

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»
(нутрощі, система кроволімфообігу, кровотворні органи,
ендокринні залози, нервова система, аналізатори)**

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

Львів – 2022

УДК: 619:616-091(07)

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.

Кушнір В. І. – кандидат ветеринарних наук, завідувач сектору альтернативних методів досліджень лабораторії фармакології та токсикології ДНДКІ ветеринарних препаратів та кормових добавок.

Тибінка А. М. Конспект лекцій з дисципліни «Анатомія тварин» (нутрощі, система кроволімфообігу, кровотворні органи, ендокринні залози, нервова система, аналізатори). Навчальний посібник для здобувачів другого (магістерського) рівня вищої освіти, спеціальності 211 «Ветеринарна медицина». – Львів : ЛНУВМБ імені С. З. Гжицького, 2022. – 130 с.

Навчальний посібник містить конспекти лекцій з окремих розділів (нутрощі, система кроволімфообігу, кровотворні органи, ендокринні залози, нервова система, аналізатори) дисципліни «Анатомія тварин». Посібник призначений для здобувачів другого (магістерського) рівня вищої освіти, спеціальності 211 «Ветеринарна медицина». Кількість лекцій, їх тематика та послідовність відповідають робочій програмі дисципліни (Львів, 2021). У конспектах представлено різноплановий навчальний матеріал для кращого 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 № 6 від 17. 02. 2022 р.).

**ПОРОЖНИНИ ТІЛА, ТИПИ ВНУТРІШНІХ ОРГАНІВ.
МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА
АПАРАТУ ТРАВЛЕННЯ, ЙОГО ФІЛОГЕНЕЗ**

План:

1. Характеристика та типи внутрішніх органів.
2. Характеристика порожнин тіла.
3. Філогенез порожнин тіла.
4. Онтогенез порожнин тіла.
5. Загальна характеристика апарату травлення.
6. Філогенез апарату травлення.
7. Початкові стадії ембріогенезу органів травлення.
8. Питання для самоконтролю

1. Характеристика та типи внутрішніх органів

Внутрішні органи (нутрощі – *splanchna* (грец.) *s. viscera* (лат.) беруть участь в забезпеченні організму поживними речовинами і киснем, підтримують обмін речовин, виводять кінцеві продукти та забезпечують процес розмноження.

Залежно від будови, функції та походження нутрощі поділяють на 4 апарати:

- травлення;
- дихання;
- сечовиділення;
- розмноження.

У філогенезі першими сформувалися органи травлення, а з них диференціювалися інші органи.

Внутрішні органи являють собою систему незамкнених трубок, які сполучаються із зовнішнім середовищем своїми отворами:

1. Відокремленим вхідним та вихідним отворами – органи травлення.
2. Одним вихідним отвором – органи сечовиділення, органи розмноження самців.
3. Спільним вхідним та вихідним отворами – органи дихання, органи розмноження самок.

За будовою внутрішні органи поділяють на дві групи:

1. Паренхіматозні – легені, печінка, нирки, селезінка та інші.
2. Трубчасті (порожнисті) – трахея, шлунок, кишечник, сечовий міхур та інші.

Паренхіматозні органи побудовані з:

1. Строми – формує м'який механічний каркас органа та є джерелом його кровопостачання та іннервації. Строму формують: а) капсула органа; б) сполучнотканинні перегородки (трабекули), що розділяють орган на частки; в) внутрішньочасточкові сполучнотканинні прошарки.

2. Паренхіми – робоча частина органа, яка визначає його функціональне призначення. Вона представлена здебільшого специфічними епітеліальними клітинами та системою трубочок, каналців проток.

Стінка трубчастого органу сформована оболонками:

1. Слизовою з підслизовою основою.
2. М'язовою.
3. Серозною (або адвентицією).

Слизова оболонка покриває внутрішню поверхню органа та завжди зволожена або вкрита слизом (муцином), який захищає її від пошкодження.

Структура слизової оболонки:

- епітелій;
- власна пластинка;
- м'язова пластинка.

Наявність підслизової основи дозволяє слизовій оболонці зміщуватися та формувати складки.

М'язова оболонка забезпечує регуляцію посвіту трубчастих органів та просування і перемішування їх вмістимого. У більшості органів м'язова оболонка складається з двох шарів:

- подовжній (зовнішній) шар (*stratum longitudinale*);
- коловий (внутрішній) шар (*stratum circulare*).

Між обома шарами розташовуються судинна сітка та нервово сплетіння.

Серозна оболонка (*tunica serosa*) покриває ззовні органи, що розташовані у порожнинах тіла і полегшує тертя між ними. Її поверхня вистелена мезотелієм (одношаровим плоским епітелієм) і є гладкою та зволоженою.

Якщо орган розташований за межами порожнин тіла, тоді його зовнішньою оболонкою є адвентиція (*tunica adventitia*), яка не має епітеліального шару та з'єднує сусідні органи між собою.

2. Характеристика порожнин тіла

У тулубовій ділянці тіла ссавців є три анатомічних порожнини, у яких розташовані: серозні порожнини, нутрощі, серце з магістральними судинами, екстрамуральні нервові вузли та деякі ендокринні залози

- грудна;
- черевна;
- тазова.

Грудну порожнину не можна утотожнювати з грудною кліткою. Остання є більшою і включає і частину черевної порожнини.

У середині анатомічних порожнин тіла містяться серозні порожнини – це щілиноподібні замкнені простори, які розташовані між двома листками серозної оболонки – парієтальним (зовнішнім) і вісцеральним (внутрішнім) та заповнені серозною рідиною.

Парієтальний листок вистеляє з середини стіну тулуба (фасції), а вісцеральний листок – вкриває ззовні нутрощі. У місцях переходу парієтального листка у вісцеральний формуються похідні серозної оболонки.

За хімічним складом серозна рідина близька до плазми крові та служить для зменшення тертя між стінками серозних порожнин і органами, що в них розташовані (моторика шлунка, перистальтика кишечника, скорочення матки та інше).

В ділянці грудної порожнини серозна оболонка називається плеврою (pleura) і формує дві плевральних порожнини, а в ділянці черевної порожнини серозна оболонка називається очеревиною (*peritoneum*) і формує перитонеальну порожнину.

У ссамців перитонеальна порожнина замкнена та має вип'ячування в мошонку – піхвову порожнину.

У самиць перитонеальна порожнина відкрита і сполучається із зовнішнім середовищем через статеві провідні шляхи (черевний отвір маткової труби).

Внутрішні органи ніколи не заходять в порожнини серозних мішків. Вони під час росту лише вдавлюються у них на різну глибину, формуючи похідні серозної оболонки.

Похідні серозної оболонки:

- брижі;
- звязки;
- сальники;
- складки.

Брижі – це двохлисткові структури, які формуються у місцях переходу очеревини з черевної стінки (парієтальний листок) на орган (вісцеральний листок і які забезпечують фіксацію органу. Між листками брижі міститься сполучна та жирова тканина, судини, лімфатичні вузли, нерви.

Брижа забезпечує органу більшу рухливість. Остання зростає разом із довжиною брижі.

Очеревина, яка переходить з одного органа на інший, або на стінку тулуба утворює зв'язки та сальники.

Залежно від рівня занурення органа в очеревину, виділяють такі його положення:

1. Ретроперитонеальне (ектраперитонеальне) – орган вкритий очеревиною лише з одного боку (нирки).
2. Мезоперитонеальне – орган з трьох сторін вкритий очеревиною, а однією прилягає до черевної стінки (висхідне та низхідне положення ободової кишки).
3. Інтраперитонеальне – орган вкритий очеревиною зі всіх сторін (шлунок).

3. Філогенез порожнин тіла

Більшість безхребетних (гідра, медуза) мають тільки шлункову порожнину, а стінка тіла складається з двох шарів: ектодерми та ендодерми.

У плоских червів вперше з'являється середній шар – мезодерма, яка заповнює проміжок між кишкою та стінкою тіла. Такі організми називаються безпорожнинними (ацеломічними).

У круглих червів між стінкою тіла і травним трактом розвивається

первинна порожнина тіла (псевдоцель), яка ще не вистелена епітелієм. Тому ці організми називають первиннопорожнинними (псевдоцеломічними).

У вищих безхребетних замість первинної розвивається вторинна порожнина тіла – целом (coeloma), яка повністю вистелена епітелієм. Такі організми називаються вториннопорожнинними (целомічними). У кільчастих червів целом є сегментованим.

У більшості молюсків целом є слабо вираженим та має вигляд перикардіальної та статевих порожнин.

У більшості членистоногих зберігаються лише окремі незначні частини целому, які мають вигляд статевих порожнин, або пов'язані з видільною системою.

У ланцетника целом в певному розумінні також сегментований.

У целомі хребетних першою виникає перикардіальна порожнина, яка у риб розташовується найбільш краніально. У більшості дорослих хребетних ця порожнина повністю відокремлюється від основного целома.

У тетрапод дорсальніше перикардіальної порожнини розвиваються целомічні кишені для легень. У земноводних та більшості плазунів вони є частиною целома. У крокодилів, деяких ящірок і змій легеневі кишені відокремлюються та перетворюються в плевральні порожнини (*cava pleuralia*).

У птахів целомічна порожнина є найбільш диференційованою, що пов'язано з розвитком повітряних мішків.

У ссавців розвивається грудо-черевна перетинка (діафрагма), яка розділяє головну порожнину тіла на грудну і черевну порожнини. Також, в результаті розростання плевральних порожнин, вони змикаються під серцем формуючи середостіння (*mediastinum*) – простір між двома плевральними порожнинами.

4. Онтогенез порожнин тіла

У хребетних первинна порожнина утворюється на стадії гастрული та існує, як єдина порожнина, до утворення середнього зародкового листка – мезодерми.

Після розшарування мезодерми на зовнішній та внутрішній листки, формується головна вторинна порожнина тіла – целом, який на даному етапі є парним і поділяється на ліву та праву частини. Між ними розташовується кишкова трубка з її первинною порожниною.

Стінки обох целомічних порожнин також розділяються над кишковою трубкою та під нею при допомозі відповідно дорсальної (10) та вентральної (11) брижі (*mesenterium dorsale et ventrale*).

У результаті інтенсивного росту внутрішніх органів, вони втискаються у целом, змінюючи його форму та зменшуючи об'єм.

Першим у формі кишені в ділянці шиї починає відокремлюватися головний целом, в якому розвивається серце. Далі у грудному целомі формуються спочатку кишені, а потім порожнини для легень.

Грудна ділянка целома поступово відділяється від черевної при допомозі діафрагми, яка утворюється з двох частин: вентральної і дорсальної.

У черевній ділянці целому спостерігається редукція вентральної брижі і її перетворення у ряд вторинних структур: шлунково-печінкову зв'язку або малий

сальник (*omentum minus*); серпоподібну зв'язку печінки (*ligamentum falciforme hepatis*).

При цьому ліва та права ділянки цілому об'єднуються з вентрального боку і формується єдина перитонеальна порожнина.

5. Загальна характеристика апарату травлення

В загальному процес травлення можна розділити на 4 основних етапи:

- захоплення корму;
- механічна та хімічна його обробка;
- всмоктування поживних речовин;
- виділення неперетравлених залишків.

У функціональному плані окремі ділянки апарату травлення є неоднорідними. До основних функцій органів травлення належать:

1. Секреторна функція – забезпечується травними залозами, які виробляють спеціальні речовини (соки) та виділяють у просвіт окремих органів:

- слинні залози – слину;
- шлункові залози – шлунковий сік;
- кишкові залози – кишковий сік;
- підшлункова залоза – підшлунковий сік;
- печінка – жовч;
- слизові залози – слиз.

2. Моторна функція – реалізується при допомозі м'язів, що входять в склад органів травлення і полягає в захопленні корму, його подрібненні, перемішуванні та просуванні вздовж травного апарату.

3. Всмоктувальна функція – забезпечується слизовою оболонкою окремих відділів травної системи.

4. Інкреторна (внутрішньосекреторна) функція – полягає у секреції цілого ряду гормонів (гастрин, мотилін, секретин та ін.), які регулюють секреторну, моторну та всмоктувальну функції шлунка та кишечника.

5. Екскреторна (видільна) функція – полягає у тому, що слизова оболонка органів травлення, слинні залози, печінка, підшлункова залоза також виділяють у порожнину травного каналу продукти своєї життєдіяльності, які далі виводяться на зовні тіла.

Кровообіг трубочатих органів травлення здійснюється трьома взаємопов'язаними судинними сплетіннями:

- підсерозним;
- м'язовим;
- підслизовим.

Стінка травних трубкоподібних органів також містить три взаємопов'язаних нервових сплетіння:

- підсерозного;
- міжм'язового (ауербахівського);
- підслизового (мейснерівського).

Залежно від типу корму та способу його перетравлення тварини

характеризуються різними розмірами травного апарату. Показовою є його відносна довжина (довжина кишечника / довжина тіла тварини).

Довжина кишечника зростає пропорційно до зниження концентрованості (калорійності) корму: м'ясоїдні → всеїдні → трав'яїдні.

З розмірами тварини також пов'язаний об'єм шлунково-кишкового тракту.

Таблиця. Об'єм шлунково-кишкового тракту тварин.

| Тварина | Об'єм шлунково-кишкового тракту, л | Відносний об'єм, % до загального | | |
|--------------|------------------------------------|----------------------------------|-------------|--------------|
| | | Шлунок | Тонка кишка | Товста кишка |
| Корова | 200-300 | 71** | 18 | 11 |
| Кінь | 100-180 | 10 | 30 | 60 |
| Вівця (коза) | 25-32 | 65** | 23 | 12 |
| Свиня | 22-30 | 30 | 35 | 35 |
| Собака | 2-3 | 63 | 23 | 14 |
| Кішка | 0,4-0,6 | 66 | 18 | 16 |
| Кролик | 0,5-0,8 | 25 | 32 | 43 |

*Представлені величини отримані при помірному наповненні відділів шлунково-кишкового тракту водою.

**Сума чотирьох камер.

Апарат травлення умовно поділяють на 4 кишки:

1. Головну – ротова порожнина, глотка.
2. Передню стравохід, шлунок.
3. Середню – тонка кишка.
4. Задню – товста кишка.

6. Філогенез апарату травлення

У найпростіших одноклітинних спостерігається внутрішньоклітинне травлення. В середині їхньої клітини містяться спеціальні “травні вакуолі”, які функціонують за принципом маленьких шлуночків. Кількість таких структур є значною у інфузорій.

У губок структури аналогічні шлунку чи кишечнику відсутні. Вони втягують планктон у порожнину свого тіла через численні пори.

У кишквопорожнинних (гідри) стінка тіла складається з двох шарів (ектодерми і ендодерми) та має порожнину тіла, яку можна вважати примітивною шлунковою порожниною. У неї веде ротовий отвір – бластопор, який одночасно є і анусом.

У голкошкірих та вищих організмів бластопор перетворюється у анальний отвір, а ротовий отвір формується дещо пізніше в іншому місці травної системи: у голкошкірих – в центрі вентральної поверхні тіла, а у вищих організмів – в ділянці голови. Тому ці організми називаються вторинноротими.

У плоских червів травна система вже занурена у мезодерму. Ротовий та анальний отвори знову об'єднані в один. Виділяється глотка.

У круглих червів рот і анус розведені по різних кінцях тіла а кишечник має вигляд довгої трубки, формується примітивна глотка.

У кільчастих червів з появою целому, кишка відокремлюється від шкірно-м'язової оболонки. Навколо неї формується власний м'язовий шар і кишка набуває можливість формувати згини та петлі. Кишечник має два розширення – зоб та шлунок.

У членистоногих спостерігається складний ротовий апарат, який складається з парних гризучих чи сосучих структур.

У вищих комах кишечник є досить довгим та звивистим.

У моллюсків органи травлення представлені скребучим ротовим апаратом (радулою), стравоходом, шлунок звивистим кишечником, травними залозами.

У примітивних хордових (ланцетника) глотка широка і містить численні зяброві щілини. На її дні є борозна в якій затримуються часточки корму. Кишка має мішкоподібне печінкове вип'ячування.

Хрящові риби (акули) мають кілька рядів зубів, що за будовою є видозміненою плакоїдною лускою. Стінки глотки підтримуються п'ятьма зябровими хрящами. Формуються шкірні губи. На дні ротової порожнини є безм'язовий язик, який має вигляд складки слизової оболонки. Глотка веде безпосередньо в шлунок і стравохід майже відсутній. У тонку кишку впадають протоки підшлункової залози і жовчного міхура. В середині товстої кишки є спіральний клапан, що збільшує її площу. Кишечник впадає в клоаку.

У костистих риб можуть бути довгі загострені зуби. Кишечник звивистий і оточений жиром. Анус у більшості випадків відділений від отвору сечостатевої системи. У рослинноїдних риб (як і тварин) кишечник довший ніж у м'ясоїдних.

У земноводних спостерігаються дрібні однорідні зуби та м'язовий язик, рухливість якого забезпечується в основному м'язами під'язикового апарату (так само як і у рептилій та птахів). Язик жаб вкритий липким слизом і здатний викидатися на зовні. Шлунок у жаб вигнутий, розташований дещо поперек тіла, а в саламандр – подовгастий. Кишечник має петлі і впадає в клоаку.

У рептилій формується тверде піднебіння, що розділяє травну та дихальну системи. Зуби стають більшими, конічними, у крокодилів вкриті емаллю. У ящірок та крокодилів зуби мають однакову форму і тому називаються гомодонтними. Форма зубів рептилій не дозволяє пережовувати корм, а лише його відкушувати (черепahi), відривати (крокодили) або заковтувати цілим (змії). У змії є отруйні зуби. Язик у крокодилів та черепах короткий м'язистий, а в змії – довгий у вигляді вилки і дуже чутливий. Довгий звивистий кишечник має добре виражені ворсинки і впадає у клоаку. У окремих видів в задній частині кишки є дорсальний виступ – рудиментарна сліпа кишка.

Птахи характеризуються відсутністю зубів та наявністю дзьоба, який також не дозволяє пережовувати корм. Є мало смакових рецепторів, язик має різноманітну форму (зазубрений, роздвоєний і ін.) Глотка об'єднана з ротовою порожниною в ротоглотку. Довгий стравохід має розширення для накопичення корму – зоб (воло). У стравоході голубів спостерігаються перистальтичні

скорочення, що дозволяють їм пити воду опустивши голову нижче тулуба. Шлунок має два відділи: залозистий та м'язовий. У товстому кишечнику відсутня ободова кишка, проте є дві сліпих. Пряма кишка впадає в клоаку.

У ссавців травний апарат досягає найбільшого диференціювання. Виділяються добре розвинені шкірно-м'язові губи, які у деяких тварин (кінь) є дуже рухливими. Розвиваються застінні слинні залози. Зуби у водних ссавців (дельфіни, зубаті кити) конічні і всі однакові. Проте у більшості ссавців зубний апарат неоднорідний (гетеродонтний), обумовлений різним функціональним призначенням 4 видів зубів. В основному спостерігається два змінних набори зубів: молочні та постійні. У гризунів сильно розвинені різці, у хижаків – ікла, у трав'яїдних – кутні зуби. Язик ссавців має численні добре розвинені власні м'язи та є багатофункціональним органом. Стравохід довгий має вигляд м'якої трубки. Шлунок великий, розташований переважно поперек черевної порожнини. У жуйних тварин він багатокамерний. Кишечник довгий звивистий. Кожний його відділ (тонка і товста кишка) здебільшого складається з трьох кишок, які відрізняються структурно і функціонально. Закінчується кишечник відокремлено від інших систем.

7. Початкові стадії ембріогенезу органів травлення

Розвиток травної системи починається з формування первинної кишкової трубки (архентерону). Її закладка починається у формі гастрюцелю на стадії гастрюли. При цьому також утворюється первинний отвір кишкової трубки – гастропор. Проте він швидко заростає і кишкова трубка стає закритою з обох кінців.

У цей період стінка кишки сформована з середини ендодермою, а зовні – вісцеральним листком спланхнотом мезодерми. Між ними починає проростати мезенхіма. Середня ділянка первинної кишки має з'єднання з жовтковим мішком, яке спочатку є широким, а до кінця зародкового періоду зменшується до вузької жовткової протоки.

Від заднього сліпого кінця кишки відростає алантоїс (сечовий мішок). На передньому та задньому кінцях зародка проходить заглиблення ектодерми і формуються ротова та відхідникова (анальна) ямки, які з часом з'єднуються з відповідними кінцями первинної кишки, перетворюючи її із закритої у відкриту. Протягом наступних стадій розвитку проходить видовження кишки, ускладнення структури її стінки, диференціація на окремі відділи, розвиток похідних органів, зміна топографії окремих ділянок.

8. Питання для самоконтролю

1. На які апарати органів поділяються нутрощі?
2. З яких частин побудований паренхіматозний орган?
3. Які оболонки формують стінку трубчастого органа?
4. Що таке серозна порожнина?
5. Якими листками формується серозна порожнина?
6. Які структури належать до похідних серозної оболонки?
7. Охарактеризуйте ключові етапи філогенезу порожнин тіла.

8. Охарактеризуйте ключові моменти онтогенезу порожнин тіла.
9. Які функції виконує апарат травлення?
10. На які відділи (кишки) поділяють апарат травлення?
11. Охарактеризуйте ключові етапи філогенезу апарату травлення безхребетних тварин.
12. Охарактеризуйте ключові етапи філогенезу апарату травлення хребетних тварин.
13. Охарактеризуйте початкові стадії ембріогенезу апарату травлення.

Лекція 15

БУДОВА І ОНТОГЕНЕЗ ГОЛОВНОЇ ТА ПЕРЕДНЬОЇ КИШОК

План:

1. Морфо-функціональна характеристика органів головної кишки, їх онтогенез.
2. Морфо-функціональна характеристика органів передньої кишки, їх онтогенез.
3. Питання для самоконтролю.

1. Морфо-функціональна характеристика органів головної кишки, їх онтогенез

Головна кишка представлена :

1. Ротовою порожниною зі всіма її органами: губи, щоки, ясна, зуби, піднебіння, язик, слинні залози, мигдалики.
2. Глоткою.

Ротова порожнина (*cavum oris*) – початковий відділ апарату травлення, який сформований функціонально розмаїтими органами, а тому призначений для виконання різноманітних завдань, які в загальному об'єднані спільною метою.

Основні функції ротової порожнини:

- захоплення корму і води;
- подрібнення корму (пережовування);
- зволоження і ослизнення корму;
- аналіз корму на смак;
- формування кормової грудки;
- ферментація вуглеводів (амілазою);
- знезараження корму (лізоцимом);
- формування звуків.

Форма та розміри ротової порожнини в основному визначаються кістками черепа (верхньощелепною, нижньощелепною, різцевою) та пов'язаними з ними м'язами. Морфометричні та структурні показники самих кісток та м'язів у свою чергу обумовлені видом корму, способами його захоплення та обробки (м'ясоїдні, травоядні, всеїдні).

