерв прямує за м'язом в процесі його переміщення і формування. Прикладом може служити діафрагма, яка розвивається з п'ятого-шостого шийних міотомів та іннервується діафрагмальним нервом, що є гілкою шийного нервового сплетіння.

У наступні періоди розвитку мускулатури відбуваються складні зміни структури м'язів та їх переміщення. При цьому спостерігаються наступні процеси:

1. Відхилення від первинної подовжньої, краніо-каудальної орієнтації м'язових волокон (наприклад, косий і поперечний напрям м'язів черевних стінок).

2. Поздовжнє розщеплювання єдиної м'язової маси на окремі м'язи (м'язи хребта).

3. Розділення міотомів на окремі шари м'язів (зовнішні та внутрішні міжреберні м'язи).

4. Зрощення міотомів і утворення довгих м'язів (наприклад, прямий м'яз живота, який утворюється злиттям вентральних частин 6-7 міотомів).

5. Переміщення (міграція) окремих м'язів від місця їх первинної закладки (переміщення діафрагми).

6. У процесі формування деяких м'язів проходить часткове заміщення м'язових волокон сполучною тканиною, внаслідок чого утворюються апоневрози м'язів (наприклад, косі м'язи, поперечний м'яз живота і ін.).

Вісцеральні м'язи розвиваються за рахунок вентрального несегментованого відділу мезодерми в місці розташування зябрових дуг.

Із зачатку щелепних м'язів (першої зябрової (вісцеральної) дуги) розвиваються жувальні м'язи голови та деякі м'язи шиї (ключичнопотиличний м'яз, шийна частина трапецієподібного м'язу).

Із зачатку під'язикових м'язів (другої зябрової (вісцеральної) дуги) розвиваються всі м'язи мови та заднє черевце двочеревцевого м'язу (належить до жувальних м'язів).

Поряд з тим в ділянці голови є і соматичні м'язи, які розвиваються з міотомів головних сомітів. До них належать м'язи очного яблука. А з потиличних міотомів, що перемістилися краніально утворюються м'язи язика.

М'язи кінцівок розвиваються з м'язових бруньок 5-7 шийних та 1-2 грудних міотомів – для грудної кінцівки та 1-6 поперекових і 1-3 крижових міотомів – для тазової кінцівки. Іннервуються вони вентральними гілками відповідних нервів. Окремі бруньки м'язової тканини швидко втрачають обриси і по боках закладки кінцівки об'єднуються у два суцільні шари: латеральний та медіальний.

З цих шарів розвиваються окремі групи м'язів:

- з латерального: екстензори, абдуктори, супінатори;
- з медіального: флексори, аддуктори, пронатори.

Ріст м'язів в довжину відбувається в так званих «зонах росту», які

розташовуються в місцях переходу м'язового черевця в сухожилок і містять велику кількість ядер, а збільшення м'язів в товщину відбувається завдяки функціональному навантаженню, яке виконує даний м'яз.

М'язова тканина в онтогенезі збільшується двома шляхами:

- гіперплазії – збільшення кількості м'язових волокон в 4-5 разів;
- гіпертрофії – потовщення вже сформованих м'язових волокон у 20-25 разів.

4. Питання для самоконтролю.

1. Які органи м'язів належать до допоміжних?
2. Які функції виконують фасції?
3. Як поділяють фасції відповідно до їх топографії?
4. Як поділяють м'язові сумки відповідно до їх топографії?
5. Охарактеризуйте будову фіброзної та синовіальної піхви.
6. Охарактеризуйте морфо-функціональні особливості м'язових блоків та сезамоподібних кісток.
7. Вкажіть ключові моменти філогенезу скелетних м'язів включно до земноводних.
8. Вкажіть ключові моменти філогенезу скелетних м'язів починаючи з плазунів.
9. Які м'язи розвиваються з латерального м'язового тяжу?
10. Які м'язи розвиваються з медіального м'язового тяжу?
11. Як проходить розвиток скелетних м'язів в онтогенезі?

Лекція 12

БУДОВА І ФУНКЦІЇ ШКІРНОГО ПОКРИВУ, ЙОГО ФІЛОГЕНЕЗ ТА ОНТОГЕНЕЗ

План:

1. Поняття про шкірний покрив та морфо-функціональна характеристика шкіри.
2. Філогенез шкірного покриву.
3. Онтогенез шкірного покриву.
4. Питання для самоконтролю.

1. Поняття про шкірний покрив

та морфо-функціональна характеристика шкіри

Шкірний (загальний) покрив (*integumentum commune*) – це щільна, міцна

зовнішня оболонка тіла тварини, яка ізолює та захищає його від зовнішнього середовища. Завдяки цьому підтримується стабільність внутрішнього середовища організму.

Наука, що вивчає шкірний покрив називається дерматологією.

Шкірний покрив складається з двох основних складових:

- шкіри;
- похідних шкіри.