Ротова порожнина починається ротовою щілиною, розташованою між губами і закінчується зівом (*fauces*), розташованим між коренем язика та м'яким піднебінням.

Ротова порожнина поділяється на присінок – ділянку між губами або щоками і латеральною поверхнею зубів та власне ротову порожнину – ділянку розташовану між медіальними (язиковими) поверхнями зубів.

Формування ротової порожнини в ембріогенезі починається з того, що під лобовим горбом зародка, в якому розвивається головний мозок, утворюється заглиблення ектодерми. Воно спочатку має вигляд ротової ямки, яка продовжує заглиблюватися в напрямку до переднього кінця ембріональної кишкової трубки.

З часом вони доторкаються одна до одної і їх розділяє лише тонка глоткова перетинка, яка сформована спереду ектодермою, а ззаду – ендодермою. Далі перетинка розривається і на її місці розвивається м'яке піднебіння та піднебінно-глоткова дуга.

На ранньому етапі розвитку ротова ямка з боків обмежується парою верхньощелепних та парою нижньощелепних відростків, які утворюються в результаті розщеплення першої зябрової дуги і в подальшому дають початок верхній та нижній щелепам.

Дорсальну стінку первинної ротової порожнини формує носовий відросток, який згодом також ділиться на відростки: середній, два латеральних та два медіальних. Вони спільно обмежують дві нюхові ямки (плакоти).

Зростання медіальних носових відростків між собою, а латеральних носових відростків з верхньощелепними відростками призводить до розділення первинної ротової порожнини на власне ротову та носову. У дорсо-краніальній частині стінці ротової порожнини розвиваються різцеві кістки.

На краях первинного ротового отвору під час формування щік утворюється валик з епітеліальної тканини, розділений поздовжньою борозною надвоє. Із зовнішньої частини валика розвиваються губи, а з внутрішньої – ясна. Сама борозна поступово поглиблюється та розширюється і перетворюється на присінок рота.

Органи, що формують стінку ротової порожнини, або розташовані у ній, мають різне функціональне призначення і тому характеризуються як подібними, так і відмінними структурними ознаками. Спільним для всіх органів (крім зубів) є їх покриття слизовою оболонкою.

Її особливістю є відсутність м'язової пластинки, тому власна пластинка слизової переходить у підслизову основу, або кріпиться до сусідніх тканин.

М'язова оболонка ротової порожнини не є суцільною, а представлена окремими скелетними м'язами голови: губ, щік, язика, глотки.

М'язи формують вентральну стінку ротової порожнини. З внутрішнього боку вони вистелені слизовою оболонкою, а із зовнішнього – шкірою.

Губи (*labia*) – це шкірно-м'язові складки, які обмежують ротову щілину та виконують механічну (захоплення корму і води) та дотикову функції. У кутах рота верхня та нижня губа утворюють спайки

Основу губ формує коловий м'яз рота, який переплітається з іншими лицевими м'язами.

Зовні губи вкриті шкірою, а з середини слизовою оболонкою, що містить губні залози (складні слизисто-білкові) та вистелена багатошаровим плоским епітелієм. Губи є багатими на чутливі нервові закінчення, кількість яких особливо зростає навколо коренів чутливих волосин.

Залежно від способу приймання тваринами корму губи можуть бути або сильно рухомими (кінь, вівця) або мало рухомими (собака, корова, свиня).

Щоки (*buccae*) – це шкірно-м'язові складки, які формують бокові стінки ротової порожнини. З середини губи вистелені слизовою оболонкою з багатошаровим плоским епітелієм та пристінними слинними залозами, що за будовою належать до альвеолярно-трубчатих слизисто-білкових. Вони згруповані у формі скупчень чи горизонтальних рядів.

У жуйних слизова оболонка містить численні зроговілі сосочки довжиною до 1 см.

В основі щік залягають щічні м'язи та проходять інші мімічні м'язи. Ззовні щоки вкриті шкірою з волоссям, серед якого зустрічається і чутливе.

Ясна (*gingivae*) – слизова оболонка, яка покриває коміркові краї кісток навколо зубних коренів і є продовженням слизової оболонки щік. Ясна містять велику кількість судин та малу кількість нервових закінчень.

У жуйних в ділянці тіла різцевих кісток слизова оболонка ясен за рахунок ороговіння епітелію формує зубну пластинку.

Зуби (*dentes*) – це тверді утворення, що містяться в окремих луночках (альвеолах) кісток, формуючи зубні дуги (аркади). За походженням зуби є похідними шкірного покриву, а за своїм розвитком та будовою вони подібні до плакоїдної луски. Зуби є частиною жувального апарату, а також використовуються при захисті, нападі та формуванні звуків. Кількість, розміри, форма та будова зубів у ссавців різних родин суттєво відрізняється і визначається характером корму, способом травлення та життя тварини.

Анатомічно у зубі виділяють три частини:

1. Коронка – виступає над яснами у ротову порожнину
2. Шийка – проміжна частина між коронкою і коренем та прикрита яснами
3. Корінь – розташований під яснами у зубній лунці

За фізико-хімічними властивостями зуби подібні до кісток, вони не пов'язані з м'язами та нерухомо фіксуються до кісток спеціальним видом з'єднання – вклиненням (*gomphosis*).

Безпосереднє з'єднання кореня зуба зі стінкою кісткової комірки забезпечується періодонтом (*periodontium*). Він побудований зі сполучної тканини, основу якої складають колагенові волокна, що формують зв'язку зуба.

Зуби свійських ссавців є двозмінними (молочними та постійними), а за топографією і функціональним призначенням поділяються на 4 групи: різці, ікла, передкутні, кутні.

Різці (*dentes incisivi*) – за формою подібні до долота і забезпечують

розгризання корму, та відкушування від нього шматків.

Ікла (*dentes canini*) – мають конічну форму і у м'ясоїдних служать для проникнення у м'які тканини здобичі, її утримання та розривання. У травоядних ці зуби менші або відсутні.

Передкутні (*dentes premolares*) та кутні зуби (*dentes molares*) – характеризуються наявністю жувальних поверхонь і забезпечують подрібнення та перетирання корму.

За будовою зуб є неоднорідним і складається з кількох шарів. В середині коронки є порожнина зуба, яка переходить в корінь у формі каналу. Порожнина і корінь зуба заповнені пульпою, що забезпечує живлення зуба і складається з пухкої сполучної тканини, яка пронизана кровоносними судинами та нервами. У поверхневих шарах пульпи містяться клітини мезенхімного походження – одонтобласти та дентинобласти.

Основною речовиною зуба є дентин, який побудований з пучків колагенових волокон, клейкої речовини та просочений солями кальцію.

Дентин пронизаний дентиновими каналцями, в яких проходять відростки одонтобластів. Канальці забезпечують надходження у дентин поживних речовин з пульпи.

Емаль – найміцніша речовина організму, яка на 96-97% складається з мінеральних солей. Вона побудована зі склеєних емалевих призм. У короткокоронкових зубів емаль покриває дентин в ділянці коронки.

Цемент зуба є різновидом грубоволокнистої кісткової тканини. Він характеризується меншою міцністю порівняно з дентином та емаллю.

У короткокоронкових зубів цемент покриває дентин в ділянці кореня, а у довгокоронкових зубів цемент також покриває коронку поверх емалі.

Живлення цементу здійснюється через окістя зубної лунки. З окістя у цемент проникають цементні волокна, розташування і направленість яких забезпечує амортизаційну дію. Це дозволяє не вдавлюватися зубу у лунку під час тиску на його робочу поверхню.

Розвиток зуба починається з потовщення епітелію, який востає у сполучнотканинну основу (мезенхіму) ясна формуючи зубну пластинку. На її внутрішній поверхні розвиваються потовщення у формі ковпачка – зубні зачатки, які занурюючись у мезенхіму перетворюються в емалеві органи. Їх кількість відповідає кількості майбутніх зубів.

Емалевий орган складається з двох шарів епітелію (зовнішнього і внутрішнього) та пульпи, розташованої між ними. Клітини внутрішнього епітелію диференціюються в адомантобласти (амелобласти), що продукують емаль. При цьому кожна клітина спочатку продукує стовпчик м'якої речовини, з видовженням якого клітини вкорочуються та зникають. Стовпчики звапнуються, перетворюючись у призми, які склеюються та формують емаль.

Під емалевим органом з мезенхіми формується зубний сосочок. На його поверхні диференціюються одонтобласти, які в місцях контактів з адомантобластами продукують м'який предентин. У нього врастають відростки одонтобластів, перетворюючи його у твердий дентин та утворюючи його дентинні канали.

Формування зубного цементу проходить пізніше емалі. Навколо основи зубного сосочка формується зубний мішечок, у якому виділяють два шари: внутрішній (пухкий) та зовнішній (щільний). У внутрішньому шарі з клітин мезенхіми диференціюються цементобласти, що продукують цемент. Зовнішній шар перетворюються у зубну зв'язку (періодонт).

Язик (*lingua, s. glossa*) – м'язовий орган, який служить для захоплення, перемішування, просування корму, його смакового аналізу та частково для формування звуків. Зверху язик вкритий слизовою оболонкою з багатощаровим плоским епітелієм та складними альвеолярними та альвеолярно-трубчастими залозами, що виробляють серозно-слизистий секрет.

Слизова оболонка спинки язика містить численні сосочки, що надають їй оксамитового вигляду та поділяються на дві групи: механічні та смакові. Основу сосочків складає виступ основної пластинки слизової оболонки, епітелій якого є ороговіваючим чи неороговіваючим.

Механічні сосочки виконують функцію дотику і сприяють утриманню та злизуванню корму. Вони поділяються на ниткоподібні та конічні сосочки. У корови та kota вони зроговілі. Ниткоподібні сосочки є найчисленнішими, розташовані на тілі та верхівці язика. Конічні сосочки локалізуються на корені язика, у коня відсутні.

Смакові сосочки являють собою складки слизової оболонки, які відрізняються формою, розмірами, кількістю смакових цибулин та поділяються на три групи:

- А) грибоподібні сосочки – розташовані на тілі та верхівці язика поміж ниткоподібними сосочками. Вони мають потовщену верхівку та звужену основу.
- Б) валикоподібні сосочки – мають округло-овальну форму та розташовані на корені язика. Вони залягають в глибині слизової оболонки і не піднімаються над її поверхнею. Сосочки обмежені валиками, які відділені від сосочка борозною. На її дні відкриваються протоки смакових залоз, секрет яких розчиняє частинки корму, підсилюючи можливості її смакового аналізу.
- В) листкоподібні сосочки – розташовані по боках кореня язика, мають овальну форму, найбільший розмір (у коня 1,5-2 см) та містять найбільшу кількість смакових цибулин. Морфологічно вони представлені паралельними складками слизової оболонки подібно до листків книжки. У корови ці сосочки відсутні.

Епітелій бокових поверхонь сосочків містить смакові цибулини, які побудовані зі смакових (сенсоепітеліальних) та опорних клітин, що мають видовжену форму і щільно прилягають одна до одної.

Смакові цибулини відкриваються на поверхні епітелію смаковою порою, яка веде у смакову ямку цибулини. У кожному цибулину входить 50-60 нервових закінчень.

М'язи язика сформовані поперечно посмугованою м'язовою тканиною і поділяються на дві групи. Одна представлена власним м'язом язика, волокна

якого йдуть у трьох взаємно перпендикулярних напрямках (поздовж, поперек та по вертикалі).

Другу групу формують скелетні м'язи, які починаються на кістках черепа (під'язиковій, нижній щелепі) та закінчуються у товщині язика.

Язик починає розвиватися з непарного зачатка, який закладається в ділянці другої та третьої зябрових дуг. Пізніше формується ще пара валиків, які лежать з боків та спереду від під'язикової дуги. Між валиками міститься закладка щитоподібної залози. З часом всі зачатки язика об'єднуються в один. При цьому непарний зачаток дає початок кореню язика, а парні – формують його тіло.

Залози ротової порожнини (*glandulae oris*) – топографічно поділяються на дві групи:

1. Пристінні:

- губні;
- щічні;
- язикові;
- піднебінні.

2. Застінні:

- привушні;
- піднижньощелепні;
- під'язикові.

Слинні залози (*glandulae salivales*) – виробляють секрет (слину), яка виконує ряд функцій:

1. Формує кормову грудку (шляхом зволоження корму).
2. Початкова ферментація корму (ферментами амілаза, мальтаза та ін.).
3. Захисну (лізоцим (мурамідаза) та імуноглобуліни володіють бактерицидною дією; муцин нейтралізує кислоти та луги; рідина захищає слизову оболочку від перевисихання).
4. Трофічну (слина є джерелом кальцію, фосфору та цинку для розвитку зуба).
5. Видільну (через слину виводяться продукти обміну (сечовина, сечова кислота, ліки, алкоголь)).
6. Регуляторну (слина містить біологічно активні речовини, що стимулюють ріст епітелію, секрецію залоз шлунка та інше).

Застінні залози зовні вкриті капсулою зі щільної сполучної тканини, від якої відходять трабекули, що формують строму залози і ділять її на частки. Паренхіма залози побудована з секреторних кінцевих відділів та вивідних проток.

Кінцеві відділи представлені секреторними клітинами, які лежать одним шаром на базальній мембрані. Зверху вони вкриті міоепітеліальними клітинами, які утворюють другий шар. Їх скоротливі елементи (міофіламенти) сприяють виведенню секрету.

Секрет залоз може бути слизистим, серозним (білковим) або змішаним (слизисто-серозним). Секреторні клітини, що виробляють серозний секрет називають сероцитами, а клітини, які виділяють слизистий секрет – мукоцитами.

Вивідні протоки залози формують систему розгалужених трубок, які поділяються на внутрішньо часточкові (вставні та посмуговані), міжчасточкові (проходять у трабекулах) та загальну вивідну протоку. Кінцеві відділи залози, які об'єднані спільною вивідною протокою формують ацинус.

Виділення секрету слинні залози здійснюють за мерокриновим типом. Паренхіма залози розвивається з ектодерми, а строма – з мезенхіми.

Привушна слинна залоза (*glandula parotis*) – розташована вентральніше зовнішнього слухового проходу між гілкою нижньої щелепи та атлантом. За будовою належить до альвеолярних, виділяє серозний (білковий секрет). Загальна вивідна протока (стенонова) відкривається у ротову порожнину на рівні верхніх кутніх зубів.

Піднижньощелепна слинна залоза (*glandula submandibularis*) – розташована у міжщелепному просторі в ділянці кута нижньої щелепи. За будовою є альвеолярно-трубчастою та виділяє змішаний серозно-слизистий секрет. При цьому альвеолярні відділи залози виробляють серозний секрет, трубчаті відділи – слизистий секрет, а альвеолярно-трубчаті – змішаний. Загальна вивідна протока (вартонова) відкривається у ротову порожнину на під'язиковій бородавці.

Підязикова слинна залоза (*glandula sublingualis*) – лежить у слизовій оболонці дна ротової порожнини збоку від кореня язика. Вона не має загальної капсули і поділяються на дві частини: а) багатопротокову (краніальну), яка виділяє слизистий секрет і за будовою є трубчастою. Її численні протоки (рівнієві) відкриваються бічній частині дна ротової порожнини; б) однопротокову (каудальну) – має трубчато-альвеолярну будову та виділяє змішаний слизисто-серозний секрет. Єдина протока залози (бартолінова) відкривається на під'язиковій бородавці.

Кількість слини, що виділяється слини ми залозами залежить від виду тварин та корму, який вони споживають.

Таблиця. Кількість слини, що виділяється всіма залозами.

| Вид тварин | Кількість слини, літрів/добу |
|------------|------------------------------|
| Корова | 50 – 70 |
| Кінь | 40 – 50 |
| Свиня | 10 – 15 |
| Вівця | 7 – 14 |
| Собака | 0,6 – 1,2 |
| Кролик | 0,04 – 0,08 |

Тверде піднебіння (*palatum durum*) – формує склепіння ротової порожнини і в своїй основі містить кістки черепа (різцеві, верхньощелепні, піднебінні). Його

слизова оболонка вкрита багатошаровим плоским епітелієм та формує поперечні піднебінні валики, які посередині розділені поздовжнім піднебінним швом.

У рostrальній частині піднебінного шва позаду різців виступає різцевий сосочок, по боках якого відкриваються дві різцеві протоки. Вони сполучають ротову та носову порожнини.

У каудальній частині піднебіння жуйних валики відсутні, що сприяє легшому відригуванню корму під час жуйки. У слизовій оболонці залягає густе венозне сплетіння, яке забезпечує обігрів корму.

М'яке піднебіння (*palatum molle*) або піднебінна завіска (*velum palatinum*) – є каудальним продовженням твердого піднебіння, яке бере участь у процесі ковтання. Задній вільний кінець м'якого піднебіння називається піднебінною дугою та формує вихід з ротової порожнини в глотку (зів).

М'яке піднебіння представлене двома шарами слизової оболонки, між якими містяться м'язи. Вентральний шар слизової оболонки з боку зіва містить залози та вкритий багатошаровим плоским епітелієм. Дорсальний шар слизової оболонки з боку хоан також містить залози та вкритий миготливим епітелієм. М'язи м'якого піднебіння забезпечують в основному його напруження та підняття.

У собак, свиней та худоби м'яке піднебіння коротке, що дозволяє їм вільно дихати ротом. У коней навпаки піднебіння довге, заходить під надгортанник і досить щільно закриває зів. Тому у них дихання ротом є значно утруднене.

Глотка (*pharynx*) – порожнистий орган конічної форми, у якому перехрещуються дві системи: травна і дихальна. Тому глотку поділяють на дві основні частини: ротову (ротоглотку) та носову (носоглотку). Розділяють ці частини піднебінна дуга та піднебінно-глоткові дуги.

Зі сторони порожнини глотка вкрита слизовою оболонкою, яка містить слизові глоткові залози та складається лише з двох шарів: 1) епітеліального; 2) основної пластинки. Відповідно м'язова пластинка та підслизова основа відсутні. В ділянці ротоглотки епітелій є багатошаровим плоским, а в ділянці носоглотки – миготливим.

Основу глотки складають поперечно посмуговані м'язи, які функціонально поділяють на дві групи: стискачі глотки та її розширювачі. Зовні глотка вкрита фасціями та пухкою сполучною тканиною, що з'єднує її із суміжними органами.

У глотку веде 3 отвори:

- дві хоани;
- зів.

З глотки виходить 4 отвори:

- в стравохід;
- в гортань;
- два отвори у слухові труби.

У товщі м'якого піднебіння, язика та глотки залягають мигдалики (*tonsillae*) – це скупчення лімфоїдної тканини у вигляді численних лімфатичних

фолікулів. Усі мигдалики спільно формують лімфоепітеліальне глоткове кільце, що виконує захисну функцію.

Виділяють наступні мигдалики:

- парні піднебінні – на межі м'якого піднебіння та кореня язика;
- непарний піднебінний – під слизовою оболонкою м'якого піднебіння;
- непарний язиковий – на корені язика;
- парний трубний – у медіальних стінках слухових труб глотки;
- непарний глотковий – між отворами слухових труб глотки.

Таблиця. Видові особливості наявності та розвитку окремих мигдаликів.

| Вид тварин | Язиковий мигдалик | Парний піднебінний мигдалик | Непарний глотковий мигдалик | Парний трубний мигдалик | Непарний піднебінний мигдалик |
|------------|-------------------|-----------------------------|-----------------------------|-------------------------|-------------------------------|
| Бик | ++ | +++ | +++ | + | + |
| Вівця | ± | +++ | +++ | + | + |
| Коза | ± | +++ | +++ | + | + |
| Свиня | ++ | – | ++ | + | +++ |
| Кінь | ++ | +++ | + | ± | ++ |
| Собака | ± | +++ | ++ | – | – |
| Кіт | ± | +++ | ++ | – | – |
| Кролик | – | +++ | – | – | – |
| Пацюк | – | – | – | – | – |
| Голуб | – | – | + | – | – |

2. Морфо-функціональна характеристика органів передньої кишки, їх онтогенез

Стравохід (*oesophagus*) – трубкоподібний орган, який забезпечує переміщення кормової грудки з ротоглотки у шлунок. Топографічно стравохід поділяють на 3 частини: шийну, грудну та черевну.

На початку та в кінці стравоходу він проходить над трахеєю, а в середній частині опускається на її лівий бік.

У результаті цього в цій ділянці стравохід формує петлю, яка розрівнюється при рухах шиї. У цій петлі жуйних можуть застрягати великі шматки корму (яблуко, буряк).

У жуйних та свині стравохід при входженні у шлунок лійкоподібно розширюється. Жуйним це полегшує процес відрижки.

Стінка стравоходу має типову для трубчатого органу будову.

Слизова оболонка має білуватий колір і вистелена багатошаровим плоским епітелієм, який може частково зроговівати у тварин, що споживають грубі корми

(жуйні, кінь).

Наявність м'язової пластинки обумовлює формування поздовжніх складок слизової оболонки, які розрівнюються при проходженні великої кормової грудки.

У підслизовій основі залягають складні трубчато-альвеолярні здебільшого слизові залози, що відкриваються на поверхні епітелію. У собаки залози розташовані по всій довжині стравоходу, у свині – майже по всій, у корови та коня – лише у початкових ділянках.

М'язова оболонка починається окремими м'язовими тяжами: на глотковому шві (двома), на черпакуватому хрящі та на перснеподібному хрящі гортані. Тому у початковій ділянці стравоходу проходження м'язових волокон є досить складним і формує до 4 шарів. Проте у більшій частині стравоходу є два шари м'язів: зовнішній – поздовжній і внутрішній – коловий.

У тварин, для яких характерними є відрижка чи блювання (жуйні, собака) м'язові волокна цілого стравоходу в основному є посмугованими. А у тварин, для яких вказані якості не є характерними (кінь свиня) посмуговані м'язові волокна відмічаються лише на початку стравоходу і пов'язані з процесом ковтання, а решта м'язової оболонки сформована гладкими волокнами.

У шийній ділянці стравохід зовні вкритий адвентицією, а в шийній та грудній ділянках – серозною оболонкою.

Шлунок (*gaster, s ventriculus*) – порожнистий орган, який утворюється в результаті мішкоподібного розширення травної трубки. Функціональне призначення шлунка:

- місце накопичення корму;
- перемішування корму, перетворення його у кашоподібну масу (хімус) та переміщення у кишку;
- перетравлення корму (здебільшого білків) при допомозі ферментів (пепсинів);
- знезараження корму соляною кислотою;
- виділення гормонів та біологічно активних речовин (гастрин, бомбезин, серотонін);

За будовою шлунки поділяються на дві групи:

- однокамерні (собака, кішка, свиня, кінь);
- багатокамерні (жуйні).