Шкіра (*cutis*) – складний орган (оболонка), що по краях природних отворів тіла (ротівий, носові, відхідниковий, очні, статеві) переходить у слизову оболонку. Шкіра виконує наступні функції:

1. Захисна функція філогенетично є найбільш давньою та різноплановою. Вона характеризується:

- а) формуванням фізичного бар'єру для механічних частинок, рідин, газів, мікроорганізмів та отрут;
- б) формуванням еластичної оболонки, що базується на механічних властивостях шкіри і виявляється у здатності витримувати розтягнення, стискання, зміщення, скручування;
- в) здатністю протистояти набряканню під дією атмосферної вологи;
- г) здатністю захищати органи, розташовані під шкірою, від висихання;
- д) здатністю захищати організм від надмірного впливу сонячних променів шляхом відкладання пігментів;
- е) вираженою електроопірністю (особливо її рогові похідні).

2. Видільна функція – полягає у екскреції води (до 27 %), солей, продуктів білкового обміну (сечовини). При цьому багато продуктів обміну виділяється через похідні шкіри (потові і сальні залози).

3. Терморегулююча функція – виявляється у взаємному поєднанні процесів утворення і віддачі тепла. Ступінь тепловіддачі залежить від:

- об'єму крові, циркулюючій в судинах шкіри;
- рівня випаровування води з поверхні шкіри;
- кількості жиру в підшкірній основі (у зв'язку з малою теплопровідністю жиру).

4. Дихальна функція – через клітини шкіри в кров проникає до 1% кисню, а у коней, при важкій роботі, цей показник може збільшуватися до 8%. У зворотному напрямку через шкіру з організму виділяється вуглекислий газ.

5. Рецепторна функція – пов'язана з наявністю великої кількості чутливих нервових закінчень екстерорецепторів, що дозволяють шкірі сприймати тактильні, механічні, больові, теплові, холодіві, світлові подразники. Завдяки цьому, шкіру вважають універсальним органом чуття.

6. Деponуюча функція – добре розвинені судини шкіри можуть накопичувати

значну кількість крові. У підшкірній основі накопичуються енергетичні речовини та вода у формі жиру.

7. Індикаторна функція – шкіра є індикатором фізіологічного стану тварини. У здорової тварини шкіра гладка, рівна з блискучим волосяним покривом. У хворої тварини – шкіра суха, шороховата, волосся тьмяне, ламке, скуйовджене. Шкіра також характеризує господарсько корисні якості тварин. У корів з високою молочною продуктивністю та верхових коней, товщина шкіри є меншою.

При схожій загальній будові шкіри у різних видів тварин, спостерігаються характерні видові особливості у її показниках (табл. 12).

Таблиця 12.

Числові характеристики шкіри
(за Техвером Ю. Т. з доповненнями).

Вид тварин	Загальна товщина, мм	Абсолютна маса, кг	Відносна маса, %	Поверхня, дм ²
Корова	3-5,6	20-40	6-7	120-380
Як	–	17,5	7,8	–
Кінь	1,5-2,6	8-20	1	105-340
Свиня	3-3,5	7-10	5,6-6	130-175
Вівця (без руна)	0,7-2	1,5-2,5	5-7,3	60-80
Кріль	–	–	18,1	90-230

На товщину шкіри впливають різні фактори:

- стать тварин – шкіра самців товстіша ніж самок;
- ділянка тіла – шкіра спини товстіша шкіри живота, шкіра латеральної поверхні кінцівок товстіша шкіри медіальної поверхні;
- сезон року – взимку товщина шкіри товстіша ніж влітку.

Товщина шкіри в різних ділянках тіла може відрізнятись у кілька разів (табл. 13). Більш товста шкіра спостерігається в травматично небезпечних ділянках.

Таблиця 13.

Товщина шкіри різних ділянок тіла коня (за Троїцьким, 1948).

Ділянка тіла	Товщина шкіри, мм

Круп	до 7,0
Поперек	4,5
Спина	3,5-4,0
Холка	3,0-3,5
Шия	2,5-3,0
Живіт	до 2,0
Внутрішня поверхня стегон	до 1,0 мм

Розташування тварин у напрямку до зростання товщини шкіри:
кріль→ собака→ ДРХ→ кінь→ свиня→ ВРХ

Морфологічно шкіра поділяється на три шари, які мають різну будову та походження:

- епідерміс;
- власне шкіра;
- підшкірна основа.

Епідерміс (*epidermis*) – це зовнішній шар шкіри, представлений багатошаровим плоским зроговілим епітелієм. Якнайповніше епідерміс представлений в місцях, не покритих волоссям, де він складається з п'яти шарів:

1. Основний шар (*stratum basale*) – містить повноцінні живі клітини стовпчастої чи кубічної форми. Вони постійно діляться та витісняють, попередньо утворені клітини на поверхню, де вони зазнають морфологічних змін. Між основними клітинами містяться пігментні клітини (меланоцити), які виробляють пігмент меланін та клітини Лангерганса, що належать імунній системі.

У окремих особин спостерігається повна відсутність пігменту в шкірі, волосся, райдужній оболонці ока. Таких тварин називають альбіносами. Цей ефект часто спостерігається у кролів.