Початкова (ліва) частина однокамерного шлунка, у яку впадає стравохід, називається кардіальною. Кінцева (права) частина, з якої починається кишка, називається пілоричною. Середня частина (збоку великої кривини) називається дном шлунка.

Стінка шлунка характеризується типовою для порожнистого органа структурою.

Слизова оболонка шлунка формує численні складки, які розрівнюються при його наповненні та вистелена одношаровим циліндричним залозистим епітелієм.

У результаті занурення епітелію у основну пластинку слизової оболонки формуються шлункові ямки. Вони є найбільше вираженими в ділянці дна.

На дні шлункових ямок відкриваються вивідні протоки шлункових залоз, основні частини яких розташовані у власній пластинці слизової оболонки. Їх секрет забезпечує перетравлення корму. За будовою – це прості трубчасті залози, у яких виділяють шийку, тіло та дно.

Епітеліальний шар всієї поверхні слизової оболонки шлунка також містить слизові залози, секрет яких не має травних ферментів, а виконує лише функцію захисну від механічних пошкоджень та руйнівної дії шлункового соку (від самоперетравлення).

Шлункові залози у різних відділах залозистої частини слизової оболонки відрізняються структурно та функціонально чим обумовлюють її розмежування на окремі ділянки (поля):

- А) ділянка кардіальних залоз – залози мають довгі вивідні протоки та широкі сильно звивисті секретуючі відділи.
- Б) ділянка донних (власних) залоз – залози є слабо розгалужені. В одну шлункову ямку відкривається по 2-3 залози.
- В) ділянка пілоричних залоз – містить розгалужені залози з короткими вивідними протоками.

За характером будови слизової оболонки однокамерні шлунки поділяються на три типи:

1. Кишкового (залозистого) типу (собака) – слизова оболонка вистелена одношаровим циліндричним епітелієм (як у кишечнику) і по всій поверхні містить шлункові залози. Даний вид шлунка є найбільш функціонально активним і характерний для тварин, що споживають концентровану їжу.

Перехід беззалозистого епітелію стравоходу в залозистий епітелій кардіальної частини шлунка.

2. Стравохідного (беззалозистого) типу (єхидна, мурахойд) – слизова оболонка вистелена багат шаровим плоским епітелієм (як у стравоході) та не містить шлункових залоз. Даний вид шлунків служить лише для накопичення корму.

3. Стравохідного-кишкового (змішаного) типу (кінь, свиня, жуйні) – у початковій (кардіальній) ділянці шлунка слизова оболонка вистелена багат шаровим плоским епітелієм та не містить шлункових залоз. Проте у більшій частині шлунка слизова оболонка вистелена одношаровим циліндричним епітелієм і по всій поверхні містить шлункові залози.

М'язова пластинка слизової оболонки сформована трьома шарами: двома зовнішніми поздовжніми та одним внутрішнім коловим. Скорочення цих м'язів сприяє виведення секрету шлункових залоз.

М'язова оболонка шлунка сформована трьома шарами гладких м'язових волокон:

- 1) поздовжній шар (поверхневий) – розташований вздовж великої та малої кривини шлунка;
- 2) коловий шар (середній) – локалізується в донній і пілоричній частинах;

3) косий шар (внутрішній) – проходить у кардіальній ділянці.

Коловий шар м'язових волокон формує м'яз – стискач (сфінктер) пілоруса.

Зовнішня серозна оболонка шлунка переходить на кривинах у великий та малий сальники, в основі яких є зв'язки, що з'єднують шлунок із сусідніми органами (печінкою, селезінкою, кишками).

Багатокамерний шлунок жуйних сформований 4 камерами, з яких виділяють 3 передшлунки: рубець, сітка, книжка та 1 власне шлунок – сичуг. Передшлунки забезпечують механічну обробку корму та його часткове перетравлення при допомозі бактерій та найпростіших організмів.

За будовою стінки багатокамерний шлунок належить до стравохідно-кишкового типу. Слизова оболонка передшлунків не містить травних залоз і вистелена багат шаровим плоским зроговілим епітелієм. Він є продовженням епітеліального шару стравоходу. Зовні всі камери вкриті серозною оболонкою.

Рубець (*rumen*) – найбільша камера, яка займає всю ліву частину черевної порожнини і має вигляд подовгастого мішка. Зовні борознами, а з середини – тяжами рубець поділяється на окремі менші мішки.

Слизова оболонка формує велику кількість рухливих сосочків, через які можуть всмоктуватися окремі хімічні речовини. В основі сосочків містяться м'язові волокна та судини, а між клітинами епітелію спостерігаються широкі щілини.

М'язова оболонка складається з двох шарів м'язів: зовнішнього – поздовжнього та внутрішнього – колового.

Сітка (*reticulum*) – камера кулястої форми, розташована в ділянці мечоподібного хряща. Слизова оболонка формує складки, які утворюють комірки (4-5-6 гранної форми). На дні останніх містяться подібні, але менші комірки. Дно та стінки комірок вкриті сосочками.

Для проведення рідкої частини корму напряму зі стравоходу у книжку (в обхід рубця та сітки) є стравохідна (сіткова) борозна. Вона проходить від місця впадіння стравоходу у рубець по правій стінці сітки до книжки. Борозна краще розвинена у молодих тварин. Вона складається з дна та двох губ, основу яких формують м'язи. Губи можуть змикатися і перетворювати борозну у канал.

М'язова оболонка сітки складається з двох шарів м'язів: зовнішнього – колового та внутрішнього – поздовжнього.

Книжка (*omasum*) – останній передшлунок, який також має кулясту форму дещо стиснену з боків, розташований у правому підребер'ї дорсально від сітки та сичуга. Слизова оболонка формує широкі складки різної висоти, які називають листочками. Вони бувають чотирьох порядків: великі, середні, малі та найменші. Поверхня всіх листочків містить дрібні сосочки.

М'язова оболонка книжки складається з двох шарів м'язів: зовнішнього – поздовжнього та внутрішнього – колового. Волокна колового шару можуть проникати у великі листочки, а в ділянці книжково-сичужного отвору вони

формують м'яз-стискач (сфінктер).

Сичуг (*abomasum*) – має грушоподібну форму, розташований у правому підребер'ї (вентральніше книжки) і частково в ділянці мечоподібного відростка. У новонароджених тварин він має найбільший об'єм. За функцією сичуг є типовим залозистим шлунком і відповідно має будову подібну до однокамерного шлунка.

Слизова оболонка сичуга зібрана у 12-16 спіральних складок, які не розрівнюються при наповненні органу кормом. За будовою слизова оболонка належить до кишкового типу і відповідно вистелена одношаровим циліндричним епітелієм. Вона містить травні залози, які також розділяються на три зони (кардіальні, пілоричні та донні).

М'язова оболонка сичуга складається з двох шарів м'язів: зовнішнього – поздовжнього та внутрішнього – колового. Коловий шар формує стискач пілоруса (як і в однокамерному шлунку).

Співвідношення між об'ємами окремих камер багатокамерного шлунка змінюється в процесі індивідуального розвитку.

Таблиця. Відносний об'єм окремих частин багатокамерного шлунка, %.

| Камери | Доросла тварина, % | Новонароджена тварина, % |
|--------|--------------------|--------------------------|
| Рубець | 55 | 29 |
| Сітка | 7 | 6 |
| Книжка | 24 | 14 |
| Сичуг | 14 | 51 |

У онтогенезі шлунок починає розвиватися як поздовжнє веретеноподібне розширення первинної кишки, дорсальний край якого є випуклим (майбутня велика кривина), а вентральний край – увігнутий (майбутня мала кривина).

Спочатку зачаток шлунка утримується на двох брижах: дорсальній (є зачатком великого сальника) та вентральній (зачаток малого сальника). Обидві брижі продовжуються далі на кишку.

Під час свого розвитку шлунок здійснює два повороти навколо своїх осей (поперечної та поздовжньої). Вони обумовлені інтенсивним розвитком кишечника та сповільненням темпу розвитку печінки.

Першим відбувається поворот шлунка навколо поздовжньої осі. Він проходить з права на ліво на 180°. Це обумовлює перехід великої кривини шлунка з дорсального положення у вентральне, а малої кривини – з вентрального положення у дорсальне. Ліва поверхня шлунка при цьому стає правою.

Поворот шлунка навколо поперечної осі призводить до зміни положення шлунка з поздовжнього на поперечне. При цьому передній (кардіальний) кінець шлунка стає лівим, а задній кінець (пілоричний) трансформується у правий. Права поверхня шлунка стає майже краніальною, а ліва – майже каудальною.

Під час поворотів шлунка його брижі (майбутні сальники) повертаються разом з ним. Це призводить до того, що між великим сальником та шлунком формується щілоноподібний простір – сальниковий мішок (bursa omentalis).

У сальниках розвиваються зв'язки, що з'єднують шлунок із сусідніми органами.

Багатокамерний шлунок корови в онтогенезі також починає розвиватися із потовщення первинної кишки, яке згодом розділяється на дві камери (передню та задню).

Поступово у передній камері формується вип'ячування стінки, яке з часом перетяжкою відмежовується від основної порожнини, зберігаючи з нею зв'язок. Так утворюється рубець та сітка. За подібною схемою задня камера диференціюється на книжку та сичуг.

Спочатку всі камери шлунка розташовуються одна за одною вздовж осі тіла. Згодом їх топографія в черевній порожнині змінюється.

3. Питання для самоконтролю

1. Які органи формують ротову порожнину та розташовані в ній?
2. Які функції виконують органи ротової порожнини?
3. Охарактеризуйте процес онтогенетичного формування ротової порожнини.
4. Охарактеризуйте м'язову основу губ та щік.
5. Як поділяються зуби за топографією та функціональним призначенням?
6. Які анатомічні частини має зуб?
7. Охарактеризуйте процес розвитку зуба.
8. Які види сосочків містить язик та яке їх функціональне призначення?
9. Які застінні залози пов'язані з ротовою порожниною?
10. На які частини поділяється піднебіння і що лежить в основі поділу?
11. На які відділи поділяється глотка та яке їх функціональне призначення?
12. Які отвори ведуть в глотку, а які виходять з неї?
13. Які мигдалики формують лімфоепітеліальне глоткове кільце?
14. На які відділи поділяється стравохід?
15. Вкажіть видові особливості слизової та м'язової оболонки стравоходу.
16. Як поділяються шлунки за будовою?
17. Які зони залоз містить однокамерний шлунок?
18. Як поділяються однокамерні шлунки за характером будови слизової оболонки?
19. Які морфологічні особливості слизової оболонки характерні для передшлунків?
20. Охарактеризуйте ключові моменти онтогенезу однокамерного та багатокамерного шлунка.

БУДОВА І ОНТОГЕНЕЗ СЕРЕДНЬОЇ І ЗАДНЬОЇ КИШОК ТА ЗАСТІННИХ ТРАВНИХ ЗАЛОЗ

План:

1. Морфо-функціональна характеристика середньої кишки.
2. Морфо-функціональна характеристика задньої кишки.
3. Онтогенез кишечнику.
4. Морфо-функціональна характеристика застінних травних залоз та їх онтогенез
5. Питання для самоконтролю.

1. Морфо-функціональна характеристика середньої кишки

Середня кишка представлена тонкою кишкою (*intestinum tenue*). Це є найдовша ділянка кишкової трубки, який розташований між шлунком та товстою кишкою. У тонкій кишці хімус піддається подальшій обробці кишковим соком, жовчю та секретом підшлункової залози, які змінюють його рН з кислого на лужне.

При цьому проходить кінцеве розщеплення корму до простих сполук, які здатні проникнути через стінку кишки і потрапити у судинне русло. Тому у тонкій кишці проходять основні процеси всмоктування поживних речовин.

Довжина тонкої кишки, а разом з тим і всього кишечника відрізняється у різних видів тварин і залежить від характеру та кількості їхнього корму. Також спостерігаються характерні видові особливості у топографії тонкої кишки, на яку значний вплив має розмір шлунка (однокамерний чи багатокамерний).

Тонку кишку розділяють на три частини (кишки), назва яких відображає їх розміри, функціональний стан або топографічні особливості.

1. Дванадцятипалу (*intestinum duodenum*).
2. Порожню (*intestinum jejunum*).
3. Клубову (*intestinum ileum*).

Тонка кишка підвішується до хребта при допомозі краніальної брижі, яка розділяється на брижі окремих кишок. Через брижу у кишку надходять судини та частина нервів.

Стінка тонкої кишки складається з оболонок, типових для трубчастого органу (слизової, м'язової, серозної). Характерною особливістю кишкової стінки є наявність структур, які, на фоні значної довжини самої кишки, ще сильніше збільшують площу її внутрішньої поверхні, тобто площу всмоктування кишки.

Так, слизова оболонка спільно з підслизовою основою утворюють колові або дещо спіралеподібні складки, які не розправляються під час наповнення кишки хімусом. Складки краще виражені у травоядних тварин.

Сама слизова оболонка з цією метою формує ворсинки та крипти.

Ворсинки (*villi intestinales*) – це вирости основної пластинки слизової оболонки, вкриті зверху одношаровим циліндричним (стовпчастим) епітелієм.

Ворсинки мають пальцеподібну або листоподібну форму. На 1 см² їх

налічується від 20 до 40.

В загальному кількість та висота ворсинок пов'язані із видом тварин. У домашніх ссавців найвищі ворсинки зустрічаються у порожній кишці, проте найбільша кількість ворсинок на одиниці площі спостерігається у дванадцятипалій кишці і в каудальному напрямку вона поступово зменшується.

Основу ворсинки формує сполучна тканина багата на кровonosні та лімфатичні судини, нервові волокна та окремі гладкі міоцити. Останні розташовуються вздовж ворсинки та забезпечують її рухливість.

Нервові волокна надходять у ворсинки від підслизового нервового сплетіння та формують слизове сплетіння.

Епітелій ворсинок сформований трьома видами клітин:

1. Стовпчасті (облямівкові) епітеліоцити – складають основну масу епітелію і забезпечують основні процеси травлення та всмоктування у тонкій кишці.

Бокові апікальні частини сусідніх епітеліоцитів щільно з'єднуються між собою і не допускають проникнення поживних речовин між ними.

Тому все всмоктування проходить лише через апікальну поверхню епітеліоцитів. На ній кожна клітина містить по кілька сотень мікрворсинок, які разом з глікокаліксом формують посмуговану облямівку.

Глікокалікс – зовнішнє тонке покриття епітеліальних клітин, що сформоване глікопротеїнами та гліколіпідами, яке виконує рецепторну та інші функції.

Посмугована облямівка містить багато травних ферментів, що забезпечують процес пристінкового травлення, інтенсивність якого є вищою ніж у просвіті кишки. Завдяки наявності мікрворсинок всмоктувальна поверхня епітеліоцитів збільшується приблизно у 30 разів.

2. Келихоподібні клітини – це одноклітинні залози, що розташовані між стовпчастими епітеліоцитами. Вони секретують слиз, що покриває епітелій, захищаючи його, та сприяє просуванню вмістимого по кишці.

3. Ендокринні клітини – є найменш численними в епітелії ворсинок і відповідають за синтез біологічно активних речовин та гормонів, які забезпечують регуляцію процесів місцевого травлення: секреції, всмоктування, перистальтики.

Ендокринні клітини (ендокриноцити) органів травлення є складовою частиною APUD-системи (дисоційованої ендокринної системи) організму, до якої також належать подібні клітини у інших органах та тканинах. Сукупно ці клітини ще називають апудоцитами. Їх секрети крім підтримання місцевих регуляторних механізмів також здійснюють вплив на процеси життєдіяльності всього організму.

У шлунково-кишковому тракті виділяють понад 10 видів ендокриноцитів, які секретують біля 20 різних гормонів.

Біля основи ворсинки її епітелій занурюється у власну пластинку слизової оболонки, що обумовлює формування крипт (кишкових (ліберкюнових) залоз).

За структурою епітелій крипт подібний до епітелію ворсинок і містить вище описані клітини (стовпчасті епітеліоцити з облямівкою, келихоподібні

клітини та ендокринні клітини).

Окрім цього тут також зустрічаються стовпчасті епітеліоцити без облямівки (камбіальні). Вони є малодиференційованими, володіють високою мітотичною активністю та є джерелом для розвитку спеціалізованих епітеліальних клітин крипт та ворсинок.

Отже, малодиференційовані клітини забезпечують постійну регенерацію епітелію кишки, клітини якого безперервно просуваються з крипт на ворсинку, на верхівці якої, вони злуцуються у просвіт кишки та перетравлюються. Тривалість цього процесу становить біля 2 діб.

На дні крипт епітелій містить скупчення клітин Панета. Вони виділяють бактерицидні речовини: лізоцим та дефензини. А завдяки тому, що клітини Панета також секретують ферменти для розщеплення білків, крипт і називають кишковими залозами.

М'язова пластинка слизової оболонки представлена двома шарами гладких м'язових волокон: зовнішнім – поздовжнім та внутрішнім – коловим.

Підслизова основа слизової оболонки містить судини більшого діаметру (порівняно зі судинами ворсинок), підслизове (мейснерівське) нервово сплетіння, лімфоїдні вузлики, а на початку тонкої кишки ще й брунерові залози.

Клітинний склад підслизового та міжм'язового нервових сплетінь представлений двома групами клітин: нервовими та гліальними. При цьому більшість нейронів об'єднані у нервові вузли (ганглії).

Лімфоїдні вузлики сформовані скупченням лімфоїдної тканини і можуть бути поодинокими, або формувати скупчення (агрегати, пєєрові бляшки) у вигляді овальних тяжів, які можуть мати значну довжину (від кількох сантиметрів до кількох метрів).

Поодинокі лімфоїдні вузлики можуть залягати в товщі підслизової основи, або виступати на поверхню слизової оболонки.

Пєєрові бляшки тягнуться вздовж кишки на стінці протилежній до прикріплення брижі. Поверхня цих структур всіяна ямками і на ній немає ворсинок.

Лімфоїдні утворення кишки разом з клітинами Панета та іншими факторами формують антибактеріальний бар'єр кишкової стінки.

Брунерові залози (дванадцятипалі, *gll. duodinales*) – залежно від виду тварин зустрічаються лише на початку дванадцятипалої кишки (собака), або на кілька метрів ще заходять у порожню кишку (свиня, худоба, кінь). За будовою ці залози є трубчатими у жуйних та альвеолярно-трубчатими – у інших тварин.

Їх протоки відкриваються між ворсинками. Секрет дванадцятипалих залоз разом із секретом клітин Панета захищає початкові відділи тонкої кишки від агресивного впливу шлункового соку, нейтралізуючи його кислі компоненти. Брунерові залози також виділяють ферменти, що розщеплюють вуглеводи та білки.

М'язова оболонка тонкої кишки сформована двома шарами гладких м'язів: зовнішнім – поздовжнім та внутрішнім – коловим. Вони розділені прошарком пухкої сполучної тканини, у якому проходять судини та залягає міжм'язове

(ауербахівське) нервово сплетіння.

М'язова оболонка обумовлює різні види рухів кишечника:

- сегментні;
- перистальтичні;
- маятниковоподібні;
- тонічні.

Вони забезпечують перемішування хімусу та його поступове просування по кишці.

Серозна оболонка є продовженням брижі на кишку і сформована тонким шаром пухкої сполучної тканини, яка зовні вкрита мезотелієм.

Між серозною та м'язовою оболонками кишки залягає підсерозне нервово сплетіння.

Всі нервові сплетіння кишкової стінки формують єдину цілісність, яка перебуває під контролем центральної нервової системи.

Особливістю стінки дванадцятипалої кишки є те, що у неї відкриваються протоки печінки та підшлункової залози. Обидві протоки у собаки, дрібних жуйних та коня відкриваються спільно і формують більший сосок кишки (*papilla duodeni major*). У свині та великих жуйних кожна протока відкривається самостійно, причому першою у кишку впадає протока печінки.

Часто каудальніше більшого сосочка міститься менший сосочок дванадцятипалої кишки (*papilla duodeni minor*) – це є місце впадіння додаткової протоки підшлункової залози.

Часто каудальніше більшого сосочка міститься менший сосочок дванадцятипалої кишки (*papilla duodeni minor*) – це є місце впадіння додаткової протоки підшлункової залози.

Порожня кишка – є найдовшою серед всіх кишок і характеризується наявністю петель.

Клубова кишка – є найкоротшою у тонкому відділі, з'єднується складкою зі сліпою кишкою та містить підвищену кількість лімфатичних вузликів та їх агрегатів.

Для збереження топографії окремих ділянок тонкої кишки, вони з'єднуються зв'язками та складками із сусідніми органами (печінкою, ниркою) та іншими частинами кишки. Найбільш виражено це проявляється у коня.

2. Морфо-функціональна характеристика задньої кишки

Задня кишка ще називається товстою кишкою (*intestinum crassum*). Вона є продовженням тонкої кишки, проте характеризується певними морфофункціональними особливостями:

- відсутність ворсинок;
- більший діаметр;
- складчатість кишок.

У товстій кишці завершуються процеси всмоктування поживних речовин та води, розщеплюється клітковина (при допомозі мікроорганізмів), формуються калові маси.

Більша частина товстої кишки підвішується до хребта на краніальній брижі, а менша частина утримується на каудальній брижі, через які у стінку кишки також надходять судини та нерви.

Кінець товстої кишки (пряма кишка) також фіксується до кісток тазу та перших хвостових хребців при допомозі зв'язки та м'язів.

Товсту кишку (як і тонку) розділяють на три частини (кишки), в основу назви яких лягла їх форма:

- сліпа кишка – закінчується сліпим кінцем;
- ободова кишка – має форму обода чи конуса;
- пряма кишка – йде по прямій вздовж тіла.

Розміри та форма кишок мають характерні видові особливості.

Стінка товстої кишки сформована такими ж оболонками, як і тонкої, з певними особливостями. Так у слизовій оболонці збільшується кількість та розміри циркулярних складок. Поряд із відсутністю ворсинок спостерігається велика кількість кишкових залоз (крипт). Зверху слизова оболонка крипт вкрита одношаровим циліндричним (стовпчастим) епітелієм, основу якого складає два види клітин: келихоподібні та стовпчасті (облямівкові) епітеліоцити.

Кількість келихоподібних клітин зростає порівняно з тонкою кишкою, тому вони стають домінуючими. Їх секрет (слиз) сприяє просуванню щільних калових мас. Кількість облямівкових епітеліоцитів є меншою ніж у тонкій кишці. Також зрідка можна спостерігати ендокриноцити та клітини Панета.

Біля основи крипт розташовуються малодиференційовані клітини, які становлять основу для розвитку інших епітеліальних клітин, тобто є джерелом регенерації епітелію.