2. Шипуватий шар (*stratum spinosum*) – внаслідок формування відростків, клітини набувають кубічно-багатокутної (шипуватої) форми. При цьому, вони продовжують ділитися.

Завдяки наявності клітин, здатних до мітозу, основний та шипуватий шари об'єднують у ростковий шар (*stratum germinativum*). Він забезпечує постійну регенерацію епідермісу, його очищення та усунення пошкоджень.

3. Зернистий шар (*stratum granulosum*) – представлений приплюснутими клітинами, які розташовані в 3-5 рядів. Особливістю клітин є наявність в цитоплазмі гранул білкової речовини – кератогіаліну.

4. Блискучий шар (*stratum lucidum*) – тонкий шар плоских клітин зі зруйнованими ядрами та органеллами. Цитоплазма наповнена кератиновими філаментами.

5. Роговий шар (*stratum corneum*) – представлений плоскими мертвими клітинами, заповненими кератином. Поверхнево розташовані клітини, мають вигляд тонких рогових лусочок, що поступово відшаровуються, формуючи лупу.

Отже, переміщення клітин епідермісу на поверхню, супроводжується їх загибеллю в результаті поступового зроговіння (кератинізації), що надає епідермісу щільності та міцності. Даний процес також забезпечує відновлення пошкодженого епідермісу та його очищення. Ступінь зроговіння залежить від навантаження на нього. Відповідно, в місцях, що зазнають значного тиску чи тертя, зроговіння буде більш вираженим та матиме вигляд мозолів (*callus*).

Зернистий і блискучий шари у свійських тварин відсутні на ділянках шкіри, покритих волоссям.

У свиней блискучий шар відсутній взагалі.

Епідерміс позбавлений власних кровоносних судин, що запобігає кровотечі при дрібних травмах (подряпинах) шкіри. Живлення епідермісу відбувається з боку власне шкіри. Поряд з тим, епідерміс добре іннервується.

У ділянках тіла, якими тварина опирається чи щось хапає, поверхня епідермісу містить гребінці (або дрібні валики – у приматів та людей). Це запобігає ковзанню при опорі чи захопленні предметів. У людей при цьому формується виключно індивідуальний малюнок поверхні епідермісу на м'якушах пальців, що використовується для їх ідентифікації (дактилоскопії). Подібні індивідуальні особливості характерні для епідермісу носогубного дзеркала великої рогатої худоби та носового дзеркала собаки.

Власне шкіра (*derma s. corium*) – це основний та найтовстіший шар шкіри, основу якого складає сполучна тканина двох типів (залежно від ділянки). Тому, на відміну від епідермісу, побудованого з клітин, тут основу формують волокна (багато колагенових і мало еластичних), що дозволяє поєднати міцність з пружністю та еластичністю.

Власне шкіра з'єднана з епідермісом базальною пластинкою і складається з двох шарів, які плавно переходять один в одного, оскільки між якими немає чітко вираженої межі:

1. Сосочковий шар (трофічний) – досить тонкий та ніжний, утворений пухкою сполучною тканиною. Він містить судинні та нервові сплетення, завдяки чому забезпечується живлення епідермісу. Візуально цей шар має вигляд сосочків, які занурюються в епідерміс, збільшуючи площу контакту та міцність з'єднання.

2. Сітчастий шар (механічний) – значно товстіший від попереднього і утворений щільною неоформленою сполучною тканиною. Товщина її численних колагенових волокон відрізняється в різних ділянках тіла, що впливає на механічні властивості шкіри. Сітчастий шар є місцем розташування потових та сальних залоз,

коренів волосся, гладких м'язів (піднімачів волосся), судин, нервів.

Підшкірний основа (*tela subcutanea*) – складається з пухкої сполучної тканини, що містить велику кількість кровоносних і лімфатичних судин. Вона накопичує поживні речовини у формі жиру, а тому є могутньою амортизаційною подушкою, яка захищає від ударів та струсів, а також служить термоізоляційним шаром, що підтримує постійність температури тіла тварини, захищаючи від переохолоджень.

Співвідношення між товщиною окремих шарів шкіри має видові особливості (табл. 14).

Таблиця 14.

Товщина шкіри та її шарів
(за Дюрст, 1936; Арзуманян, 1957)

Вид тварин	Товщина епідермісу, %	Товщина дерми, %	Товщина підшкірної основи, %
Велика рогата худоба (тагільської породи)	2,2	88,2	9,6
Кріль	2-3	70	27-28

2. Філогенез шкіри та залоз

У безхребетних шкірний покрив має повністю ектодермальне походження.

У ланцетника зовнішній покрив тіла сформований одним шаром циліндричного епітелію, що містить розсіяні секреторні та чутливі клітини.

У круглоротих (мінога) епідерміс багат шаровий, містить слизові залози, з'являється власне шкіра з колагеновими та еластичними волокнами.

Епідерміс хордових включно до земноводних не має рогового шару, проте у ланцетника, круглоротих та деяких амфібій (які більшість часу проводять на суші) епідерміс зовні вкритий шкірочкою (кутикулою).

У хрящових риб (акул) багат шаровий епідерміс ще додатково вкритий плакоїдною лускою (розвивається за принципом зубів з дентину і зверху покрита емаллю). Лусочки не накладаються одна на одну.

Основу наступних видів луски риб формують кісткоподібні пластинки.

Космоїдна луска – трапляється рідко, оскільки властива викопним двоциліндрним та кистеперим риbam, а також сучасному виду останніх – латимерії. Її лусочки ззовні покриті дентиноподібною речовиною – косміном і не накладаються одна на одну.

Ганоїдна луска – трапляється рідко (багатопер, осетрові). Її лусочки також не

накладаються одна на одну та вкриті косміном. Проте, ззовні вони вкриті ще кількома шарами іншої дентиноподібної речовини – ганоїном.

У костистих риб найчастіше трапляється лептоїдна (кісткова) луска, лусочки якої містять лише один шар кісткоподібної речовини, що робить їх напівпрозорими. При цьому, лусочки накладаються одна на одну у вигляді черепиці та містять річні кільця росту, що вказують на вік риби. Ця луска буває двох видів:

1. Циклоїдна (округла) – короп, лосось, форель.
2. Ктеноїдна (зубчаста) – окунь, камбала.

Луска вкриває майже все тіло у риб та рептилій.

Залишки луски зберігаються у птахів – на кінцівках та деяких диких ссавців – на хвості (бобер, пацюк), або вкривають все тіло (броненосець).

Починаючи з рептилій луска є роговою.

У епідермісі риб багато одноклітинних слизових залоз. Слиз, вкриваючи тіло, зменшує тертя об воду, а також захищає тіло від висихання при короткочасному перебуванні риби поза водним середовищем. У такі моменти кількість слизу на тілі риб зростає. У деяких риб є пігментні клітини. Для глибоководних риб характерна наявність фотофорів або органів свічення.

У земноводних шкіра є органом дихання, тому містить густу сітку кровоносних судин, та величезну кількість багатоклітинних слизових залоз, що запобігають висиханню шкіри. Також є отруйні залози та скупчення пігменту (для маскування). Починаючи із земноводних товщина дерми перевищує товщину епідермісу.

У рептилій внаслідок сильного (лусочкового) ороговіння багат шарового епідермісу, залози майже відсутні. Проте, окремі ділянки тіла містять спеціалізовані пахучі (ароматичні) залози. У деяких черепах вони розвинені на підборідді та по краях панцира, у крокодилів – на задній поверхні стегон і навколо клоаки, у ряду змій – поряд з отвором клоаки. Секрет цих залоз важливий для внутрішньовидових взаємовідносин.

Шкіра птахів вкрита пір'ям та не містить залоз. Проте над основою хвоста є велика видозмінена сальна (куприкова) залоза. Поблизу зовнішнього отвору вуха можуть розташовуватися сірчані залози. У дермі птахів та ссавців добре помітно поділ на два шари: сосочковий та сітчастий, а епідерміс залежно від ділянки тіла, утворений трьома, чотирма або п'ятьма шарами. Серед них з'являється і блискучий шар.

У ссавців шкіра потовщується. Її дерма містить волосся та багато залоз (потові, сальні, спеціальні), серед яких з'являються і нові – молочні (видозмінені потові). Епідерміс також продукує численні похідні структури: волосся, м'якуші, роги, рогові похідні пальців (кіготь, ніготь, копитце, копито), мозолі, дзьоб

(качконоса та єхидни). Епідерміс окремих ділянок містить блискучий шар. У підшкірній основі може відкладатися значна кількість жирової тканини.

3. Онтогенез шкіри

Розвиток шкіри відбувається з двох зародкових листків. Ектодерма є джерелом для формування епідермісу, а мезодерма є основою для формування власне шкіри та підшкірної основи. У зародковий та передплідний періоди шкірний покрив розвивається повільно. Першим утворюється епідерміс, представлений одним шаром клітин. У період відділення нервової пластинки (від ектодерми) епідерміс стає двошаровим, а в кінці передплідного періоду – багатшаровим. Протягом зародкового періоду з мезенхіми та дерматомів сомітів формується власне шкіра та підшкірна основа.

Паралельно з ектодерми розвиваються похідні шкіри, частина яких (волосся, залози) занурюється у власне шкіру. Формування шкірного покриву у плодів ВРХ в основному закінчується до 4 місяця, а у свиней ще раніше.

4. Питання для самоконтролю.

1. Що таке шкірний (загальний) покрив?
2. Які функції виконує шкіра?
3. Які фактори впливають на товщину шкіри?
4. На які шари поділяють шкіру?
5. З яких шарів складається епідерміс?
6. Як впливає наявність волоссяного покриву на структуру епідермісу?
7. Який шар епідермісу відсутній в свиней?
8. З яких шарів складається власне шкіра?
9. Охарактеризуйте підшкірну основу шкіри.
10. Охарактеризуйте ключові етапи філогенезу включно до земноводних.
11. Охарактеризуйте ключові етапи філогенезу починаючи з плазунів.
12. Як розвивається шкірний покрив в онтогенезі?