Слизова оболонка кінцевої частини прямої кишки при переході у відхідник (anus) формує поздовжні складки та вкрита багатошаровим плоским епітелієм.

У кінці відхідника слизова оболонка формує проміжну зону (*zona intermedia*), яка не містить залоз і каудально переходить у шкірну зону відхідника (*zona cutanea*).

Проміжна зона відділяється від слизової оболонки прямої кишки – відхідниково-ректальною лінією (*linea anorectalis*), а від шкірної зони відхідника – відхідниково-шкірною лінією (*linea anocutanea*).

На проміжній зоні у вигляді смужки виділяється стовпчаста зона відхідника (*zona columnaris*), між поздовжніми складками якої містяться синуси.

Шкірна зона відхідника собаки містить численні дрібні отвори відхідникових залоз (*gll. anales*).

На бокових стінках відхідника залягають відхідникові пазухи (*sinus anales*) діаметром до 2 см. У них відкриваються отвори привідхідникових залоз (*gll. paranales*).

М'язова пластинка слизової оболонки товстої кишки сформована зовнішнім – поздовжнім та внутрішнім – коловим шарами гладких м'язових волокон.

Особливістю підслизової основи товстої кишки є зростання розмірів та кількості поодиноких лімфатичних вузликів. Проте скупчень лімфатичних вузликів (пеєрових бляшок) є мало і вони виявляються лише у початкових

ділянках товстої кишки.

У прямій кишці підслизова основа характеризується наявністю добре розвиненого сплетіння гемороїдальних вен, які забезпечують інтенсивне всмоктування у цій ділянці. Кров із цих судин напряму виноситься у каудальну порожнисту вену в обхід печінки.

Підслизова основа прямої кишки також насичена барорецепторами (тільцями Пачіні). Їх подразнення є одним з ключових факторів запуску акту дефекації.

М'язова оболонка товстої кишки розвинена сильніше ніж у тонкій кишці і також представлена двома шарами гладких м'язів: зовнішнім поздовжнім та внутрішнім коловим.

Поздовжні м'язові волокна у сліпій та ободовій кишках свині і коня не покривають всю поверхню кишки, а об'єднуються у поздовжні стрічки (*teniae*). Стінка кишки між ними під тиском вмістимого формує випини (*haustreae*).

У ділянці відхідника м'язова оболонка кишки формує його внутрішній стискач (*m. sphincter ani internus*). Поряд також розташовується зовнішній стискач відхідника (*m. sphincter ani externus*), який вже утворений посмугованими м'язовими волокнами.

Поряд з тим гладкі та посмуговані м'язові волокна забезпечують формування м'язів та зв'язки, які кріплять пряму кишку та відхідник до перших хвостових хребців та кісток тазу.

Більша частина товстої кишки зовні вкрита серозною оболонкою і лише кінцева частина прямої кишки зовні вкрита адвентицією.

Для товстої кишки характерна наявність аналогічних нервових сплетінь, що відмічалися у стінці тонкої кишки: підслизове, міжм'язове, підсерозне. Проте у їх структурі спостерігаються певні особливості.

Характеризуючи окремі кишки товстого відділу слід також вказати на важливу роль у процесах регуляції травлення ілеоцекальної ділянки, у якій сходяться три кишки: клубова, сліпа та ободова. У цьому місці спостерігається підвищення концентрації нервових елементів. Тому ця ділянка розглядається як одна з рефлексогенних зон травної системи.

У деяких тварин (кролі) сліпа кишка ще містить сліпий відросток (апендикс).

Ободова кишка – є найдовшою у товстому відділі, а в цілому кишечнику по довжині поступається лише порожній кишці. Ободова кишка у м'ясоїдних тварин має найпростішу будову.

Проте у інших тварин початкова (висхідна) частина кишки набуває значних розмірів та характерної форми:

- конусоподібної – у свині;
- дископодібної – у корови;
- підковоподібної – у коня.

Пряма кишка – забезпечує затримку калових мас (завдяки стискачам). Вона формує розширення (ампулу), яке слабо розвинене у тварин, що виділяють напіврідкі калові маси (корова).

3. Онтогенез кишечника

У процесі онтогенетичного розвитку первинна кишка поступово видовжується вздовж тіла і має вигляд дугоподібної трубки, що з'єднує шлунок з клоакою.

Ця трубка при допомозі первинної дорсальної брижі фіксується до дорсальної стінки плоду. Вентральна брижа спостерігається лише на самому початку кишкової трубки у ділянці майбутньої дванадцятипалої кишки.

У подальшому ріст кишки у довжину випереджує видовження ембріона і тому кишка починає утворювати петлі.

Насамперед у пупковій ділянці формується первинна кишкова петля. При цьому кишка спочатку опускається до пупка, формуючи низхідну (передню) ніжку петлі а потім знову піднімається до хребта, формуючи висхідну (задню) ніжку петлі.

Між цими ніжками на верхівці петлі проходить коротка протока (жовтковий пупок), що з'єднує порожнину кишки із жовтковим мішком.

На висхідній ніжці виникає вип'ячування, яке дає початок сліпій кишці. Відповідно вся передня частина первинної кишкової петлі до цього зачатка у подальшому буде розвиватися як середня (тонка) кишка з її похідними (печінкою та підшлунковою залозою), а кінцева частина первинної петлі включно із вказаним зачатком сформує задню (товсту) кишку.

Надалі первинна кишкова петля внаслідок її подальшого видовження, а також під впливом другого повороту шлунка, також формує свій поворот. Він проходить навколо краніальної брижової артерії та має два етапи: кожного разу по пів оберти.

У результаті першого половинного повороту низхідна (передня) ніжка первинної кишкової петлі із серединного положення зміщується у праву частину тулуба. У подальшому її ріст піде у каудальному напрямку, оскільки спереду від неї проходитиме прогресивний ріст печінки. Поряд з тим, висхідна (задня) ніжка петлі також із серединного положення переміщується у ліву частину тулуба і надалі буде видовжуватися у краніальному напрямку.

Даний поворот переводить первинну кишкову петлю із сагітального положення у дещо сегментальне.

Під час подальшого розвитку та видовження кишечника його поворот продовжується у початому напрямку ще на пів оберти. Це обумовлює зміщення сліпої кишки з лівого боку на правий.

Зачаток тонкої кишки росте у довжину більш інтенсивно ніж зачаток товстої кишки. У результаті цього тонка кишка вже не може йти по прямій та починає формувати кишкові петлі.

Ці петлі не можуть поміститися у черевній порожнині через великі розміри печінки і тому опускаються в екзоцелом пупкової ділянки, формуючи "фізіологічну пупкову грижу". Зі збільшенням розмірів абдомінальної порожнини кишкові петлі повертаються у неї і грижа зникає.

Сповільнення темпів розвитку печінки на фоні збільшення об'єму черевної порожнини та зростання довжини товстої кишки призводить до формування згину останньої (печінкової кривизни). Це обумовлює поділ ободової кишки на

три частини: висхідну, поперечну та низхідну.

Надалі формуються видові особливості кишечника, які пов'язані з типом шлунка формою та ступенем розвитку ободової кишки.

Порожнина клоаки розділяється фронтальною перегородкою на два відділи: дорсальний, у який впадає кишкова трубка та вентральний, пов'язаний із сечовидільною системою. Відповідно дорсальний відділ клоаки перетворюється у пряму кишку.

Первинна мембрана клоаки, що закривала каудальний отвір кишкової трубки, також розділяється на дві частини: дорсальну – відхідникову та вентральну – сечостатеву.

Відхідникова ділянка мембрани проривається та формує відхідниковий отвір, через який ектодерма зовнішніх покривів плода дещо занурюється в середину кишки і з'єднується з її ендодермою. Завдяки цьому формується канал відхідника, який забезпечує кишці вихід на поверхню тіла.

4. Морфо-функціональна характеристика застінних травних залоз та їх онтогенез

Застінні залози кишечника представлені печінкою та підшлунковою залозою, які мають спільне онтогенетичне походження.

Печінка (*hepar*) – це найбільша залоза організму, яка розташована у правому підребер'ї позаду діафрагми, до якої кріпиться зв'язками.

Печінка виконує численні функції:

1. Проводить детоксикацію та знезараження крові, що надходить з кишечника.
2. Виділяє жовч для перетравлення жирів.
3. Є депо крові (до 20%), глікогену (тваринного крохмалю) та вітамінів А, D, E, К та інші.
4. Підтримує білковий обмін (синтезує фібриноген, протромбін, альбумін, сечовину).
5. Підтримує терморегуляцію, завдяки інтенсивному обміну речовин у ній.
6. Кровотворну (у ембріональний період).

За будовою печінка близька до паренхіматозного органу. Її строма сформована тонкою сполучнотканинною капсулою, до якої ззовні міцно приростає серозна оболонка, що є частиною нутрощового листка очеревини.

Від капсули через ворота печінки сполучна тканина занурюється в глибину органа та формує його перегородки. Останні містять судини та ділять печінку на часточки.

Печінкові часточки утворюють паренхіму печінки і є її структурними та функціональними одиницями. Вони мають форму 4-6 гранних призм та розмір 0,5-1 мм.

Печінкові часточки формуються навколо центральної вени, у яку радіально з периферії часточки впадають синусоїдні гемокапіляри.

Вони несуть змішану кров, оскільки утворюються в результаті злиття

артеріальних та венозних капілярів, які відгалужуються від навколочасточкових артерій та вен.

У ендотелії синусоїдних гемокапілярів містяться макрофаги печінки – зірчасті клітини (Купфера), які виконують фагоцитарну функцію та захоплюють мікроорганізми і сторонні часточки.

Вздовж кожного синусоїдного гемокапіляра з обох боків проходять печінкові пластинки (балки). Кожна пластинка побудована з двох рядів гепатоцитів (клітин печінки) між якими проходять жовчні капіляри.

Кожний гепатоцит однією поверхнею прилягає до сусіднього гепатоцита, іншою поверхнею (васкулярною) – до синусоїдного гемокапіляра і ще іншою (біліарною) – формує стінку жовчного капіляра. Дві останні поверхні містять мікроворсинки.

Отже жовчні капіляри не мають власної стінки і проходять в середині печінкових пластинок, а кровоносні капіляри розташовуються між пластинками. Обидва види капілярів розділяються лише одним рядом гепатоцитів.

Жовчні капіляри сліпо починаються біля центру печінкової часточки і прямують до її периферії, формуючи по боках короткі сліпі вирости і далі впадають в навколочасточкові жовчні протоки.

Ці протоки далі переходять в міжчасточкові протоки, а ті об'єднуються спочатку у праву та ліву печінкові протоки, а потім у загальну протоку печінки.

Остання або самостійно впадає у дванадцятипалу кишку (кінь), або перед цим об'єднується з міхуровою протокою, яка виходить із жовчного міхура. Злиття цих двох проток дає початок жовчній протоці (собака, свиня, худоба), яка і прямує до кишки.

Кишкова стінка у місці впадіння протоки, що виносить жовч від печінки формує м'яз – оддів стискач (*m. sphincter Oddi*).

Жовчний міхур (*vesica fellea*) – орган грушоподібної форми, служить для накопичення жовчі. Його стінка складається з трьох оболонок: слизової, м'язової та серозної (адвентиції).

Слизова оболонка формує складки та вистелена одношаровим призматичним епітелієм, що містить посмуговану облямівку. Вона всмоктує із жовчі воду, що обумовлює її згущення у 3-5 разів.

М'язова оболонка сформована пучками гладких міоцитів, що розташовані здебільшого циркулярно. В ділянці шийки міхура вони формують м'яз – стискач (сфінктер).

Поверхня міхура, обернена до черевної порожнини вкрита серозною оболонкою, а зі сторони печінки – адвентицією.

Жовч надходить у міхур дрібними протоками, які пронизують його бокову стінку. Міхур розташовується на вісцеральній поверхні правої частки печінки вентральніше від її воріт.

Жовчний міхур відсутній у коня, північного оленя, верблюда.

Між часточками печінки проходять міжчасточкові артерія, вена та жовчна протока, які сукупно називають тріадою.

Поряд з класичною печінковою часточкою (шестигранної форми), інколи навколо тріади виокремлюють порталну часточку, що має форму трикутника, в

кутах якого лежать центральні вени трьох сусідніх звичайних часточок.

Також інколи виділяють печінковий ацинус, що має форму ромба та поділяється на 3 зони. У його гострих кутах містяться центральні вени двох сусідніх звичайних печінкових часточок, а в тупих кутах – тріади.

Чітко виражений поділ на часточки, які мають багатогранну форму і чітко відокремлені одна від одної сполучнотканинними прошарками спостерігається лише у свиней. У інших тварин та людини межі між часточками є згладженими та слабо помітними.

У онтогенезі печінка починає формуватися на ранньому етапі розвитку первинної кишки. Зачаток печінки є похідним її епітелію (ендодерми) та відокремлюється від вентральної поверхні кишкової стінки в ділянці майбутньої дванадцятипалої кишки.

Спочатку зачаток має вигляд вип'ячування з протокою в середині. Він направляє вентро-краніально і поступово розростається.

У дистальних ділянках зачатка розвивається система епітеліальних тяжів (залозиста частина органу). Вони пронизують мезенхіму вентральної брижі. У тяжках розвиваються пластинки (балки) печінкових клітин, які тісно контактують із капілярами брижі. Ці капіляри у подальшому стануть синусоїдними капілярами печінкових часточок.

У мезенхімі між пластинками гепатоцитів, а також в просвіті синусоїдних гемокапілярів утворюються ембріональні кров'яні острівці, що продукують елементи крові.

У проксимальних ділянках зачатка розвивається система печінкових проток, які деревоподібно розгалужуються і впадають у спільну протоку, що з'єднує печінку з кишкою.

Від загальної протоки на каудальній поверхні печінки відбруньковується мішкоподібне утворення, з якого в подальшому розвивається жовчний міхур.

Дійшовши до діафрагми ріст печінки в краніальному напрямку припиняється, а продовжується у каудальному напрямку – в черевну порожнину. При цьому з вентральної брижі, що покриває печінку виокремлюються зв'язки, що забезпечують фіксацію печінки до діафрагми, шлунка.

У процесі розвитку печінка з початкового вентрального положення відносно кишки зміщується дещо вправо та вгору і у дорослих тварин розташовується площині загального центру тяжіння.

У плода печінка завдяки інтенсивному розвитку як кровотворного органу набуває відносно великих розмірів та займає значну частину черевної порожнини.

Спочатку у печінці формується дві основні частки: ліва та права. Пізніше відокремлюється хвостата частка, а розвиток жовчного міхура забезпечує відокремлення квадратної частки.

Формування видових особливостей печінки обумовлює додаткове розділення лівої та правої часток (у собаки та свині), або лише однієї з них (у коня) на латеральну та медіальну частини.

Підшлункова залоза (*pancreas*) – залоза змішаної секреції, лежить у брижі

дванадцятипалої кишки та має часточкову структуру. Окремі часточки залози розділяються перегородками із пухкої сполучної тканини. Перегородки відходять від слабо розвиненої капсули, яка зверху вкрита серозною оболонкою (брижею).

Паренхіма залози поділяється на дві частини: екзокринну (виділяє травні соки) та ендокринну (виділяє гормони).

Екзокринна частина залози займає домінуючу частину її маси і за будовою належить до трубчасто-альвеолярних залоз.

Структурно-функціональною одиницею екзокринної частини є панкреатичний ацинус.

Він сформований кінцевим секреторним відділом та вставною протокою.

Кінцевий секреторний відділ має форму мішечка і складається з екзокринних панкреатоцитів (ациноцитів), що утримуються на базальній мембрані та продукують панкреатичний сік. Його основу складають травні ферменти (трипсин, амілаза, ліпаза та інші).

Виділення секрету проходить за мерокриновим типом та характеризується циклічністю.

Вставні протоки переходять у внутрішньочасточкові протоки, які об'єднуються у міжчасточкові, а ті зливаючись утворюють загальну протоку підшлункової залози (вірзунгову), яка відкривається у дванадцятипалу кишку спільно з протокою печінки або окремо від неї.

Інколи трапляється додаткова протока (санторінієва) підшлункової залози.

Досить часто у ссавців виявляють додаткову підшлункову залозу, яка може локалізуватися на пілоричній частині шлунка, дванадцятипалій порожній чи клубовій кишках.

Ендокринна частина залози представлена невеликими скупченнями ендокринних клітин (інсулоцитів) та гемокапілярів, які спільно формують панкреатичні острівці (Лангерганса).

Вони розташовані між панкреатичними ацинусами.

За функціональним призначенням інсулоцити поділяються на кілька видів:

1. В-інсулоцити – локалізуються у центрі острівців і становлять більше половини ендокринних клітин і продукують гормон інсулін, який сприяє засвоєнню глюкози клітинами.
2. А-інсулоцити – розташовуються частіше по периферії острівців та продукують гормон глюкагон, який викликає розкладання глікогену до глюкози.
3. D-інсулоцити – виділяють гормон соматостатин, який пригнічує функцію двох попередніх груп клітин.
4. F-інсулоцити – функціональне призначення їх продуктів вивчається.

У онтогенезі підшлункова залоза, як і печінка розвивається з епітелію (ендодерми) первинної кишки. Закладка підшлункової залози починається з вип'ячувань на дорсальній та вентральній стінках переднього відділу первинної кишки. Частіше зустрічається два вентральних зачатки та один дорсальний.

Дорсальний зачаток з'являється раніше, є більшим та має напівкулеподібну форму. Вентральні зачатки закладаються пізніше і

формується або безпосередньо із кишкової стінки, або відбруньковуються по боках (справа та зліва) від загальної печінкової протоки перед її впадінням у кишку.

Обидві вентральні закладки швидко зростаються в одну. Під час свого росту закладки печінки поступово проникають між листками брижі первинної кишки і занурюються у мезенхіму.

Із самого початку формування дорсального та вентрального зачатків підшлункової залози у них розвиваються первинні протоки, які самостійно відкриваються у просвіт первинної кишки і утворюючи сосочки приблизно однакової величини. Завдяки сильнішому розвитку дорсальної частки її протока набуває більшої довжини.

Під час поворотів кишки навколо поздовжньої осі вентральний зачаток підшлункової залози зміщується на каудальну поверхню дорсального зачатка.

Зближення обох зачатків обумовлює подальше їх злиття. При цьому, вивідні протоки обох зачатків також в основному об'єднуються в один. Проте проксимальна частина протоки дорсальної закладки може відокремлюватися і утворювати додаткову протоку підшлункової залози.

У сформованих зачатках починає розвиватися залозиста (екзокринна) тканина, яка спочатку має вигляд сітки з ендодермальних епітеліальних тяжів та трубочок, що анастомозують між собою і в подальшому трансформуються у кінцеві секреторні відділи.

Ендокринна частина залози закладається раніше екзокринної. Формування майбутніх острівців Ларгенганса починається з того, що на стінках первинних вивідних проток залози формуються бруньки, основу яких складають судинні клубочки. Сформовані зачатки швидко втрачають вивідні протоки і відокремлюються від залозистої тканини органу.

До моменту народження кількість острівців є більшою ніж у дорослого організму проте їх розміри є меншими.

5. Питання для самоконтролю

1. На які кишки поділяється тонка кишка?
2. Які функції виконує тонка кишка?
3. Вкажіть морфологічні особливості слизової оболонки тонкої кишки.
4. Що таке глікокалікс?
5. Охарактеризуйте лімфоїдну тканину в складі стінки тонкої кишки.
6. Секрет яких залоз виділяється в просвіт тонкої кишки?
7. На які кишки поділяється товста кишка?
8. Які функції виконує товста кишка?
9. Вкажіть морфологічні особливості слизової оболонки товстої кишки.
10. Чим відрізняється структура м'язової оболонки тонкої та товстої кишок?
11. Охарактеризуйте лімфоїдну тканину в складі стінки товстої кишки.
12. Які морфологічні особливості властиві відхіднику?
13. Вкажіть видові особливості форми ободової кишки тварин.
14. Охарактеризуйте ключові етапи онтогенезу тонкої та товстої кишок.

15. Вкажіть морфо-функціональні особливості печінки.
16. Охарактеризуйте онтогенез печінки.
17. Вкажіть морфо-функціональні особливості підшлункової залози.
16. Охарактеризуйте онтогенез підшлункової залози.

Лекція 17

МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА, ФІЛО-ОНТОГЕНЕЗ АПАРАТУ ДИХАННЯ (APPARATUS RESPIRATORIUS)

План:

1. Функція та структура апарату дихання.
2. Характеристика окремих органів дихання.
3. Філогенез органів дихання.
4. Онтогенез органів дихання.
5. Анатомічний зв'язок органів дихання та інших систем організму.
6. Питання для самоконтролю.

1. Функція та структура апарату дихання

Функції апарату дихання:

1. Основні:
 - газообмінна – обмін O_2 та CO_2 між атмосферним повітрям та кров'ю (забезпечується діяльністю скелетної мускулатури);
 - терморегулююча;
 - водно-сольовий обмін;
 - депо крові.
2. Допоміжні – забезпечуються різними відділами апарату дихання та створюють оптимальні умови для реалізації основних функцій.

Функціональний поділ апарату дихання:

1. Повітроносні шляхи:
 - ніс з носовою порожниною;
 - носоглотка;
 - гортань;
 - трахея;
 - бронхи різного розміру.
2. Респіраторний відділ:
 - ацинуси: респіраторні бронхіоли + респіраторні (альвеолярні) ходи + альвеоли.

Топографія органів дихання:

1. Голова: ніс, носова порожнина, біляносові порожнини, носоглотка.
2. Шия: гортань, трахея (3/4).
3. Грудна порожнина: трахея (1/4), бронхи, легені, плевра.

Структура стінки органів дихання:

- скелет, представлений кістками черепа та хрящами носа гортані,

трахеї та бронхів. Скелет підтримує постійний просвіт органів дихання, не дозволяючи їм спадатися. Це є необхідною умовою для постійного та безперешкодного проходження повітря;

- зв'язки хрящів гортані та хрящів трахеї;
- м'язи окремих органів (трахеї, бронхів, гортані) та груп органів (гортанно-глоткові, гортанно-під'язикові);
- слизова оболонка – містить велику кількість рецепторів, які реагують на потрапляння сторонніх частинок та подразників, запускаючи рефлекторні реакції чхання та кашлю. Вони захищають органи дихання від закупорки та пошкодження. Слизова оболонка також насичена значною кількістю слизисто-серозних залоз. Вони є важливою частиною процесу терморегуляції та водного обміну, особливо в собак (внаслідок редукції потових залоз), у овець (через густий шерстний покрив).

Різновиди епітеліального шару слизової оболонки:

- присінок носової порожнини – багатошаровий плоский;
- носова порожнина – миготливий;
- носоглотка – миготливий;
- надгортанник – багатошаровий плоский;
- порожнина гортані – миготливий;
- трахея – миготливий;
- бронхи – миготливий;
- бронхіоли – миготливий;
- альвеоли – одношаровий плоский.

2. Характеристика окремих органів дихання

Ніс (*násus*) з носовою порожниною (*cávu[m] nási*) – початковий відділ апарату дихання, який виконує наступні функції:

- проведення повітря;
- зволоження повітря слизовими залозами;
- очищення повітря, завдяки наявності волосся та війок;
- нагрівання повітря судинами;
- сприйняття запахів (нюх).

Відповідно до функціонального призначення слизова оболонка носової порожнини поділяється на дві ділянки:

- дихальну;
- носову.

Для збільшення площі слизової порожнини та підвищення функціональної ефективності носової порожнини, в ній містяться носові раковини, які розділяють носову порожнину на окремі ходи.

Завдяки сильному кровопостачанню слизової оболонки та підслизового шару, у носовій порожнині легко виникають кровотечі, а сама оболонка схильна до значних набряків, що можуть повністю перекривати носові ходи (при простуді чи алергічних станах).

Верхівка носа підтримується хрящами, форма яких має виражені видові особливості. Це відображається і у видових відмінностях зовнішньої форми верхівки.

У багатьох тварин верхівка носа позбавлена волосся, містить залози, що її зволожують, часто є пігментованою та називається носовим дзеркалом. Його стан є важливою діагностичною ознакою стану здоров'я тварини, оскільки в нормі носове дзеркало є вологим та холодним. У деяких тварин (велика рогата худоба) верхівка носа об'єднана з верхньою губою, формуючи носо-губне дзеркало, або подовжується у формі хоботка (рильця), що підтримується дрібною кісткою (свиня).

Носова порожнина сполучається з порожнинами носових раковин і приносковими пазухами (*sinus paranasales*), до яких належать:

- лобова (*sinus frontalis*);
- верхньощелепна (*sinus maxillaris*);
- клиноподібна (*sinus sphenoidalis*);
- піднебінна (*sinus palatinus*);

Носоглотка (*nasopharynx*) – сполучає носову порожнину з гортанню та виконує функції:

- проведення повітря;
- імунологічний захист завдяки наявності мигдалин.

Носоглотка, як і глотка в цілому, не має власної хрящової основи. Вона утримується м'язами та опирається на кістки черепа (піднебінну, крилоподібну), під'язиковий скелет, хрящі гортані (щитоподібний, перстнеподібний).

Завдяки короткому піднебінню, худоба, свині та собаки можуть вільно дихати ротом. У коней таке дихання є значно утрудненим внаслідок довгого піднебіння, яке заходить під надгортанник і досить щільно закриває зів.

Гортань (*larynx*) – складний в анатомічному та функціональному планах орган, який забезпечує:

- проведення повітря;
- захист надгортанником від попадання корму;
- голосоутворення, завдяки голосовим зв'язкам та м'язам.

У багатьох тварин спостерігається часткове вікове скостеніння хрящів гортані, особливо у самців. Це призводить до зміни голосу тварин. У великої рогатої худоби та коня скостеніння починається з тіла щитоподібного хряща та у вигляді смужок переходить на його пластинки. Частково костеніє і пластинка кільцеподібного хряща. Для коней властиві значні індивідуальні особливості цього процесу.

Трахея (*trachea*) та бронхи (*bronchus*) – трубчасті органи, функція яких полягає в:

- проведенні повітря;
- очищенні повітря війками;
- імунному захисті імуноглобулінами IgA та лімфатичними

фолікулами;

- регуляції об'єму вентиляюемого повітря.

У середостінні легень трахея формує біфуркацію – місце поділу на два основні бронхи. Ці бронхи, ввійшовши в легеню, продовжують ділитися, формуючи бронхіальне дерево.

Легені (*pulmónes*) – основний орган апарату дихання. Анатомічно – це парний паренхіматозний орган конусоподібної форми, блідо-рожевого кольору, розташований у грудній порожнині, який забезпечує газообмін між атмосферним повітрям та кров'ю.

Легеням притаманна значна еластичність, завдяки якій орган постійно змінює свій об'єм в процесі дихання. Розширення легень при в досі відбувається в різних, і навіть протилежних (краніо-каудально) напрямках. Для забезпечення ефективності та досягнення максимальної функціональності цього процесу легені діляться на частки. У більшості випадків ліва легеня має три частки, а права – чотири частки. Проте, спостерігаються характерні видові особливості даного поділу. Кожна частка сформована дрібними часточками, межі яких в частини тварин помітні на поверхні легень.

Внаслідок зміщення серця в ліву частину грудної порожнини, ліва легеня є меншою від правої.

Співвідношення між лівою та правою легенями:

Собака – 1 : 1,32.

Свиня – 1 : 1,35.

Велика рогата худоба – 1 : 1,38.

Кінь – 1 : 1,21.

Основний бронх, ввійшовши в легеню, поступово галузиться на дрібніші бронхи, формуючи бронхіальне дерево. При цьому, їх хрящовий скелет зазнає змін: хрящові кільця замінюються хрящовими пластинками, неправильної форми. У великих бронхів вони розташовуються в 2-3(4) шари.

При вході в легеневу часточку стіна бронха втрачає хрящову основу і він отримує назву – бронхіола. При її подальшому поділі формується альвеолярне дерево.

Схема галуження бронхів:

1. Бронхіальне дерево:

- основні бронхи;
- бронхи 1,2,3 ... 11 порядків.

2. Альвеолярне дерево:

- бронхіола діаметр до 1 мм;
- 20-30 кінцевих бронхіол діаметр до 04 мм;
- 2-3 респіраторні (альвеолярні) бронхіоли;
- альвеолярні ходи;
- альвеоли.

Первинна легенева часточка, або ацинус (*lóbulus pulmonális s acinus*) – структурна та функціональна одиниця легень, яка представлена однією респіраторною бронхіолою зі всіма її альвеолярними ходами та альвеолами.

Функції ацинусів:

- газообмін;
- фагоцитоз макрофагами чужорідних речовин;
- запобігання злипанню бронхів;
- детоксикація;
- участь в регуляції тиску крові.

Аерогематичний бар'єр – місце безпосереднього газообміну між організмом та атмосферним повітрям. Він сформований:

1. Стінкою альвеоли, побудованої з трьох типів альвеолоцитів.
2. Стінкою капіляра.
3. Сурфактантним комплексом.

Сурфактантний комплекс покриває внутрішню поверхню альвеол і забезпечує:

- зниження в 10 разів поверхневого натягу альвеол, полегшуючи роздування їх на вдиху і перешкоджаючи повному спаданню на видиху;
- перешкоджає проникненню мікробів;
- формує протинабряковий бар'єр, перешкоджаючи випотіванню рідини з судин в альвеоли.

Оскільки легені не мають власних спеціальних м'язів, що б забезпечували зміну їх об'єму в процесі дихання, тому легені є пасивним учасником цього процесу. Вдих відбувається за рахунок атмосферного тиску, що розширює легені у грудній порожнині, об'єм якої збільшується завдяки скороченню м'язів-вдихачів. При цьому, тиск в грудній порожнині стає нижчим атмосферного. Видих відбувається механічним шляхом внаслідок скорочення м'язів-видихачів, які зменшують об'єм грудної порожнини і відповідно легень.

Завдяки губчастій структурі легені мають незначну відносну масу особливо в порівнянні зі значним розмірами легень.

Таблиця. Відносна маса легень.

| Вид тварин | Відносна маса легень, % |
|----------------------|-------------------------|
| Собака | 0,90 – 1,20 |
| Кіт | 0,62 |
| Свиня домашня | 0,50 – 0,80 |
| Велика рогата худоба | 0,60 – 0,65 |
| Вівця | 0,80 – 1,10 |
| Кінь | 1,00 – 1,43 |
| Кріль | 0,36 |

Таблиця. Видові особливості респіраторних показників легень.

| Вид організму | Кількість альвеол | Дихальна поверхня |
|----------------------|-------------------|-----------------------|
| Кінь | 5000 млн | 500 м ² |
| Кіт | 144 млн | 7,2 м ² |
| Велика рогата худоба | 600 млн | |
| Коза | 200 млн | |
| Людина | 440-500 млн | 60-120 м ² |
| Пацюк | 45 млн | |

При цьому, розміри альвеол у різних тварин є приблизно однаковими.

Інтенсивність дихання залежить від розміру тварин: чим меншою є тварина, тим відносно більшою є дихальна поверхня її легень.

Дихальна поверхня легень на 1г маси тіла:

- кінь – 11 см²;
- коза – 21 см²;
- кіт – 28 см²;
- пацюк – 35 см²;
- миш – 54 см².

Дихальна поверхня легень здатна забезпечити організм киснем, об'єм якого в кілька разів перевищує потреби самого організму. Ця особливість дозволяє організму пристосовуватися до дихання розрідженим повітрям, зі зниженою концентрацією кисню, що характерно для високогір'я.

Плевра (*pleura*) – серозна оболонка, що утворює два симетричні мішки, розташовані в обох половинах грудної клітки, між якими є незначний простір – середостіння (*mediastinus*). Кожен мішок складається з двох листків: парієнтального і вісцерального.

Парієнтальна плевра вистилає внутрішню поверхню грудної порожнини і поділяється на дві частини: реберну та діафрагмальну.

Вісцеральна плевра покриває майже всю поверхню легень і поділяється на три частини: легеневу, середостінну та перикардіальну.

Між вісцеральним та парієнтальним листками є парна щілиноподібна герметично закрита плевральна порожнина, що має від'ємний тиск та незначну кількість плевральної рідини для змащування її стінок.

3. Філогенез органів дихання

Основні фактори, сприяючі розвитку органів дихання:

1. Зміна середовища існування: вода → суша → повітря.
2. Активізація обмінних процесів внаслідок зростання рухової організму активності.

3. Зростання об'єму тіла, яке суттєво переважає збільшення поверхні тіла:

- об'єм тіла = $R_{\text{тіла}}^3$;
- поверхня тіла = $R_{\text{тіла}}^2$.

Газообмін між організмом та зовнішнім середовищем здійснюється двома шляхами:

- дифузією – через зовнішній покрив організму;
- конвекцією – з допомогою потоку рідини чи газової суміші.

Дифузне дихання характерне для найпростіших (амеби, інфузорії) та примітивних багатоклітинних (губки, гідра) організмів і забезпечує транспортування кисню через покриття тіла на глибину до 0,5 мм.

Більшою чи меншою мірою дифузне дихання характерне і для інших класів тварин, але воно вже відбувається за участю кровоносної системи:

- кишкове – сом, в'юн;
- шкірне – нематоди, (у ссавців до 1%, а коня при важкій роботі – до 8%).

Тіло комах пронизане численними трахеями, що закінчуються трахеолами. Вони межують з клітинами і дифундують в них кисень. У багатьох літаючих комах трахеї розширюються і формують повітроносні мішки

Газообмін шляхом конвекції починається із зябрового дихання, яке характерне для ряду безхребетних: голкошкірі (шкірні зябра), молюски, а також для нижчих хордових (ланцетник, круглороті, личинки земноводних, ракоподібні, хрящові і кісткові риби). Із ускладненням організму відбувається зменшення кількості зябрових щілин: ланцетник – 90; міноги – 7; міксини – 6-14. Типова кількість у риб – 5, а в окремих примітивних видів акул – 7.

Риби також характеризуються наявністю плавального міхура.

Легеневе дихання характерне для наземних тварин: земноводні, плазуни, птахи, ссавці.

У птахів дихання є подвійним, оскільки відбувається, як при вдосі, так і при видосі. Це обумовлено наявністю дев'яти повітроносних мішків: чотирьох парних і одного непарного:

- шийні – парні;
- передні грудні – парні – парні;
- задні грудні (діафрагмальні) – парні;
- черевні (абдомінальні);
- міжключичний – не парний.

У тварин, що ведуть активний спосіб життя, розвиток легень є кращим.

4. Онтогенез органів дихання

Органи дихання закладаються у період диференціації кишкової трубки. Ротова ямка обмежена п'ятьма валиками (лобовим та парними щелепними) в процесі диференціації перетворюється в ротову та носову порожнини. Передні кінці верхньощелепних відростків з'єднуються і формують тверде піднебіння, що розділяє ці дві порожнини.

Гортань, трахея та легені розвиваються з вентральної стінки головної

(зябрової) кишки, з непарної борозни, позаду останньої пари зябрових щілин. Утворена трубка одним кінцем з'єднується з глоткою і перетворюється на гортань, а задня її частина розростається і перетворюється на зачаток трахеї.

Зачаток трахеї видовжується на кінці у вигляді парних міхурців – зачатків легень. Останні тягнуться у грудну порожнину де по мірі розвитку вкриваються вісцеральним листком плеври. Спочатку розвивається бронхіальне дерево, потім альвеолярне.

Джерела розвитку органів дихання:

- ендодерма – епітеліальні покриви гортані, трахеї, легень.
- мезодерма – вісцеральний та парієтальний листки плеври.
- мезенхіма – хрящі, м'язові елементи, судини.

5. Анатомічний зв'язок органів дихання та інших систем організму

Анатомічний зв'язок органів дихання та скелету – через біляносові порожнини (пазухи (*sinus paranasalis*)) – це порожнини між зовнішніми та внутрішніми пластинками окремих плоских кісток лицевого черепа, які функціонально не пов'язані з органами дихання, але анатомічно з'єднані з носовою порожниною. Форма та розміри біляносових пазух пов'язані з формою та розмірами черепа, тому характеризуються значними видовими особливостями.

Анатомічний зв'язок органів дихання і травлення – через носо-піднебінний канал та в ділянці носоглотки і ротоглотки.

Анатомічний зв'язок органів дихання та слухового аналізатору – через м'язово-трубний канал.

Анатомічний зв'язок носової порожнини та зорового аналізатору – через слізно-носовий канал.

6. Питання для самоконтролю

1. Які основні функції виконує апарат дихання?
2. На які групи поділяються органи дихання за функцією?
3. Охарактеризуйте структуру стінки органів дихання.
4. Які види епітелію вистеляють органи дихання?
5. Які морфологічні особливості властиві для носової порожнини?
6. З якими пазухами сполучається носова порожнина?
7. Яку роль у процесі дихання виконує носоглотка?
8. Яку роль у процесі дихання виконує гортань?
9. Яку роль у процесі дихання виконують трахея та бронхи?
10. Охарактеризуйте морфо-функціональну організацію легень.
11. Що таке бронхіальне дерево?
12. Що таке альвеолярне дерево?
13. Які структури формують ацинус?
14. Які функції виконує ацинус?
15. На які листки поділяється плевра?
16. Охарактеризуйте основні етапи філогенезу апарату дихання.
17. Охарактеризуйте основні стадії онтогенезу апарату дихання.

18. Охарактеризуйте анатомічний зв'язок органів дихання з іншими системами організму.

Лекція 18

МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА, ФІЛО-ОНТОГЕНЕЗ ОРГАНІВ СЕЧОВИДІЛЕННЯ

План:

1. Структура органів сечовиділення.
2. Морфологічна характеристика нирок.
3. Філогенез органів сечовиділення.
4. Онтогенез органів сечовиділення.
5. Основи функціонування нирок.
6. Питання для самоконтролю.

1. Структура органів сечовиділення

За функцією органи сечовиділення (або апарат сечовиділення (*organa uropoetica*)) розділяють на дві групи:

1. Сечоутворюючі органи:
 - нирки.
2. Сечовивідні органи:
 - сечоводи;
 - сечовий міхур;
 - сечівник (сечовипускний канал).

Топографія органів сечовиділення:

- нирки – в черевній порожнині;
- сечоводи – в черевній порожнині;
- сечовий міхур – пустий – в тазовій порожнині, наповнений – частково в черевній порожнині;
- сечівник – в тазовій порожнині.

Типи органів сечовиділення:

1. Паренхіматозні: нирки;
2. Трубочаті: сечовід, сечівник;
3. Порожнинні: сечовий міхур.

2. Морфологічна характеристика нирок

Нирка (*ren* (лат.), *nephros* (грец.)) – парний компактний паренхіматозний орган червоно-бурого кольору здебільшого бобоподібної форми, який виконує ряд функцій:

- найважливіша функція – видалення води та продуктів обміну, зокрема азотистих шлаків (сечовина, сечова кислота, креатинін), солей, сторонніх речовин (ліки, токсини та ін.);
- підтримка водно-сольового балансу;

- регуляція кислотно-лужної рівноваги;
- регуляція вмісту електролітів;
- ендокринна функція – синтез реніну і простагландинів;
- регуляція кровотворення – стимуляція утворення в плазмі еритропоєтину;
- знешкодження отруйних речовин у разі виходу з ладу печінки.

Нирки розташовані ретроперитонеально (позаочеревинно) – між поперековими м'язами та очеревиною. Права нирка розташована дещо краніальніше лівої. Маса лівої та правої нирок є приблизно однаковою.

Таблиця. Видові особливості маси нирок.

| Вид організму | Абсолютна маса (г) | Відносна маса (%) | Примітка |
|----------------------|--------------------|-------------------|-------------------------|
| Кінь | 900 – 1500 | 0,14 – 0,20 | |
| Верблюд | 1500 – 1800 | 0,17 – 0,20 | Права нирка дещо більша |
| Велика рогата худоба | 1000 – 1400 | 0,20 – 0,25 | |
| Як | 494 | 0,21 | |
| Свиня | 400 – 500 | 0,55 | |
| Собака | | 0,50 – 0,71 | |
| Кіт | | 0,34 | |
| Кріль | 18 – 24 | 0,60 – 0,70 | |
| Пацюк | 2,10 | 1,20 | |
| Мурчак | 4,30 | 0,89 | |
| Макака-резус | 14,3 | 0,55 | |
| Людина | 300 | 0,50 | Права нирка дещо менша |

У структурі нирки виділяють кілька елементів:

- фіброзна капсула нирки;
- кіркова зона;
- проміжна зона;
- мозкова зона;
- ниркові чаші;
- ниркова миска;
- початок сечоводу.

Фібозна капсула нирки утворена волокнистою сполучною тканиною і, в нормі, легко знімається. Поверх неї розташована жирова капсула, яка не є частиною нирки, і забезпечує фіксацію нирки до поперекових м'язів.

У нирці виділяють три зони:

1. Кіркова (сечоутворювальна) зона – розташована на периферії під капсулою. Вона представлена нирковими тільцями, звивистими трубочками, частинами прямих трубочок та соскових проток.
2. Мозкова (сечовивідна) – представлена нирковим пірамідами, верхівка яких направлена в глибину нирки і закінчується нирковим сосочком. Основу пірамід формують прямі трубочки та соскові протоки. Кількість пірамід, їх вираженість та відокремленість суттєво коливається, як у різних видів тварин, так і в межах одного виду.
3. Проміжна (погранична, судинна) – представлена дуговими артеріями, які розділяють кіркову та мозкову зони. Від них в кіркову зону відходять променеві артерії.

Структурно-функціональною одиницею нирки є нефрон Він сформований нирковим тільцем та нирковою трубочкою, яка має звивисті та прямі частини.

Ниркові, або мальпігієві тільця (*corpuskula renalis*) – мають діаметр 100-360 мкм, розташовані вздовж променевих артерій кіркової зони та є місцем безпосередньої фільтрації первинної сечі. До складу ниркового тільця входять наступні структури:

1. Приносна артеріола.
2. Виносна артеріола.
3. Судинний клубочок.
4. Капсула клубочка (Боумена-Шумлянського).

Судинний клубочок утворюється в результаті розгалуження приносної артеріоли на капіляри, що не анастомозують між собою і потім знову об'єднуються у виносну артеріолу. Діаметр виносної артеріоли є меншим ніж приносної. Це обумовлює зростання тиску в судинному клубочку, чим сприяє фільтрації сечі.

Капіляри обплетені спеціалізованими клітинами – подоцитами, що в цитоплазмі містять актинові філаменти і тому здатні скорочуватися.

Капсула клубочка є місцем збору відфільтрованої сечі, яка далі відводиться в трубочку нефрону. Трубочка спочатку є звивистою, а потім переходить у пряму частину, яка формує ниркову петлю (петлю Генле) та має звужену і розширену ділянки. Кінцева ділянка трубочки знову стає звивистою та впадає в соскову протоку. Остання прямує в центр нирки та закінчується на нирковому сосочку.

Окремі ділянки трубочки нефрону мають різне функціональне призначення, тому характеризуються відмінностями у структурі їх стінки. Дані відмінності проявляються у особливостях будови клітин, їх кількості, співвідношення окремих видів клітин.

За топографією виділяють три типи нефронів:

1. Короткі кіркові нефрони (1 %) – петля Генле коротка, тому нефрон цілком лежить в кірковій зоні.

2. Проміжні кіркові нефрони (~ 79%) – петля Генле середнього розміру, тому її частина опускається в мозкову зону.

3. Білямозкові (юкстамедулярні) нефрони (20 %) – ниркові тільця лежать в кірковій зоні на межі з мозковою зоною. Петля Генле довга і майже цілком знаходиться в мозковій зоні.

Кровопостачання нирок пов'язане з наявністю різних типів нефронів і поділяється на дві послідовні системи:

Первинну (кіркову) – проходить у капілярах ниркових клубочків, забезпечує фільтрацію первинної сечі і називається “Чудесною сіткою”.

Вторинну (юкстамедулярну) – проходить у капілярах каналців, забезпечує реабсорбцію поживних речовин та води.

Сукупність нефронів, які впадають в одну збірну ниркову трубочку, називаються – Нирковою часточкою (долькою).

Ниркова піраміда, разом з прилеглою до неї ділянкою кіркової зони називається – Нирковою часткою (долею)

Епітелій органів сечовиділення:

Одношаровий плоский епітелій – внутрішня поверхня капсули клубочка.

Кубічний епітелій – каналці нефрона.

Перехідний епітелій – ниркові чаші, ниркова миска, сечовід, сечовий міхур, сечівник.

Органи сечовиділення обох статей тісно пов'язані з органами розмноження, оскільки мають спільні вивідні шляхи:

- у самців – довжина спільної ділянки є значною (сечостатевий канал);
- у самок – довжина спільної ділянки є не значною (присінок піхви, зовнішні статеві органи).

3. Філогенез органів сечовиділення

У одноклітинних (інфузорія, амеба) та примітивних багатоклітинних організмів (гідра) виділення здійснюється дифузно всією поверхнею тіла. Спеціальні видільні структури відсутні.

У безпорожнинних (плоскі черви) розвивається система первинних видільних трубочок – протонефридів, які пронизують все тіло. Трубочки на одному кінці мають спеціальні “Полум’яні” клітини з війками, що всмоктують з тканин рідкі продукти обміну, а на другому – пору, що відкривається на поверхні тіла.