Лекція 13

ПОХІДНІ ШКІРНОГО ПОКРИВУ, ЇХ МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТА РОЗВИТОК

План:

1. Структура та види волосся.
2. Онтогенез волосся.
3. Залози шкіри.

4. Онтогенез молочної залози.
5. Рогові похідні шкіри.
6. Питання для самоконтролю.

До похідних шкірного покриву належать:

- волосся;
- залози;
- рогові утворення.

1. Структура та види волосся

Волосся (pili) – епідермальні утворення шкіри, що вкривають тіло тварини зовні і виконують захисну та терморегулюючу функції.

На густоту волосяного покриву тварин (табл. 15) впливають наступні фактори:

- видові особливості (табл.);
- ділянка тіла;
- сезон року – взимку густота волосся зростає (у ВРХ – у 1,5-2,0 рази).
- кліматичні умови – у теплому кліматі густота волосся є меншою ніж в холодному
- вид продуктивності – у корів молочно-мясного типу продуктивності густота волосся є більшою порівняно з тваринами молочного типу.

Таблиця 15.

Видові особливості густоти волосяного покриву
(за Троїцьким, 1968).

Вид тварин	Кількість волосин на площі 1 см ²
Кінь	700
ВРХ	2600
Вівці романівської породи	3000-4000
Вівці мериноси	до 8000

Волосяний покрив відсутній:

- носовому та носо-губному дзеркалі
- м'якушах стопи м'ясоїдних
- у місцях переходу шкіри в слизові оболонки

Кожна волосина складається з:

1. Стрижня (scapus pili) – виступає над шкірою.

2. Кореня (radix pili) – міститься у шкірі.

Корінь волосини починається волосяною цибулиною, у яку знизу заглиблюється багатий на судини сполучнотканинний сосочок (papilla pili), що забезпечує живлення та ріст волосини.

Корінь волосини оточений волосяним фолікулом, який сформований:

- волосяною сумкою (формується дермою)
- зовнішньою кореневою піхвою (формується епідермісом)
- внутрішньою кореневою піхвою (формується епідермісом)

До нижнього кінця фолікула кріпиться м'яз – піднімач волосини, який належить до гладких м'язів.

На розрізі волосина складається з трьох шарів:

1. Мозкова речовина або серцевина (medulla pili) – утворена великими клітинами в стадії зроговіння і містять м'який кератин і повітря.

2. Кіркова речовина (cortex pili) – найбільш товста, містить кілька рядів зроговілих клітин з кератином, пігментом і повітрям, які обумовлюють колір волосся.

3. Кутикула (cutikula pili) – один шар зроговілих клітин (лусочок), які накладаються одна на одну і створюють малюнок, що має видові особливості.

За будовою волосся поділяється на 3 типи: покривне, довге та чутливе.

Покривне волосся – є найчисленнішим і має кілька різновидів:

1. Шерстне – має різну довжину і товщину. У товстому волоссі є серцевина у тонкому – немає.

2. Щетинисте – товсте, має добре розвинену серцевину

3. Пухове – є у кіз, кролів. Не містить серцевини.

Довге волосся – порівняно товсте і зустрічається в окремих місцях тіла, формуючи:

- хвіст (cirrus caudae);
- гриву (juba);
- чуб (cirrus capitis);
- щітки (cirrus pedis);
- бороду козла (barba hirci).

3. Чутливе волосся (синуозне) – товсте, залягає глибше покривного, сильно іннервується, у волосяному фолікулі містить синуси заповнені кров'ю. Міститься, в основному, у шкірі голови: біля носа, рота, очей та на щоках.

Волосся може мати специфічний напрямок і формувати характерні потоки:

1. Конвергуючий потік з пунктом притягання – волосини верхівками сходяться в одному місці.

2. Дивергуючий потік з пунктом розходження – волосини в врізнобіч розходяться верхівками з певного місця. Якщо при цьому вони ще дещо

вигинаються в одну сторону по колу розходження, то формується вихор (vortex pilorum).

3. Конвергуючий лінійний потік – верхівки волосин сходяться з двох сторін вздовж лінії і формують волосяний валик.

4. Дивергуючий лінійний потік – верхівки волосин вздовж лінії розходяться на дві сторони і формують волосяну борозну.

Протягом життя у кожної тварини відбувається систематична зміна волосяного покриву (линька). У різних видів цей процес має суттєві особливості, проте, назагал, виділяють три його види:

1. Ювенальна линька – полягає у зміні тимчасового волосяного покриву, з яким тварина народилася, або який сформувався відразу після її народження на постійний (дефінітивний) волосяний покрив, властивий дорослим тваринам. Останній характеризується більшою щільністю, жорсткістю та кращими маскувальними властивостями.

2. Періодична (сезонна) линька – полягає у зміні волосяного покриву в певні періоди року. Здебільшого спостерігається весняна та осіння линька, що пов'язано з суттєвою зміною температурного режиму. У тварини, що впадають у зимову сплячку, линька відбувається в літній період.

3. Постійна (перманентна) линька – властива для великої рогатої худоби, свиней і відбувається відносно рівномірно протягом року.

4. Компенсаційна линька – це відновлення волосяного покриву на пошкоджених ділянках тіла, яка також відбувається незалежно від сезону року.

2. Онтогенез волосся

У певних місцях клітини базального шару епідермісу інтенсивно діляться і у вигляді тяжа занурюються під кутом у сполучну тканину дерми. Глибокий кінець закладки потовщується і формує волосяний фолікул, у нижній частині якого розвивається цибулина. З неї починає рости волосина.

Клітини периферичної частини фолікула утворюють зовнішню та внутрішню волосяні піхви, а клітини центральної частини руйнуються, утворюючи канал фолікула, по якому просувається корінь волосини.

Волокниста сполучна тканина дерми навколо піхов утворює волосяну сумку, а також вростає знизу в цибулину і формує волосяний сосочок. З навколишньої мезенхіми диференціюються судини сосочка та м'яз – піднімач волосини.

3. Залози шкіри

Шкірні залози (glandulae cutis) – є похідними шкірного епітелію (епідермісу) і поділяються на:

- потові;
- сальні;
- молочні;
- спеціальні.

Потові залози (*glandulae sudoriferae*) – прості трубчасті залози, секреторні відділи яких розташовані в сітчастому шарі дерми.

Секрет потових залоз – піт (*sudor*) – містить 98% вод і 2% щільного залишку з органічних і неорганічних речовин – це продукти білкового обміну (сечовина, сечова кислота, аміак та ін.), деякі солі (хлориди (NaCl), сульфати фосфати та ін.).

За розміщенням вивідних протоків розрізняють 2 види потових залоз:

1. Мерокринові – виділяючи секрет, клітини зберігають свою цілісність. Їх протоки відкриваються на поверхні шкіри. Вони типові для безволосих ділянок шкіри.

2. Апокринові – виділення секрету супроводжується руйнуванням апікальних відділів клітин. Їх вивідні протоки впадають у волосяні фолікули, дещо вище сальних залоз. Їх секрет містить багато білку і має різкий запах.

У коня, вівці, свині і кішки секреторний відділ залози утворює компактний клубок, тоді як у ВРХ, кіз, собак він лише звивистий.

Потових залоз немає у шкірі сосків вимені, між ратицями та в ділянці голівки статевого члена. Вони слабо розвинені у кози, кроля і гризунів, або взагалі відсутні у крота, єхидни, китоподібних.

На 1см² шкіри ВРХ міститься від 1000 (задні кінцівки) до 2500 (ділянка шиї) потових залоз. У овець їх середня кількість – 352/1см², а у свиней – 8-25 залоз.

Найбільше потових залоз міститься:

- у коня – в ділянці шиї, вентральній частині грудної і черевної стінок, паху. Піт містить багато білка (2-5 %);

- у свині – у вентральній ділянці грудної і черевної стінок, вушних раковинах, на медіальній поверхні передпліччя та гомілки;

- у собаки – у шкірі спини;

- у вівці – у ділянці відхідника, крайньої плоті, мошонки. Піт змішується зі шкірним салом утворюючи – жиропіт;

- у kota – зустрічаються лише навколо рота, біля відхідника та в м'якушах. У інших ділянках відсутні.

Сальні залози (*glandulae sebaceae*) – єдині залози ссавців, які є багат шаровими і секретують за голокриновим типом (секреторні клітини, виділяючи секрет, повністю руйнуються). Вони містяться у верхніх шарах дерми.

За будовою – це прості залози альвеолярного типу, що продукують шкірне сало (*sebum*), яке змазує волосся і поверхню шкіри, захищаючи від намокання, висихання та мікроорганізмів (за рахунок кислої реакції).

Кількість та розміри сальних залоз залежать від густоти волосяного покриву. Найбільші залози є у коня і собаки, а найменші у свині.

Сальні залози взагалі відсутні в шкірі сосків вимені, носового (носо-губного) дзеркала, риля і м'якушів кінцівок.

Залога складається із секретуючого відділу – ацинусу та з вивідної протоки і може бути нерозгалуженою, або моноацинозною (однодольковою) та розгалуженою або поліацинозною (багатодольковою). Остання властива вівцям.

Вивідні протоки сальних залоз відкриваються:

- в канал волосяного фолікула (волосяні сальні залози);
- на поверхню окремих ділянок шкіри (вільні сальні залози (тарсальні залози повік та залози препуція, анальної ділянки, соромітних губ, зовнішнього слухового проходу).

У коня в один волосяний фолікул в основному відкривається 2-6 сальних залоз, у овець – 1-3 залози.