З розвитком целому (вторинної порожнини) та сегментації тіла у кільчатих червів “Полум’яні” клітини редукуються у війчасті лійки, від яких відходять видозмінені каналці – нефридії, які відкриваються на зовні тіла. Кожний сегмент тіла має пару таких видільних органів.

У комах рідкі продукти обміну виходять по мальпігієвим судинам в задню кишку, де йде всмоктування води. Зневоднені екскременти виводяться назовні через анальний отвір. Така система дозволяє понизити втрати води організмом.

У круглоротих функціонують «переднирки» (головні нирки, (*pronephros*)),

які у вигляді скупчення нечисленних трубочок – нефронів (ниркових каналців), розташовані уздовж передньо-верхньої частини порожнини тіла. Примітивні сечоводи відкриваються безпосередньо у клоаку, або у примітивний сечовий міхур, який утворюється шляхом розширення вольфових проток, або шляхом вип'ячування стінки клоаки.

У хрящових риб та земноводних вивідні трубочки подовжуються, стають більш звивистими, у їх стінці розвиваються ниркові (мальпігієві) тільця, що мають тісний зв'язок з кровоносними судинами. Так формуються «проміжні нирки» (тулубові, (*mesonephros*)), які у вигляді парних компактних органів видовженої форми, розташовані збоку від хребта в задній частині порожнини тіла.

Примітивні сечоводи (Вольфові протоки) впадають в клоаку від якої відділяється сечовий міхур.

У костистих риб структура органів сечовиділення подібна, за винятком відсутності клоаки.

У рептилій, птахів та ссавців формуються «дефінітивні нирки» (тазові (*metanephros*)), які розвиваються з двох зачатків:

- а) сечовіддільного, утвореного нефронами;
- б) сечовідвідного, представленого сечоводами, які у рептилій та птахів відкриваються в клоаку, а у ссавців – в сечовий міхур.

У рептилій сечовий міхур відходить від нижньої стінки клоаки, а у птахів він відсутній.

Основні напрямки філогенезу органів сечовиділення:

- концентрація та локалізація органів сечовиділення в обмежених ділянках тіла;
- зміщення органів сечовиділення в каудальну частину тіла;
- збільшення площі фільтрації сечі.

У процесі філогенезу у тварин формується кілька типів дефінітивних нирок. При їх класифікації за основу взято ступінь зрощення їх часток – “маленьких нирочок” (*renculus*).

Типи нирок ссавців:

1. Множинна нирка – утворена багатьма (до 100 і більше) відокремленими нирочками, які оточені спільною капсулою, а їх сечовивідні протоки впадають в спільний сечовід (ведмідь, видра, дельфін).

2. Борозниста багатососочкова нирка – нирочки зростаються бічними поверхнями. У нирці відсутня миска, а короткі протоки від ниркових чаш також впадають в спільний сечовід (велика рогата худоба).

3. Гладка багатососочкова нирка – нирочки зростаються кірковими зонами. Їх короткі сечовивідні протоки від ниркових чаш впадають в ниркову миску (свиня, дрібна рогата худоба, людина).

4. Гладка однососочкова нирка – нирочки зростаються всіма зонами. У нирці відсутні ниркові чаші, а єдиний великий нирковий сосок відразу відкривається в ниркову миску (більшість ссавців: собака, кіт, кінь).

4. Онтогенез органів сечовиділення

В онтогенезі спостерігається три покоління нирок:

Переднирка – закладається на ранньому етапі розвитку зародка в ділянці перших 2-10 ніжок мезодерми (сомітів), існує кілька десятків годин і не функціонує як орган сечовиділення.

Проміжна нирка – формується позаду переднирки з 10-29 сомітів і функціонує як орган сечовиділення протягом першої половини ембріонального розвитку.

Дефінітивна (постійна) нирка – починаючи з другого місяця розвитку диференціюється з двох зачатків:

А. Нефрогенний зачаток – нерозчленована на сегментні ніжки ділянка мезодерми, яка знаходиться в каудальній частині зародка. З нього формуються нефрони.

Б. Мезонефральна протока – дає початок збірним трубочкам, сосочковим каналцям, чашкам, мискам, сечоводам.

5. Основи функціонування нирок

Процес сечоутворення проходить в три етапи:

1. Фільтрація.
2. Реабсорбція.
3. Секреція (підкислення сечі).

Фільтрація сечі – діаметр приносячої артеріоли судинного клубочка є суттєво більшим ніж діаметр виносячої артеріоли, що призводить до різкого зростання тиску у капілярах клубочка. Саме це і забезпечує фільтрацію з капілярів у капсулу клубочка різних продуктів обміну та утворення “первинної сечі”. Фільтраційний бар’єр проникний для води, глюкози, солей натрію, калію, фосфору, низькомолекулярних білків (альбуміни). Не проходять: формені елементи крові, білки з високою молекулярною вагою (фібриноген, імунні тіла).

Реабсорбція сечі – це процес зворотного всмоктування води і речовин з первинної сечі в лімфу і кров. Основна суть реабсорбції полягає в тому, щоб зберегти організму всі життєво важливі речовини в необхідних кількостях. Зворотне всмоктування відбувається у всіх каналцях нефрону та збірних трубочках. Тут практично повністю абсорбуються вода, амінокислоти, глюкоза, вітаміни, білки, мікроелементи, значна кількість іонів Na^+ , Cl^- , і багато інших речовин. У результаті реабсорбції формується “вторинна сеча”.

Секреція (підкислення сечі) – Полягає у транспорті речовин з крові безпосередньо в просвіт різних трубочок нефрону та сосочкову протоку. Цей процес дозволяє швидко виділяти іони калію, органічні кислоти (сечова кислота), основи (креатинін, холін, гуанідин), ряд чужорідних організму речовин, таких як антибіотики (пеніцилін), барвники та інші.

Структура стінки сечовивідних органів:

- слизова оболонка
- м’язова оболонка
- серозна оболонка – у сечоводу та сечового міхура. Адвентиція – у сечівника.

Таблиця. Видові особливості нирок.

| Вид тварин | Відносна маса, % | Кількість пірамід |
|------------|------------------|-------------------|
| Собака | 0,5 – 0,7 | 12 – 17 |
| Свиня | до 0,66 | 10 – 12 |
| Корова | до 0,33 | 16-35 |
| Кінь | 0,14 – 0,2 | 10 – 12 |

6. Питання для самоконтролю

1. Як поділяють органи сечовиділення за функціональною ознакою?
2. Вкажіть топографічну характеристику органів сечовиділення.
3. Які функції виконують нирки?
4. Які структурні елементи містить нирка?
5. Які зони містить нирка?
6. Що таке нефрон і яка його структура?
7. Як поділяють нефрони за топографією?
8. Як побудоване ниркове тільце?
9. Які види епітелію вистеляють органи сечовиділення?
10. Як органи сечовиділення пов'язані з органами розмноження?
11. Охарактеризуйте основні етапи філогенезу органів сечовиділення?
12. Які типи нирок виділяють в ссавців?
13. Охарактеризуйте основні стадії філогенезу органів сечовиділення?
14. Охарактеризуйте процеси фільтрації, реабсорбції та секреції (підкислення) сечі.

Лекція 19

СТРУКТУРА ТА РОЗВИТОК ОРГАНІВ РОЗМНОЖЕННЯ САМЦІВ

План:

1. Структура статевого апарату самців.
2. Морфофункціональні особливості окремих відділів органів розмноження самців.
3. Філогенез органів розмноження самців.
4. Ембріогенез органів розмноження самців.
5. Питання для самоконтролю.

1. Структура статевого апарату самців

Розмноження (здатність до самовідтворення) є однією з основних властивостей всіх живих організмів, що забезпечує безперервність і

спадкоємність життя, існування кожного виду.

Здатність сільськогосподарських тварин до розмноження – один з основних показників, що визначають їх господарську цінність.

Органи розмноження самців (або статевий апарат самців (*organa genitalia masculina*)) представлені органами різної будови, які продукують статеві клітини, забезпечують їх дозрівання, накопичення та введення в статеві шляхи самки. Ці органи розташовані в наступній послідовності: сім'яниковий мішок, сім'яники, придатки сім'яника, сім'явиносні протоки, сім'яниний канатик, сечостатевий канал, додаткові статеві залози, статевий член, препуцій.

За розташуванням органи статевої системи самців поділяються на:

1. Розташовані поза черевною і тазовою порожнинами тіла: сім'яний мішок, сім'яник, Придаток сім'яника, частина сім'япроводу, сім'яний канатик, частина сечостатевого каналу, статевий член, препуцій
2. Розташовані в черевній і тазовій порожнинах тіла: частина сім'япроводу, частина сечостатевого каналу, додаткові статеві залози

За будовою органи статевої системи самців поділяються на:

1. Трубочаті – придаток сім'яника, сім'япровід, сечостатевий канал.
2. Печеристі – статевий член.
3. Залозисті – сім'яник, додаткові статеві залози.
4. Шкірно-м'язові – сім'яниковий мішок, препуцій.
5. Паренхіматозні – сім'яники.

2. Морфофункціональні особливості окремих відділів органів розмноження самців

Сім'яний мішок (*saccus testicularis*) – випин черевної стінки, який служить вмістилищем для сім'яників і їх придатків та забезпечує підтримання оптимальної температури для сперматогенезу (не вище 35° С).

Сім'яник (*testis, s. orchis, s. didymis*) – парний паренхіматозний орган, основними функціями якого є продукування статевих клітин (спермій) та статевих гормонів (тестостерон) самців.

Основу паренхіми сім'яника становлять два типи каналців:

Звивисті, або сім'яутворюючі (сперматогенні) – мають форму зигзагоподібної трубки складеної у петлю кінці, якої об'єднуються біля середостіння.

Прямі, або сім'явивідні – формують середостіння сім'яника.

Звивисті каналці вистелені сперматогенним епітелієм, що містить сперматогенні клітини – це особливий тип клітин, який продукує спермії і разом зі статевими клітинами самок має суттєві відмінності від інших клітини організму.

Сперматогенний епітелій також формує гематотестикулярний бар'єр, основою якого є клітини Сертолі, які:

- створюють умови для сперматогенезу;

- формують скелет для розвитку сперміїв;
- забезпечують живлення сперміїв;
- захищають спермії від імунної системи організму, оскільки вони з'являються під час статевого дозрівання і для імунної системи є “чужорідними”.

Придаток сім'яника (*epididymis*) – прилягає збоку до сім'яника та сформований виносними канальцями, які, об'єднуючись, формують протоку придатка.

Функції придатка сім'яника:

- накопичення сперміїв (20-40 млрд. у бика);
- дозрівання сперміїв (8-20 днів);
- надання сперміям негативного заряду, що захищає їх від руйнування в статевих шляхах самки;
- зберігання та підтримання запліднюючої здатності сперміїв (2-3 міс.).

Таблиця. Довжина протоки придатка сім'яника.

| Вид тварин | Довжина протоки |
|-------------|-----------------|
| Кобель | 5 – 8 м |
| Кнур | 17 – 18 м |
| Баран і цап | 47 – 58 м |
| Бугай | 30 – 50 м |
| Жеребець | 20 – 86 м |

Сім'явиносна протока, або сім'япровід (*ductus deferens*) – трубчатий орган, який забезпечує відведення сперміїв від придатка сім'яника в сечовидільну систему.

Сечостатевий канал (*canalis urogenitalis*) – трубчатий орган, який утворюється в результаті об'єднання сечівника та сім'явиносної протоки. Більша його частина входить до складу статевого члена та закінчується на його голівці. Сечостатевий канал забезпечує виведення сперміїв назовні тіла.

Статевий член (*penis*) – парувальний орган, що забезпечує введення статевих клітин самця в статеві органи самки. Статевий член сформований:

1. Печеристим тілом статевого члена, білкова оболонка якого формує порожнини (каверни), що є видозміненими судинами і під час ерекції наповнюються артеріальною кров'ю.
2. Сечостатевим каналом.
3. М'язом – відтягувачем статевого члена.

Преупцій, або крайня плоть (*preputium*) – шкірна складка на вентральній

черевній стінці, що вкриває голівку статевого члена.

Таблиця. Види епітелію слизової оболонки.

| Ділянки слизової оболонки | Тип епітелію |
|--------------------------------|----------------------------|
| Звивисті сім'яні каналці | сперматогенний |
| Прямі сім'яні каналці | однорядний призматичний |
| Канальці сітки сім'яника | однорядний кубічний |
| Виносні каналці | дворядний війчастий |
| Протік придатка | |
| Сім'япровід | |
| Уретра (тазова частина) | перехідний |
| Уретра (перешийок) | багатошаровий призматичний |
| Уретра (статевочленна частина) | |
| Уретра (ділянка головки) | багатошаровий плоский |

3. Філогенез органів розмноження самців

У одноклітинних та первинних багатоклітинних спеціальні органи розмноження відсутні. Всі клітини є рівноцінні і можуть брати участь у розмноженні шляхом простого поділу на дві дочірні клітини – це безстатеве або вегетативне розмноження.

З ускладненням організму, у різних ділянках тіла розвиваються макрогамети та мікрогамети, що є первинними статевими клітинами відповідно самки та самця. Статеві органи ще відсутні. Прикладом є губки.

Подальший розвиток організмів обумовлює розвиток та концентрацію статевих клітин в певних ділянках тіла. У кишковопорожнинних вони локалізуються в ектодермі і після дозрівання випадають у зовнішнє середовище. У гідри поряд зі статевим розмноженням спостерігається і вегетативне – брунькування.

Організми, у яких одночасно розвиваються статеві клітини самців і самиць називаються гермафродитними (черви).

Якщо розвиток різностатевих клітин проходить в різних організмах то вони називаються гонохоризмними. Роздільностатевість починає спостерігатися у ланцетника та вищих тварин.

Формування вторинної порожнини (целому) поєднується з утворенням гонад – спеціальних органів для розвитку статевих клітин. У кільчатих червів дозрілі гамети через розрив стінки виводяться у целомічну порожнину, а звідти через нефридіальні каналці – на поверхню тіла. Тут поєднуються статеві та видільні системи.

У риб та земноводних розвиваються статеві залози – сім'яники та

трубкоподібні органи для виведення спермій – це вивідні (вольфові) протоки нирок.

У рептилій та птахів розвиваються придатки сім'яників, сім'япроводи та примітивні парувальні органи в ділянці клоаки.

У ссавців сім'яники і їх придатки здебільшого виносяться з порожнини тіла у спеціальний сім'яниковий мішок. Розвиваються додаткові статеві залози, статевий член та препуцій.

4. Ембріогенез органів розмноження самців

Органи розмноження у ссавців обох статей закладаються в кінці зародкового на початку плідного періоду у вигляді двох статевих складок мезотелію на вентромедіальних поверхнях проміжних нирок (вольфових тіл). Поряд з протоками останніх (вольфовими протоками) із борозн ціломічного епітелію формуються мюлерові протоки.

Далі статеві складки розростаються у валики – “індиферентні зачатки” статевих залоз, однакові для обох статей.

Статева ідентифікація гонад у плодів телят починається з 40-45 добового віку

У процесі розвитку сім'яників мезотелій востає у зачатки залоз, формуючи звивисті сім'яні каналці.

Проміжна нирка редукується. Її частина востає у сім'яник у вигляді прямих сім'яних каналців, об'єднаних у сім'яникову сітку, а також переходить у головку придатка сім'яника, формуючи виносні каналці.

У подальшому вольфова протока перетворюється у канал придатку сім'яника та сім'япровід. Мюллерова протока редукується і перетворюється у чоловічу матку та піхву.

Сім'яники зі серозною оболонкою через паховий канал опускаються в сім'яний мішок. Паралельно проходить формування пахової зв'язки.

Зовнішні статеві органи спочатку мають вигляд статевого горбика попереду клоаки, обмеженого сечостатевими складками та валиками.

В подальшому горбик диференціюється у статевий член, складки зростаються у сечостатевий канал, а валики перетворюються у калитку.

Схема заповнення печеристих тіл кров'ю:

1. Артерії, що підходять до печеристих тіл:
 - товста м'язова оболонка;
 - широкий просвіт.
2. Артерії в перегородках печеристих тіл:
 - в спокійному стані спіралеподібно закручені;
 - в t. intima містять міоцити, що виконують роль клапанів.
3. Судинні порожнини печеристих тіл:
 - тонкі стінки, вистелені епітелієм.
4. Невеликі венозні тонкостінні судини.
5. Глибокі вени
 - товста стінка;

- гладкі міоцити у всіх трьох оболонках;
- при ерекції просвіт закривається

Додаткові статеві залози (міхурцева, передміхурова, цибулинно-сечівникова) забезпечують виділення в просвіт сечостатевого каналу спеціального секрету, що є стабілізуючим, розбавляючим, активуючим і живильним середовищем для спермійів.

Міхурцева залоза виділяє секрет в сечостатевий канал після проходженням по ньому спермійів.

Передміхурова залоза виділяє секрет в сечостатевий канал під час проходженням по ньому спермійів.

Цибулинно-сечівникова залоза виділяє секрет в сечостатевий канал перед проходженням по ньому спермійів.

5. Питання для самоконтролю

1. Вкажіть органи розмноження самців, розташовані в порожнинах тіла.
2. Які зв'язки містяться в середині сім'яного мішка?
3. Які види каналців містяться в сім'янику та його придатку?
4. Які функції виконують клітини Сертолі?
5. Які функції забезпечує придаток сім'яника?
6. Якими видами епітелію вистелені статеві органи самця?
7. Які структури формують основу статевого члена?
8. Чим прикрита голівка статевого члена?
9. Охарактеризуйте основні етапи філогенезу органів розмноження самців.
10. Охарактеризуйте основні стадії онтогенезу органів розмноження самців.
11. Які додаткові статеві залози містяться в статевих органах самця?
12. Які органи розмноження самця є парними, а які непарними?
13. У якому органі поєднується сечовидільний та статевий апарати самця?
14. Який орган самця містить печеристі тіла?

Лекція 20

СТРУКТУРА ТА РОЗВИТОК ОРГАНІВ РОЗМНОЖЕННЯ САМОК

План:

1. Структура статевого апарату самок.
2. Морфофункціональні особливості окремих відділів органів розмноження самок.
3. Філогенез статевої системи самок.
4. Ембріогенез статевої системи самок.
5. Структура та особливості формування плаценти.
6. Статеве дозрівання.
7. Питання для самоконтролю.

1. Структура статевого апарату самок

Органи розмноження самок (або статевий апарат самок (*organa genitalia feminina*)) представлені органами різної будови, які виконують наступні функції:

1. Продукція статевих клітин та гормонів.
2. Запліднення і транспорт зигот.
3. Розвиток ембріона (плода).
4. Забезпечення пологів.

Статеві органи самок розташовані в наступній послідовності:

1. Яєчник.
2. Маткова труба.
3. Матка.
4. Піхва.
5. Присінок піхви.
6. Зовнішні статеві органи.

За розташуванням органи статевої системи самок поділяються на:

1. Розташовані в черевній і тазовій порожнинах:
 - яєчник;
 - маткова труба;
 - матка;
 - краніальна частина піхви;
2. Розташовані поза черевною і тазовою порожнинами:
 - каудальна частина піхви;
 - присінок піхви;
 - зовнішні статеві органи;

За будовою органи статевої системи самок поділяються на:

1. Паренхіматозні – яєчники.
2. Залозисті – яєчники.
3. Трубчасті – маткові труби, матка, піхва, присінок піхви.
4. Шкірно-м'язові – статеві губи.
5. Печеристі – присінок піхви, клітор.

2. Морфофункціональні особливості окремих відділів органів розмноження самок

Яєчник (*ovarium*) – парний паренхіматозний орган овальної форми, який продукує статеві клітини (яйцеклітини) та статеві гормони самок.

Залежно від фізіологічного стану організму та етапу статевого циклу самки у яєчнику можна виявити:

- фолікули на різній стадії розвитку: примордіальні, первинні, вторинні, третинні (Граафові міхурці), атрезуючі;
- місце овуляції;
- жовте тіло;
- біле тіло.

Маткова труба (яйцепровід (*tuba uterina, s. salpinx*)) – парний трубчатий

орган, один кінець якого розташований біля яєчника, а інший впадає в ріг матки. Маткова труба забезпечує:

- захоплення яйцеклітини;
- запліднення яйцеклітини і утворення зиготи;
- проведення зиготи у ріг матки.

Матка (*uterus* (лат.), *metra* (грец.)) – порожнистий м'язовий орган, що забезпечує розвиток зародка від його імплантації до народження. За будовою матка свійських тварин належить до типу дворогих, оскільки поділяється на:

- два роги
- тіло
- шийку

Піхва (*vagina*) – м'язово-еластичний трубчатий орган, який служить парувальним органом та родовими шляхами.

Присінок піхви (*vestibulum vaginae*) – це ділянка між зовнішнім отвором сечівника та зовнішніми статевими органами, у якій статева система самки поєднується з сечовидільною. Стінка присінка піхви містить:

- печеристі ділянки, утворені венами;
- м'яз – стискач присінка;
- більші залози слизової оболонки;
- менші залози слизової оболонки.

Стінка матки, піхви, присінку піхви та соромітних губ є досить еластичною і може сильно розтягатися під час виношування плоду та пологів.

3. Філогенез статевого апарату самок

У нижчих тварин формування органів розмноження самців та самок є або пов'язаним, що обумовлено гермафродитністю, або низькою диференційованістю на окремі частини. Запліднення зовнішнє, або внутрішнє (з допомогою клоаки).

У риб та земноводних розвиваються статеві залози – яєчники та трубкоподібні вивідні органи – яйцепроводи, які відкриваються у клоаку. У костистих риб клоака відсутня.

Включно до плазунів яєчник є парним органом, проте у птахів розвивається лише лівий яєчник.

У плазунів та птахів яйцепроводи досягають високого диференціювання. Вони поділяються на відділи, які секретують речовини для утворення третинних оболонок яйцеклітин (формуючи яйце) та відкриваються у клоаку.

У птахів розвивається лише лівий яєчник.

У ссавців розвивається орган для виношування плоду – матка, формується парувальний орган – піхва та виділяються зовнішні статеві органи.

Типи запліднення на розвитку зародка:

- овіпара – зовнішнє запліднення та зовнішній розвиток зародка: риби, земноводні;

- ovovivipara – внутрішнє запліднення та зовнішній розвиток зародка (яйце-живородіння): рептилії, птахи;
- vivipara – внутрішнє запліднення та внутрішній розвиток зародка (живородіння): ссавці

4. Ембріогенез статеві системи самок

Органи розмноження у ссавців обох статей закладаються в кінці зародкового на початку плідного періоду у вигляді двох статевих складок мезотелію на вентромедіальних поверхнях первинних нирок (вольфових тіл). Поряд з протоками останніх (вольфовими протоками) із борозн ціломічного епітелію формуються мюллерові протоки.

Ембріогенез статевих залоз самок та самців є спільним до формування їх “індиферентних зачатків”.

У процесі розвитку яєчників мезотелій востає у зачатки залоз. З них розвиваються статеві клітини і формуються фолікули. Вольфові протоки у самок редукуються. З передніх ділянок мюллерових проток утворюються яйцепроводи, з середніх – матка, а зі задніх – піхва

Зовнішні статеві органи спочатку мають вигляд статевого горбика попереду клоаки, обмеженого сечостатевими складками та валиками.

При подальшому диференціюванні статевий горбик перетворюється у клітор, а статеві складки та валики – у статеві губи.

Особливості зростання мюллерових проток обумовлює формування різних типів маток:

1. Подвійна матка та подвійна піхва – мюллерові протоки не зростаються по всій довжині (сумчаті).
2. Подвійна матка – мюллерові протоки зростаються каудальними кінцями, формуючи одну піхву (слон, деякі гризуни).
3. Двороздільна матка – одна шийка матки, а тіло розділене глибокою перегородкою (рукокрилі, деякі гризуни).
4. Дворога матка – єдина шийка і тіло матки та парні роги (більшість домашніх тварин).
5. Проста матка – матка має велике тіло без рогів (примати).

5. Структура та особливості формування плаценти

Плідні оболонки – це тимчасові утворення у матці вагітної самки, що оточують плід. Виділяють три оболонки:

- внутрішня – водяна (*amnion*).
- середня – сечова (*allantois*).
- зовнішня – судинна (*chorion*).

Плацента (*placenta*) – орган, що розвивається у вагітній матці з плідних оболонок плода, здійснює зв’язок плоду з материнським організмом та виконує функції:

- трофічну – забезпечує плід киснем та поживними речовинами;
- видільну – відводить від плоду вуглекислий газ та продукти обміну;

- захисну (плацентарний бар'єр) – захищає плід від токсичних речовин;
- ендокринну – синтезує гормони, що впливають на організм матері.

Плацента ділиться на:

- материнську частину – утворену зміненою слизистою оболонкою матки, що містить крипти (заглиблення в слизистій оболонці);
- плідну частину, представлену ворсинками судинної оболонки плоду (хоріону), що врастають у крипти матки.

За розташуванням ворсинок хоріону і крипт слизової оболонки матки, плаценти поділяють:

- дифузну (розсіяну) – ворсинки рівномірно покривають всю поверхню хоріона (кобила, свиня, ослиця, верблюдиця);
- котиледонову (множинну) – ворсинки хоріона розміщені групами – котиледонами, які кріпляться до карункулів слизової оболонки матки (жуйні);
- кільцеподібну (зональну) – ворсинки хоріона розташовані у вигляді смужки, яка оточує плід (м'ясоїдні);
- дископодібну – ворсинки хоріона розташовані на обмеженій ділянці у формі диску (примати і гризуни).

Плаценти за характером зв'язку плодової і материнської частин поділяють:

- епітеліохоріальну – між кровоносними судинами ворсин і крипт розташовуються два шари епітелію (епітелій ворсин і крипт) (свині, коні, верблюди);
- десмохоріальну – епітелій крипт частково злушується і ворсинки хоріону сильніше занурюються у сполучну тканину матки (жуйні);
- ендотеліохоріальну – внаслідок руйнування епітелію і частини сполучної тканини матки, епітелій ворсин прилягає безпосередньо до ендотелію судин матки (м'ясоїдні);
- ворсинки хоріону, руйнують епітелій і сполучну тканину матки та, ушкоджуючи стінки судин, проникають в кровоносні лакуни (примати, кролик, морська свинка);
- ахоріальну, або безворсинчату – живлення плоду здійснюється через ембріотроф ("маткове молочко"), яке секретується епітелієм матки (кенгуру, кит).

Таблиця. Типи епітелію статевих органів самок.

| Відділ статевих органів | Вид епітелію |
|-------------------------|--|
| Яєчник | Зародковий |
| Яйцепровід | Війчастий |
| Матка | Одношаровий циліндричний з окремими війчастими клітинами |
| Піхва | Багатошаровий плоский |

6. Статеве дозрівання

Оскільки потомство тварин народжується з недорозвиненими статевими органами, тому здібність до розмноження виявляється лише в певному віці, з настанням статевої зрілості тварин.

Статеве дозрівання – це комплекс морфофункціональних процесів направлених на становлення відтворювальної функції організму. Даний стан характеризується ознаками:

- статеві органи досягають повного розвитку;
- у статевих залозах дозрівають статеві клітини;
- формується статева поведінка тварин (збудження, потяг, статеві рефлексії);
- у ендокринній тканині гонад починають посилено вироблятися статеві гормони;
- у самок виявляються циклічні зміни в статевих шляхах.

Таблиця. Терміни статевого дозрівання

| Вид тварин | Терміни статевого дозрівання |
|-------------|------------------------------|
| Кіт | 5 міс. |
| Собака | 7 міс. |
| Свиня | 6 міс. |
| Вівця, коза | 7 міс. |
| Корова | 7,5 міс. |
| Кобила | 16 міс. |

7. Питання для самоконтролю.

1. Розташуйте послідовно органи розмноження самки.
2. Які функції виконує статевий апарат самок?
3. Які структури можна виявити в яєчнику?
4. Які види фолікулів містить яєчник?
5. У якому органі відбувається запліднення яйцеклітини?
6. Які частини має матка свійських тварин?
7. Який орган самки містить печеристі ділянки?
8. У якому органі поєднується сечовидільний та статевий апарати самки?
9. Охарактеризуйте основні етапи філогенезу статевого апарату самки.
10. Охарактеризуйте основні стадії онтогенезу статевого апарату самки.
11. Які типи маток виявляють в тварин?
12. На які частини поділяється плацента?
13. Які види плацент виділяють за розташуванням ворсинок хоріону і

крипт слизової оболонки матки?

14. Які види плацент виділяють за характером зв'язку плодової і материнської частин?

Лекція 21

МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТА ФІЛОГЕНЕЗ ОРГАНІВ КРОВООБІГУ

План:

1. Загальна характеристика органів кровообігу.
2. Філогенез органів кровообігу.
3. Питання для самоконтролю.

1. Загальна характеристика органів кровообігу

Серцево-судинна система забезпечує обмін речовин в організмі, шляхом постійної циркуляції по її судинах крові та лімфи, які виконують роль рідкого транспорту і підтримують ряд функцій.

Функції серцево-судинної системи:

1. Трофічна – постачання поживних речовин з кишечника до тканин організму.
2. Видільна – виведення продуктів обміну.
3. Дихальна – постачання O_2 та видалення CO_2 .
4. Гуморальна – транспорт гормонів та біологічно активних речовин.
5. Захисна – лейкоцити знешкоджують чужорідні речовини, а здатність до зсідання запобігає крововтраті.
6. Терморегулююча – відводить надлишок тепла від тканин.

Постійна циркуляція крові та лімфи в організмі підтримується наступними факторами:

- нагнітальною функцією серця;
- скороченням стінок судин;
- клапанним апаратом серця та вен;
- скороченням м'язів, які ще називають периферичним серцем;
- різницею тиску в артеріях та венах;
- зміною тиску в грудній та черевній порожнинах під час дихання.

Серцево-судинна система включає у себе три компоненти:

- серце;
- кровеносні судини;
- лімфатичні судини;

При цьому, серце і кровеносні судини об'єднують у систему кровообігу.

Лімфатичні судини розглядають, як частину лімфатичної системи, до якої ще належать лімфатичні вузли.

Кровеносні судини являють собою замкнену систему розгалужених трубок різного діаметру, що входять до складу малого та великого кіл кровообігу.

Структура малого кола кровообігу: початок – правий шлуночок серця → стовбур легеневої артерії, що несе венозну кров → капіляри легень → легеневі вени, що несуть артеріальну кров → закінчення – ліве передсердя.

Структура великого кола кровообігу: початок – лівий шлуночок серця → аорта → артерій з поступовим зменшенням діаметру → судини мікроциркуляторного русла → вени з поступовим збільшенням діаметру → порожнисті вени → закінчення – праве передсердя.

Велике коло кровообігу умовно поділяють на два відділи:

1. Парієтальний (соматичний) відділ – кровопостачає апарат руху та шкіру.
2. Вісцеральний (нутрощевий) відділ – кровопостачає внутрішні органи.

Даний поділ має важливе значення для клінічної анатомії, оскільки ці два відділи формують «парієтально-вісцеральну рівновагу», забезпечуючи перерозподіл крові в організмі під час різних функціональних станів. Наприклад, після їди кров відтікає від звужених судин шкіри, м'язів, мозку в розширені судини кишечника. Це сприяє швидкому та повнішому всмоктуванню поживних речовин в судини слизової оболонки кишечника. З цієї ж причини, після їди організм відчуває сонливість. І навпаки, під час важкої фізичної праці, судини внутрішніх органів звужуються направляючи більшу кількість крові до м'язів для їх кращого живлення і забезпечення киснем. Характерний перерозподіл крові також відбувається в організмі вагітної самки, особливо в другій половині вагітності, коли великий плід (або численні плоди) потребують багато енергетичних та пластичних ресурсів для свого росту.

За потреби, у структурі великого кола кровообігу роблять акцент на його окремих ділянках:

- серцевий кровообіг;
- печінковий кровообіг;
- нирковий кровообіг;
- мозковий кровообіг та інші.

Час повного проходження крові по колу кровообігу є досить малим і суттєво залежить від розміру тварини.

Таблиця. Час одного повного кровообігу в стані спокою.

| Вид організму | Час одного повного кровообігу, с |
|------------------------|----------------------------------|
| кінь | 31 |
| людина (доросла) | 22-23 |
| людина (новонароджена) | 12 |
| собака | 15 |
| коза | 14 |

Загальний план розміщення головних судинних стовбурів визначається будовою основних опорних скелетних частин організму і обумовлений:

- розташуванням основного стержня тіла вздовж однієї осі;
- двосторонньою симетрією – поділ судин на ліві (лівосторонні) та праві правосторонні;
- сегментацією – відгалуження дрібніших гілок в окремих сегментах.

Топографія судин характеризується:

- магістральністю – проходження найкоротшим шляхом;
- захищеністю – судини проходять у місцях найбільш захищених найменш травмованих, тобто вентрально від хребців, медіально від кісток та в кутах суглобів;
- відповідністю назв ділянкам, які вони кровопостачають;
- функціональністю – кількість, діаметр і порядок надходження судин до органів залежить від функціональної активності та ембріональної закладки останніх. Тому перші судини, що відходять від аорти, йдуть до серця, голови, шиї і ін.

2. Філогенез органів кровообігу

У одноклітинних та найпростіших багатоклітинних обмін речовин в середині тіла та з навколишнім середовищем здійснюється шляхом дифузії.

З ускладненням будови тіла (губки, медузи, поліпи) все більше клітин втрачають контакт із зовнішнім середовищем і їх живлення відбувається завдяки міжклітинній рідині, що циркулює по міжклітинних щілинах, які не мають власної стінки.

У подальшому (комахи, ракоподібні) в цих щілин формується стінка і вони перетворюються у канали, вистелені 1 шаром ендотелію та заповнені безбарвною рідиною – гемолімфою, яка рухається по каналах завдяки рухам самої тварини. Ці примітивні судини відкриваються у особливі порожнини – лакуни. Це вже є сформована примітивна не замкнена кровоносна система.

Далі в стінках певних ділянок каналів розвиваються м'язові елементи і вони перетворюються на пульсуючі ділянки, що проштовхують гемолімфу (молюски).

Наступним етапом є формування замкненої кровоносної системи. Найбільш примітивною вона є у червів – немуртин і складається з однієї пульсуючої спинної та двох черевних судин, з'єднаних метамерно.

У кільчатих червів починається сегментація судинної системи. Сегментні артерії в подальшому стануть основою для розвитку паріетальних та вісцеральних судин.

З розвитком зябрового дихання (у ланцетника) проходить функціональний розподіл судин: спинна та черевна поздовжні судини стають аортами, біля яких розвиваються непарна підкишкова вена та парні передня та задня кардинальні вени, які об'єднуються у протоки Кюв'є, що впадають у венозний синус черевної

аорти.

У зябровому апараті розвиваються капіляри. Черевна аорта під глоткою починає пульсувати, а на зябрових артеріях, яких є кілька десятків пар, формуються зяброві серця.

У круглоротих з'являються еритроцити. Замість зябрових сердець в основі голови розвивається справжнє м'язове серце, що має дві камери: 1) передсердя, до якого прилягає венозний синус; 2) шлуночок, який переходить у артеріальну цибулину. Зябрових артерій є до 15 пар.

Аналогічна будова серця зберігається у риб. Проте у них кількість зябрових артерій зменшується до 6 пар. Збільшується протяжність та ускладнюється галуження капілярів.

З переходом до легеневого дихання у амфібій формується трикамерне серце (два передсердя і один шлуночок). З'являються легеневі вени та проходить повне розділення системного та легеневого кіл кровообігу. Розвивається задня порожниста вена, а задня кардинальна вена зменшується у розмірі і впадає у неї.

У рептилій з артеріальної цибулини серця виділяється аорта та легенева артерія, основою для якої є 6 пара зябрових артерій. Деякі види в шлуночку мають неповну перегородку, яка розділяє його на ліву та праву частини.

В загальному, перехід до легеневого дихання супроводжується редукуванням I, II та V пар зябрових артерій. З III пари розвиваються внутрішні сонні артерії, з IV пари – дуга аорти: права і ліва у плазунів, права у птахів, ліва у ссавців, з VI пари – легеневі артерії.

У птахів, завдяки появі чотирикамерного серця (два передсердя та два шлуночки), артеріальна кров повністю відділяється від венозної.

У ссавців зберігається чотирикамерне серце, формується передня порожниста вена, в яку впадає непарна вена, що є залишком кардинальних вен.

3. Питання для самоконтролю

1. Які функції виконує серцево-судинна система?
2. Якими факторами підтримується постійна циркуляція крові та лімфи в організмі?
3. На які частини поділяється серцево-судинна система?
4. Охарактеризуйте загальну структуру великого та малого кіл кровообігу.
5. Які фактори впливають на загальний план розміщення головних судинних стовбурів організму?
6. Чим характеризується топографія судин?
7. Охарактеризуйте особливості філогенезу органів кровообігу в тварин, що не мають легеневого дихання.
8. Охарактеризуйте особливості філогенезу органів кровообігу в тварин, що мають легеневе дихання.

БУДОВА ТА ОНТОГЕНЕЗ СЕРЦЯ

План:

1. Загальна характеристика серця.
2. Морфологічні особливості серцевого м'язу.
3. Онтогенез серця.
4. Кровопостачання та іннервація серця.
5. Основи функціонування серця.
6. Питання для самоконтролю.

1. Загальна характеристика серця

Серце (*cor* (лат.), *kardia* (грец.)) – центральний і основний орган кровоносної системи, який виконує нагнітальну функцію і забезпечує течію крові по судинах.

Морфологічно серце – це м'язовий орган з порожниною в середині. Серце має конічну форму з розширеною основою (*basis cordis*) та звуженою верхівкою (*apex cordis*).

Порожнина серця поділяється на 4 камери:

1. Ліве передсердя – у нього впадають легеневі вени.
2. Праве передсердя – у нього впадають порожнисті вени.
3. Лівий шлуночок – з нього починається аорта.
4. Правий шлуночок – з нього починається стовбур легневих артерій.

Зовні на серці помітні борозни, що вказують на межі між його структурними частинами (передсердями та шлуночками):

1. Вінцева борозна – розділяє передсердя від шлуночків
2. Підпазушна міжшлуночкова борозна, або права поздовжня борозна – розділяє шлуночки з правого боку серця
3. Біляконусна міжшлуночкова борозна, або ліва поздовжня борозна – розділяє шлуночки з лівого боку серця.

Щоб скерувати потік крові в одному напрямі серце має спеціальні структури, які утворюють клапанний апарат серця. До нього належать дві групи клапанів:

1. Передсердно-шлуночкові клапани – відділяють передсердя від шлуночків:
 - двостулковий (мітральний) клапан разом з його сухожилковими струнами та двома сосочковими м'язами лівого шлуночка;
 - тристулковий клапан разом з його сухожилковими струнами та трьома сосочковими м'язами правого шлуночка.
2. Півмісяцеві (кишенькові) клапани – лежать в основі основних артеріальних судин серця:
 - тристулковий клапан аорти;
 - тристулковий клапан стовбура легневих артерій.

У стінці серця, навколо прикріплення клапанів, накопичується волокниста

сполучна (фіброзна) тканина. Вона має форму кільця та формує фіброзний скелет серця. Фіброзні кільця забезпечують збереженість форми та розмірів основних отворів серця та є місцем прикріплення м'язів. Виділяють 4 кільця:

1. Передсердно-шлуночкове ліве кільце.
2. Передсердно-шлуночкове праве кільце.
3. Кільце аорти.
4. Кільце стовбура легеневої артерії.

У фіброзному кільці аорти корів з віком формуються 1-2 серцеві кістки.

Зовні серце оточене осердям, або перикардом (*pericardium*), який утворений двома серозними листками (зовнішнім і внутрішнім) та одним фіброзним листком, розташованим між ними. Між осердям та серцем розташована щілиноподібна порожнина, яка містить незначну кількість серозної рідини.

Стінка серця сформована трьома оболонками:

1. Зовнішня серозна оболонка, або епікард (*epicardium*);
2. Середня, або м'язова, або міокард (*myocardium*);
3. Внутрішня, або ендокард (*endocardium*).

Епікард утворюється при переході внутрішнього серозного листка осердя на серце. Епікард зовні він вкритий одношаровим плоским епітелієм (мезотелієм), під яким залягає сполучнотканинна пластинка та певна кількість жирової тканини.

Ендокард зовні він вкритий одношаровим плоским епітелієм (ендотелієм), під яким залягає пухка сполучна тканина, в середині якої розташовані гладкі міоцити.

2. Особливості серцевого м'язу

Серцевий м'яз (міокард) – побудований з посмугованої м'язової тканини, яка володіє властивостями гладких м'язів і здатна до безперервних ритмічних автоматичних скорочень, що чергуються з розслабленнями.

У різних ділянках серця міокард поділяється на кілька шарів:

- шари м'язів передсердь:
 - зовнішній – поперечний;
 - внутрішній – поздовжній;
- шари м'язів шлуночків:
 - зовнішній – косопоздовжній;
 - середній – три 8-подібних шари;
 - внутрішній – косопоздовжній.

Порівняльні характеристики серцевого м'язу:

- скелетні м'язи:
 - діаметр волокон: 10 – 100 мкм
 - довжина волокон: 1 – 40 мкм
- серцевий м'яз:
 - діаметр кардіоміоцитів: 14 – 20 мкм
 - довжина кардіоміоцитів: 75 – 80 мкм

○ гладкі м'язи:

- діаметр міоцитів: 3 – 8 мкм
- довжина міоцитів: 15 – 200 мкм

Таблиця. Морфометричні характеристики кардіоміоцитів мають виражені видові відмінності.

| Вид тварин | Середній діаметр, мкм | Коливання, діаметру, мкм |
|------------|-----------------------|--------------------------|
| Вівця | 12,6 | 8,4 – 16,8 |
| Свиня | 14,3 | 10,5 – 21,0 |
| Корова | 15,0 | 8,4 – 16,8 |
| Людина | 16,1 | 10,5 – 33,6 |

Таблиця. Розміри кардіоміоцитів відрізняються навіть в різних відділах одного серця.

| Показники | Праве передсердя | Правий шлуночок | Лівий шлуночок | Перегородка шлуночків |
|-----------------------------|------------------|-----------------|----------------|-----------------------|
| СВИНЯ | | | | |
| Середня товщина, мкм | 12,9 | 16,1 | 17,7 | 18,8 |
| Коливання товщини, мкм | 11,7 – 14,1 | 15,3 – 17,0 | 15,9 – 19,8 | 16,1 – 20,5 |
| ВЕЛИКА РОГАТА ХУДОБА | | | | |
| Середня товщина, мкм | 12,0 | 13,9 | 15,7 | 16,2 |
| Коливання товщини, мкм | 10,3 – 13,0 | 12,6 – 15,4 | 14,4 – 17,5 | 15,0 – 17,8 |

Функціональне значення товщини кардіоміоцитів:

- тонші волокна сприяють кращому живленню та інтенсивнішому обміну речовини в серцевій мускулатурі;
- домашні тварини мають більш товстіші волокна міокарду ніж їх дикі родичі;
- збільшення товщини кардіоміоцитів призводить до зниження частоти серцевих скорочень.

Зрозуміло, що абсолютна маса серця пов'язана з розмірами тварини і тому сильно відрізнятиметься у тварин різних видів. Поряд з тим, відносна маса серця (відношення абсолютної маси серця до маси тіла тварини), виражена у %, є

значно стабільнішим показником. Проте, він також піддається певним коливанням та залежить від цілого ряду факторів:

- вид тварин;
- порода тварин;
- вік тварин;
- стать тварин;
- величина тварин;
- вгодованість тварин;
- одомашнення тварин;
- експлуатація тварин.

Таблиця. Вагова характеристика серця.

| Вид тварин | Відносна маса серця, % |
|-----------------|------------------------|
| Собака (велика) | 0,59 |
| Собака (мала) | 1,30 |
| Кінь (верховий) | 1,04 |
| Кінь (ваговоз) | 0,60 |
| ВРХ (бугай) | 0,50 |
| ВРХ (корова) | 0,42 |
| Кріль | 0,27 |
| Заєць | 0,77 |
| Качка (домашня) | 0,63 |
| Качка (дика) | 1,06 |
| Людина | 0,5 |

За формою виділяють окремі конституційні типи серця:

- звужено-витягнутий.
- звужено-вкорочений.
- розширено-вкорочений.

3. Онтогенез серця

Паралельно з формуванням судин жовткового мішка у шийній частині зародка під головною кишкою закладається серце.

Воно спочатку має вигляд двох ендотеліальних трубок, які взаємно зближуються і зростаються в одну трубку, стінка якої складається з трьох оболонок.

Утворена трубка росте в довжину і набуває S-подібної форми із заднім розширеним венозним відділом і переднім артеріальним. Цей процес

відбувається на стадії 9 сомітів і вже тоді серце починає скорочуватися.

Формуючись, серце випинається у целом (вторинну порожнину), яка формує осердя.

Розвиваючись стінка серця диференціюється у ендокард, міокард та епікард.

Спочатку в серці формується дві камери:

- передсердя з венозним синусом;
- шлуночок з артеріальним конусом.

Далі розвивається перегородка передсердь перетворюючи серце в трикамерне, а після формування перегородки шлуночків серце стає чотирикамерним. Між передсердями та шлуночками формуються клапани.

4. Кровопостачання та іннервація серця

Кровопостачання серця.