Молочні залози (*glandulae lactiferae*) – спеціалізовані залози ссавців, які функціонують періодично і забезпечують годівлю новонароджених тварин. За будовою – це складні розгалужені альвеолярно-трубчаті залози з апокриновим та мерокриновим типом секреції в залежності від стадії лактації та виду тварин.

Молочні залози розташовані:

- у вигляді одної пари залоз на вентральній грудній стінці (слони, китоподібні, примати, людина);
- скупчення 2-6 залоз у паховій ділянці між стегнами (кобили, жуйні);
- 4-8-10 пар залоз вздовж вентральної грудної та черевної стінок (всеїдні, м'ясоїдні, гризуни) і навіть до 25 (в опосума).

Скупчення молочних залоз у вигляді єдиного компактного органу називається грудьми (*mammae*) – у слоних, китоподібних приматів та людей, або вименем (*uber*) – у кобил та жуйних.

Вим'я поділяється на тіло і соски та складається з:

- строми (шкіра, фасції);
- паренхіми (дольки різного розміру, що складаються з альвеол, які продукують молоко і протоків та каналів, які його відводять).

Кількість каналів у соску:

- корова, вівця, коза – 1;
- кобила – 2;
- свиня – 2-3;
- кішка – 4-6;
- собака – 6-12;
- кролиця – 10-15.

4. Онтогенез молочної залози

Молочні залози закладаються парами вздовж молочних ліній, які формуються шляхом розростання базального шару епідермісу. Завжди закладається кілька пар залоз (навіть у людей і слоних). З віком зайві залози редукуються.

Мезенхіма, яка інтенсивно розростається у закладці залози, формує випинання спочатку у формі лінзи, а потім колби. Паралельно проходить диференціація епітелію (епідермісу). Він заходить в глиб і вистеляє канал соска та його цистерну, навколо зачатків яких розростається судинне сплетення та жирові острівці.

У пренатальний період ріст молочних залоз відбувається повільно, в них немає альвеол і перед народженням вони мають вигляд невеликих сосків.

Після народження всі компоненти залози також ростуть повільно і лише з настанням статевої зрілості починають інтенсивно розвиватися. Сполучнотканинна строма росте інтенсивніше ніж залозиста паренхіма, інтенсивний ріст якої спостерігається лише у період вагітності.

У ранньому віці молочні залози у недорозвиненому стані є у обох статей, але протоки розвинені лише у самок. А з настанням статевої зрілості подальший розвиток молочних залоз в нормі також проходить лише у самок.

Спеціальні залози – є похідними інших видів залоз, що розташовані в певних ділянках тіла.

З потових залоз походять залози зовнішнього слухового проходу, які виділяють “вушну сірку”, залози носового (носо-губного) дзеркала, що продукують слиз, залози м’якушів тощо.

З потових залоз також походять пахучі залози, діяльність яких пов’язана зі статевою активністю. Вони розташовані в пахвинній ділянці, на сосках молочних залоз, навколо статевих губ.

З сальних залоз походять залози відхідника, крайньої плоті, статевих губ, повік.

5. Рогові похідні шкіри

Рогові утворення – це ділянки шкіри, в яких епідерміс утворює могутній роговий шар зі своєрідною крупчастою або листочковою структурою. До них належать:

- м’якуші;
- роги;
- пальцеві рогові органи.

М’якуші (*torus pulvinus*) – щільні, пружні ділянки шкірного покриву, що

розвиваються за рахунок підшкірного шару і містяться в опорних ділянках лапи. Епідерміс м'якуша сильно потовщений має багато потових залоз і нервових закінчень. Тому м'якуші є органами опори амортизації і тактильної чутливості.

М'якуші поділяються на: зап'ястковий (каштан у коня), заплесновий, п'ястковий, плесновий (шпора у коня), пальцевий.

Роги – порожнисті утворення, які розвинулися на рогових відростках лобових кісток тварин після їх народження і складаються з двох шарів:

- основи шкіри – приростає до окістя;
- епідермісу – продукує трубчастий ріг

У цільнорогих тварин (олені), ріг – це суцільне кісткове утворення, яке періодично відпадає.

На розі виділяють:

- корінь (basis cornu);
- тіло – (corpus cornu);
- верхівку (apex cornu).

Пальцеві рогові органи представлені:

- кігтем (unguicula);
- нігтем (unguis);
- копитом (ungula);
- ратицею (копитцем, ungula).

Копито – дистальна частина пальця однокопитних, яка разом з пальцевим м'якушем забезпечує опору об землю та амортизацію під час руху.

Анатомічно на копиті виділяють 4 ділянки: облямівка, вінець, стінка, підощва.

Підощва містить: м'якуш, білу лінію, стрілку, заворотні кути стінки, тіло підощви.

Кожна ділянка копита характеризується певними особливостями структури кожного зі шарів шкіри.

Епідерміс пальцевого органу сильно розвинений і формує рогову капсулу, форма і розміри якої залежать від функції пальця (ніготь, кіготь, ратиця, копито).

Основа шкіри (дерма) характеризується великими розмірами сосочків, які на краю стінки зливаються, утворюючи більші сосочки, гребені або листочки, які забезпечують міцне приєднання рогової капсули.

Підшкірна основа пальцевого органу міститься лише у ділянці облямівки та вінця – у місці переходу шкіри пальця у рогову капсулу.

Стінка рогової капсули копита утворена за рахунок нашарування трьох рогових шарів:

1. Зовнішнього – трубчастий ріг облямівки, що покриває рогову капсулу тонким блискучим шаром – глазур'ю.

2. Середнього – трубчастий ріг вінця.

3. Внутрішнього – листочковий ріг стінки.

Дном рогової капсули служить трубчастий ріг підшви.

Ратиці (копитця) ВРХ, ДРХ та свині за формою нагадують половину копита коня і мають подібну будову. Проте у них немає заворотних частин стінки і підшва слабше розвинена.

Кігті та нігті, в загальному, мають подібну структуру, як і інші рогові органи пальців. Проте облямівка замінена кігтевим валиком.

У філогенезі кіготь з'явився вже у амфібій. У рептилій та птахів він добре розвинений. У ссавців набув чотирьох вказаних форм пальцевих рогових органів.

6. Питання для самоконтролю.

1. Які структури належать до похідних шкірного покриву?
2. У яких ділянках тіла волосяний покрив відсутній?
3. З яких анатомічних частин складається волосина?
4. Які шари має волосина на розрізі?
5. На які типи поділяється волосся за будовою?
6. Як відбувається розвиток волосини?
7. Які є види шкірних залоз?
8. Охарактеризуйте морфо-функціональні особливості потових залоз.
9. У яких ділянках тіла потові залози відсутні?
10. Охарактеризуйте морфо-функціональні особливості сальних залоз.
11. У яких ділянках тіла сальні залози відсутні?
12. Чим представлена строма та паренхіма молочної залози?
13. Які структури належать до рогових похідних шкіри?
14. Охарактеризуйте будову мякушів та їх топографію?
15. Які анатомічні ділянки має копито?
16. З яких видів рогу сформоване копито?

Література.

1. Рудик, С. К., Криштофорова, Б. В., Павловський, Ю. П., Хомич, В. Т., & Левчук, В. С. (2001). *Анатомія свійських тварин: Підручник*. Аграрна освіта, Київ.
2. Ковтун, М. Ф., Микитюк, О. М., & Харченко, Л. П. (2002). *Порівняльна анатомія хребетних. Навчальний посібник. Частина 1*. ОВС, Харків.
3. Хомич, В. Т., Левчук, В. С., Горальський, Л. П., Ших, Ю. С., & Калиновська, І. Г. (2012). *Міжнародна ветеринарна анатомічна номенклатура. Навчальний посібник. Друге видання*. Полісся, Житомир.
4. Хомич, В. Т., Рудик, С. К., Левчук, В. С., Криштофорова, Б. В., Новак, В. П., & Костюк, В. К. (2003). *Морфологія сільськогосподарських тварин*. Вища освіта, Київ.
5. Климов, А. Ф. (1950). *Анатомия домашних животных. Том I*. Государственное издательство сельскохозяйственной литературы, Москва.
6. Жеденов, В. Н. (1958). *Общая анатомия домашних животных*. Советская наука, Москва.
7. Акаевский, А. И. (1975). *Анатомия домашних животных*. Колос, Москва.
8. Акаевский, А. И. (1984). *Анатомия домашних животных*. Колос, Москва.
9. Koch, T. (1970). *Lehrbuch der veterinär-anatomie. Band I. Bewegungsapparat*. VEB Gustav Fischer Verlag Jena, Jena.
10. König, H. E., & Liebich, H-G. (2007). *Veterinary anatomy of domestic mammals. Textbook and colour atlas*. Schattauer GmbH, Stuttgart.
11. Frandson, R. D. (1986). *Anatomy and physiology of farm Animals*. Lea & Febiger, Philadelphia.

Зміст

№ за п.	Теми лекцій	Сторінка
1	Поняття про анатомію. Об'єкти та методи анатомічних досліджень	3
2	Тканини та їх класифікація. Зародкові листки та їх диференціація	9
3	Апарату руху. Закономірності будови скелету	20
4	Структура кістки, як органа. Закономірності остеогенезу	26
5	Морфо-функціональна характеристика, філо- та онтогенез осьового скелету	37
6	Структура, філо- та онтогенез скелету кінцівок	43
7	Види та розвиток з'єднань кісток. Характеристика безперервних з'єднань	51
8	Переривчасті з'єднання кісток. Види класифікацій суглобів	56
9	Характеристика м'язової системи. Будова м'язу, як органа	64
10	Класифікація м'язів	72
11	Допоміжні органи м'язів. Філогенез та онтогенез скелетних м'язів	78
12	Будова і функції шкірного покриву, його філогенез та онтогенез	86
13	Похідні шкірного покриву, їх морфо-функціональна характеристика та розвиток	93

Підписано до друку 02 липня 2020 р.
Гарн. Times New Roman.
Формат 60х90 1/16. Папір офсетний