Першим органом, що живить артеріальна кров, вийшовши з серця, є саме серце. Це відбувається при допомозі вінцевих артерій, які першими відходять від аорти і можуть забирати до 10% всієї артеріальної крові.

Артеріальні судини:

- права вінцева артерія;
 - підпазушна міжшлуночкова гілка;
- ліва вінцева артерія;
 - підпазушна міжшлуночкова гілка;
 - огинаюча гілка.

Венозні судини:

- велика серцева вена;
 - середня серцева вена;
- малі серцеві вени.

Іннервація серця – забезпечується автономною нервовою системою (симпатичним і парасимпатичним відділами) та поділяється на рухову і чутливу:

1. Аферентна іннервація – аферентні нервові волокна проходять у тих же нервах, що й еферентні волокна.
2. Еферентна іннервація:
 - симпатична іннервація:
 - центри спинного мозку (протягом IV-VII сегментів);
 - зірчатий симпатичний ганглії;
 - серцеві гілки – галузяться у судинах серця;
 - парасимпатична іннервація:
 - центри довгастого мозку;
 - блукаючий нерв;
 - депресорні нерви – вступають в інтрамуральні вузли міокарду.

Серце є органом, що володіє автоматизмом, тобто скорочується під дією імпульсів, що генеруються в самому серці і розповсюджуються по міокарді. Сукупність структур, що забезпечують даний процес формують провідну

систему серця, до якої послідовно належать:

- синусно-передсердний вузол, або вузол Кіса-Флека – розташований у верхній стінці правого передсердя біля правого серцевого вушка. Він є генератором нервового імпульсу;
- передсердно-шлуночковий вузол, або вузол Ашоффа-Тавари – розташований в правій частині перегородки передсердь;
- передсердно-шлуночковий пучок, або пучок Гіса – починається єдиним стовбуром, який у верхній частині перегородки шлуночків роздвоюється на ліву та праву ніжки;
- обидві ніжки в складі поперечних м'язів серця переходять на бічні стінки шлуночків, де розгалужуються на кінцеві волокна, або волокна Пуркінє.

Таблиця. Серце розташоване в грудній порожнині, між двома легенями і дещо зміщене вліво.

| Вид тварин | Положення основи серця, ребро | Положення верхівки серця, ребро |
|------------|-------------------------------|---------------------------------|
| Собака | 3 | 6-7 |
| Свиня | 3 | 7 |
| Корова | 1 | 5 |
| Кінь | 1 | 6 |

5. Основи функціонування серця

Серцевий цикл – це сукупність електричних, механічних і біохімічних процесів, що проходять у серці, протягом одного повного скорочення (систולי) та розслаблення (діастоли).

- систола передсердь – м'язи передсердь скорочуються та проштовхують кров через передсердно-шлуночкові отвори в шлуночки;

- систола шлуночків (співпадає з початком діастоли передсердь) – м'язи шлуночків скорочуються, під тиском крові передсердно-шлуночкові клапани закриваються, що запобігає її поверненню в передсердя, а сама кров виштовхується в аорту та стовбур легеневої артерії;

- діастола шлуночків – (співпадає з закінченням діастоли передсердь) – півмісяцеві клапани закриваються і запобігають поверненню крові в шлуночки. Передсердя наповнюються кров'ю.

Ефективність роботи серця характеризують за систолічним об'ємом – кількість крові, яка виштовхується в кровеносне русло під час одного скорочення (систולי) шлуночків та хвилинним об'ємом – кількість крові яка виштовхується серцем протягом однієї хвилини.

Таблиця. Нагнітальна функція серця в стані спокою.

| Вид тварин | Систолічний об'єм серця, мл | Хвилинний об'єм серця, л |
|--------------|-----------------------------|--------------------------|
| Бик | 700 | 45 |
| Кінь | 700 | 23 |
| Вівця | 70 | 5 |
| Свиня | 60 | 4,5 |
| Собака | 20 | 2 |
| Курка | 2,5 | 0,4 |
| Риба (короп) | 1,5 | 0,03 |

Таблиця. Частота серцевих скорочень.

| Вид тварин | Частота скорочень, уд/хв |
|----------------|--------------------------|
| Коні | 25 – 42 |
| ВРХ | 50 – 75 |
| ДРХ | 60 – 80 |
| Свині | 60 – 80 |
| Собаки | 80 – 120 |
| Кішки | 100 – 140 |
| Хутрянні звірі | 80 – 140 |
| Кролики | 100 – 140 |
| Кури | 130 – 200 |
| Голуби | 150 – 250 |
| Миші | 550 – 720 |
| Риби | 15 – 34 |

6. Питання для самоконтролю

1. На які камери поділяється порожнина серця?
2. Які клапани містяться в середині серця?
3. Які борозни проходять по поверхні серця?
4. Чим представлений фіброзний скелет серця?
5. З яких листків складається осердя?
6. Якими оболонками сформована стінка серця?
7. З яких шарів м'язів утворений міокард передсердь?

8. З яких шарів м'язів утворений міокард шлуночків?
9. Охарактеризуйте кардіоміоцити різних ділянок серця.
10. Охарактеризуйте основні етапи онтогенезу серця.
11. Як відбувається кровопостачання серця?
12. Як відбувається іннервація серця?
13. Чим представлена провідна система серця?
14. Що таке серцевий цикл?

Лекція 23

КЛАСИФІКАЦІЯ, СТРУКТУРА, ПРИНЦИПИ ГАЛУЖЕННЯ ТА ОНТОГЕНЕЗ КРОВОНОСНИХ СУДИН

План:

1. Морфологічні особливості судин різних видів.
2. Типи галуження судин.
3. Онтогенез кровоносних судин.
4. Питання для самоконтролю.

1. Морфологічні особливості судин різних видів

Кровоносні судини поділяють на три основні види:

- артерії – міцні судини, які витримують високий тиск крові. Їх стінка є відносно товстою та характеризується значною еластичністю. Це забезпечує постійне збереження просвіту судин та відсутність їх спадання навіть в пустому стані. Дрібні артерії називаються артеріолами;
- вени – судини з низьким тиском, а в грудній порожнині з від'ємним тиском крові. Їх стінка є тонкою та характеризується низькою еластичністю. Через це пусті судини часто не можуть підтримувати свій просвіт та спадаються. Дрібні вени називаються венулами;
- капіляри – найтонші судини, діаметром 5-11 мкм, через які еритроцити можуть рухатися лише в один ряд.

Основним функціональним компонентом судинної системи є стінка судин, яка забезпечує:

1. Швидкість кровотоку.
2. Висоту кров'яного тиску.
3. Ємність (вмістимість) судинного русла.

Стінка судин сформована трьома оболонками:

- внутрішня оболонка (*tunica intima, s. interna*) – утворена ендотелієм, базальною мембраною та підендотеліальним шаром.
- середня оболонка (*tunica media*) – утворена гладкими м'язами з циркулярно-спіральною орієнтацією та еластичними і колагеновими волокнами .

- зовнішня оболонка (*tunica externa, s. adventitia*) – утворена пухкою сполучною тканиною зі судинами судин (*vasa vasorum*), лімфатичними капілярами та нервовими стовбурами.

У артеріях *vasa vasorum* спостерігаються в судинах діаметром один міліметр та більше. У венах *vasa vasorum* можуть міститися у всіх трьох оболонках.

Діаметр артерій та товщина стінок залежать від функціональної активності органу. Так у ссавців, що ведуть активний спосіб життя товщина стінки плечової артерії рівна 1/3-1/4 діаметру її просвіту, у птахів навіть цілому діаметру, а в малорухомих ссавців лише 1/6 -1/7 діаметру просвіту судини.

Таблиця. Морфо-функціональні відмінності між артеріями та венами

| АРТЕРІЇ | ВЕНИ |
|-----------------------------------|---|
| Несуть кров від серця | Несуть кров до серця |
| Тиск крові високий, пульсуючий | Тиск крові низький, не пульсуючий |
| Товста м'язова оболонка | Тонка м'язова оболонка |
| Тонка зовнішня оболонка | Товста зовнішня оболонка |
| Просвіт судини – округло-овальний | Просвіт судини – часто щілиноподібний внаслідок її спадання |
| Відсутні півмісяцеві клапани | Півмісяцеві клапани є в 50 % вен |

Півмісяцеві клапани вен запобігають зворотному току крові.

За будовою стінки артерії поділяються на три типи:

1. Еластичного типу – це великі артерії (аорта та легеневий стовбур), що містять у стінці багато еластичних волокон, які запобігають надмірному їх розтягненню під час систоли.
2. М'язово-еластичного типу – це великі артерії, що відходять від аорти (сонні, підключичні, клубові) і містять у своїй стінці приблизно рівну кількість м'язових та еластичних елементів.
3. М'язового типу – це частина артерій середнього та всі артерії дрібного калібру, у стінці яких переважають гладкі м'язи.

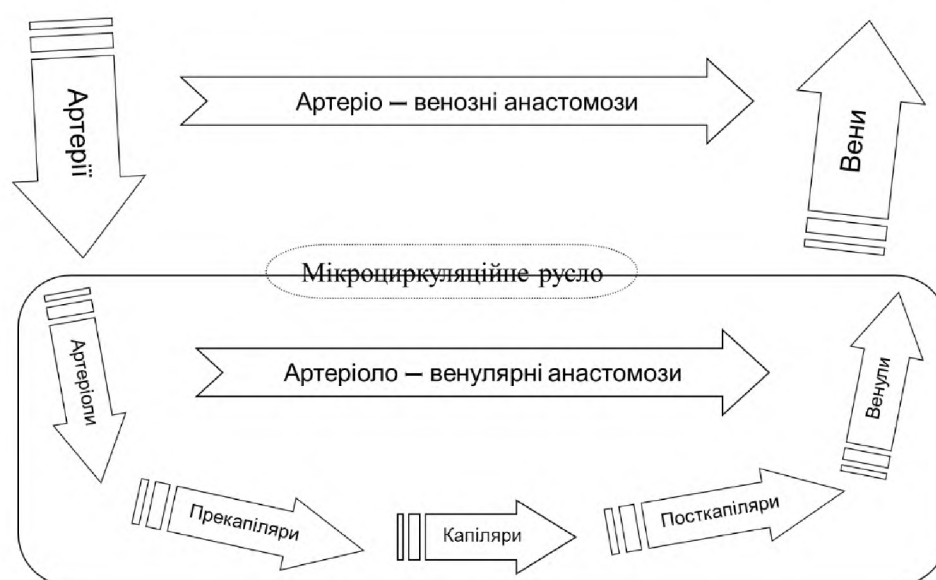
За будовою стінки вени поділяються на два типи:

1. Вени безм'язового типу (вени кісток, центральні вени печінкових дольок, трабекулярні вени селезінки, вени мозкових оболонок вени сітківки ока) – їх стінка не містить м'язових елементів і тому вони є пасивними провідниками крові.
2. Вени м'язового типу – мають м'язовий шар, який буває

слаборозвиненим – у горизонтально розташованих вен верхньої частини тіла та вен травного тракту; сильно розвиненим – у вертикально розташованих вен кінцівок.

Мікроциркуляційне русло – складний анатомо-фізіологічний комплекс дрібних судин, що забезпечує кровонаповнення органів, транссудинний обмін і тканинний гомеостаз.

Мікроциркуляційне русло включає кілька видів судин:



Таблиця. Особливості будови судин мікроциркуляційного русла.

| Вид судин | Структурні особливості |
|-------------|--|
| Артеріола | Має три оболонки властивих артеріям. М'язова оболонка має 1-2 шари міоцитів |
| Прекапіляр | Його стінка не містить еластичних волокон |
| Капіляр | Представлений шаром ендотеліоцитів на базальній мембрані |
| Посткапіляр | Його стінка не містить еластичних волокон |
| Венула | Має три оболонки властивих артеріям. М'язова оболонка має 1-2 шари міоцитів |

Таблиця. Функції судин мікроциркуляційного русла.

| Вид судин | Функція судин |
|------------|--------------------------|
| Артеріола | Приток та розподіл крові |
| Прекапіляр | |

| | |
|--|--|
| Капіляр | Обмін речовин |
| Посткапіляр | Дренажно-депонує |
| Венула | |
| Артеріоло-венулярні анастомози (шунти) | Пропускання крові в обхід капілярів та прискорення руху крові в органі |

Крім класичної схеми, коли капіляри є продовженням артеріол і переходять у венули, капіляри також можуть з'єднувати дві артеріоли (в судинних клубочках нирок), або венули з венулами (в печінці).

Регуляція просвіту капілярів забезпечується скоротливими властивостями спеціальних клітин – перицитів (в нирках – подоцитів), розташованих навколо них. Перицити можуть повністю закрити просвіт капіляра, зупинивши кровоток в ньому. Закриття просвіту артеріоли (за допомогою її м'язової оболонки) призводить до зупинки кровотоку в усій капілярній сітці, яку вона формує.

У стані спокою капілярна сітка м'язів характеризується лише 20% відкритих капілярів, які називають «черговими». Решта 80% капілярів є закритими і перебувають в умовному резерві, відкриваючись в момент, коли м'яз отримає навантаження і потребуватиме додаткових об'ємів кисню та поживних речовин для своєї роботи. Ця пропорція відкритості капілярів суттєво відрізняється в різних ділянках тіла, в яких число відкритих капілярів при потребі може зростати в 20-30 разів (ворсинки кишечника, нефрони нирки).

Інтенсивність кровообігу в органі відображається в формі його капілярної сітки:

- широкопетлиста капілярна сітка – характеризується нижчою насиченістю капілярами та характерна для органів з низькою функціональною активністю (зв'язки, сухожилки, серозні оболонки);
- вузькопетлиста капілярна сітка – характеризується вищою насиченістю капілярами та характерна для органів з високою функціональною активністю (м'язи, залози, легені).

За будовою виділяють три типи капілярів:

1. Звичайний тип – має суцільний ендотелій і суціль базальну мембрану (є в шкірі, м'язах та більшості тканинах).

2. Фенестрований тип – має фенестрований (з отворами) ендотелій і суцільну базальну мембрану (є в клубочках нирок, ворсинках кишечника, ендокринних залозах).

3. Перфорований тип (синусоїдний) – має щілиноподібні пори в ендотелії та базальній мембрані (є в кровотворних органах: червоному кістковому мозку, селезінці, печінці).

2. Типи галуження судин

За функцією кровеносні судини поділяються на два типи:

- провідні (транспортуючі) – забезпечують лише проведення крові;
- живлячі – забезпечують обмін між кров'ю і тканинами.

За топографією кровоносні судини поділяють на:

- парієтальні (живлять стінки тіла) та вісцеральні (живлять внутрішні органи);
- органні (галузяться в межах органу) і позаорганні (несуть кров до органу);
- поверхневі (проходять у верхніх шарах органів чи тканин) і глибокі (проходять в товщі органів).

На шляху від серця до органів артерії кілька разів діляться, зменшуючись, при цьому, в діаметрі. Виділяють 4 типи галуження артерій:

1. Магістральний – основна велика судина (аорта) поступово відгалужує дрібніші судини;
2. Дихотомічний – одна артерія вилкоподібно ділиться на дві приблизно однакові гілки (поділ легеневого стовбура);
3. Розсипний – одна артерія ділиться на кілька менших судин різного діаметру (судини внутрішніх органів);
4. Кінцевий – поділ на дрібні судини:
 - з утворенням анастомозів у формі сіток та петель;
 - без утворення анастомозів (мозок, серце).

Поряд з основним способом, існують додаткові варіанти галуження артерій:

Анастомоз – сполучення між двома судинами, яке є компенсаторним пристосуванням і служить для вирівнювання кров'яного тиску, покращення регуляції та перерозподілу кровотоку певної ділянки. Його різновидами є артеріальні, венозні, артеріовенозні та лімфатичні анастомози.

Анастомози, які забезпечують рух крові в обхід основної магістралі, ще називають колатераліями.

Органи з різною структурною організацією мають характерні особливості свого кровопостачання:

- паренхіматозні органи – основні артерії входять через ворота органа та діляться на гілки відповідно до його часток;
- волокнисті органи (скелетні м'язи зв'язки, нерви) – артерії входять в кількох місцях вздовж органа та галузяться між його волокнами;
- діяфіз трубчастої кістки – артерія входить з медіального боку кістки і галузиться в напрямку епіфізів;
- губчасті кістки та епіфізи трубчастих кісток – артерії входять з різних боків та прямують в центр, відгалужуючи гілки;
- трубчасті органи (кишечник, маткова труба) – артерії йдуть вздовж органа та віддають гілки, які кільцеподібно його охоплюють;
- спинний мозок – артерії формують на поверхні сітку, від якої відходять гілки, що прямують в його центр.

Деякі ділянки великого кола кровообігу є ускладненими – у них кров на своєму шляху проходить через капіляри не один раз, а двічі. Ці ділянки

називаються чудесним сітками.

Виділяють три чудесних сітки:

1. Чудесна сітка шлунково-кишкового тракту та печінки – захищає організм від токсичних продуктів, що всмоктались при травленні, а потім були знешкоджені печінкою: капіляри шлунково-кишкового тракту, селезінки і підшлункової залози → ворітна вена → капіляри печінки → каудальна порожниста вена.

2. Чудесна сітка нирок – забезпечує реабсорбцію поживних речовин з первинної сечі: приносні артеріоли → капіляри клубочків → виносні артеріоли → капіляри → каналців

3. Гіпоталамо-гіпофізарна чудесна сітка – забезпечує постачання регуляторних факторів гіпоталамусу у передню долю гіпофіза: капіляри гіпоталамусу → портальні вени гіпофізу → капіляри гіпофізу → вени гіпофізу.

Галуження венозного русла характеризується наступними ознаками:

- дрібні та середні артерії часто супроводжуються двома венами;
- діаметр вен є більшим від діаметру відповідних артерій (завдяки цій та попередній ознакам об'єм венозного русла більше ніж в двічі перевищує об'єм артеріального. Різниця об'ємів компенсується різницею тиску крові в цих руслах);
- вени розташовані більш поверхнево по відношенню до артерій;
- венозне русло містить більшу кількість анастомозів.

Артерії часто йдуть разом з венами та нервами, спільно формуючи судинно-нервовий пучок. Нервові стовбури відгалужують дрібні нерви, що формують у зовнішній оболонці судин нервові сплетіння, які разом з ендокринною системою підтримують тонус судин та їх функціональні можливості.

Більшість судинних нервів за походженням є симпатичними, а за функцією конструкторами. У ділянці голови трапляються нерви парасимпатичні за походженням і ділятатори за функцією.

Окремі ділянки кровоносного русла містять підвищену кількість нервових рецепторів в судинній стінці та відіграють особливу роль в регуляції кровообігу. Ці ділянки називаються рефлексогенними зонами:

- аортальна – стінка аорти при виході з серця;
- каротидна (каротидний синус) – місце поділу загальної сонної артерії на зовнішню сонну та внутрішню сонну артерії;
- портальна – ділянка ворітної вени печінки;
- устя краніальної та каудальної порожнистих вен;
- устя легневих вен.

Кровоносні судини відсутні в:

- епітеліальних покритвах шкіри та слизових оболонок;
- волоссі;
- рогових похідних шкіри: кігті, роги, копита;

- рогівці, кришталику та скловидному тілі ока;
- суглобових хрящах;
- зубній емалі.

3. Онтогенез кровоносних судин

Судинна система розвивається із клітин мезенхіми, які, об'єднуючись у групи, утворюють кров'яні островці – ангиобласти зі щілинами в середині.

Щілини поступово об'єднуються і формують судини зі стінкою в один шар ендотеліоцитів. Клітини мезенхіми, що залишилися у проясненні щілин трансформуються у клітини крові.

Кровообіг починається з жовткового мішка, в якому зяброві артерії формують дорсальну аорту, яка розпадається на капілярну сітку жовткового мішка. З капілярів кров збирається у кардинальні вени.

Ці та інші первинні судини згодом трансформуються у постійні, описані у філогенезі.

З розвитком плаценти, формуються пупкові артерії та вени і жовтковий кровообіг замінюється плацентарним.

Змішана кров плода через парну пупкову артерією надходить у плаценту, де насичується киснем і поживними речовинами. Далі артеріальна кров пупковою веною поступає у печінку де вперше змішується з венозною, яка надходить через ворітну вену з травного тракту. З печінки змішана кров потрапляє у каудальну порожнисту вену де знову змішується з венозною кров'ю з задньої частини тіла. Частина артеріальної крові оминає печінку через венозну (аранцієву) протоку.

Каудальна порожниста вена впадає у праве передсердя, у перегородці якого є “овальний” отвір, через який частина крові потрапляє у ліве передсердя, потім у лівий шлуночок, а далі у аорту та велике коло кровообігу. Решта крові йде у правий шлуночок, а з нього у стовбур легеневих артерій, що веде до легень. Оскільки легені не функціонують, то ця кров через артеріальну (боталову) протоку також потрапляє у аорту.

Через “овальний” отвір та боталову протоку проходить останнє змішування крові.

Після народження пупкові судини припиняють функціонувати і трансформуються:

- пупкова вена заростає і перетворюється на круглу зв'язку печінки;
- пупкові артерії стають парними зв'язками сечового міхура.

Боталова протока також заростає і перетворюється на зв'язку між аортою та стовбуром легеневих артерій.

Овальний отвір закривається клапаном і заростає. Проте у 20 % ВРХ він залишається.

4. Питання для самоконтролю

1. На які три основні види поділяють кровоносні судини?
2. Як поділяють кровоносні судини за функцією?
3. Як поділяють кровоносні судини за топографією?
4. Які типи галуження мають артерії?

5. Якими оболонками сформована стінка судини?
6. Які морфо-функціональні особливості спостерігаються між артеріями та венами?
7. На які типи поділяють артерії за будовою стінки?
8. На які типи поділяють вени за будовою стінки?
9. Що таке судинно-нервовий пучок?
10. Де відсутні кровоносні судини?
11. Що таке мікроциркуляційне русло?
12. Які судини формують мікроциркуляційне русло?
13. На які типи поділяють капіляри за будовою?
14. Що таке чудесна сітка і де вона трапляється?
15. Охарактеризуйте основні етапи онтогенезу кровоносних судин.

Лекція 24

МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ОРГАНІВ ЛІМФООБІГУ, КРОВОТВОРЕННЯ ТА ЕНДОКРИННИХ ЗАЛОЗ

План:

1. Структура та функція органів лімфообігу.
2. Структура та функція органів кровотворення та імунного захисту.
3. Структура та функція ендокринних залоз.
4. Питання для самоконтролю.

1. Структура та функція органів лімфообігу

Лімфатична система (*systema lymphaticum*) – є складовою частиною кровоносної системи і морфологічно та функціонально доповнює її венозний відділ.

Структура лімфатичної системи:

- лімфатичні вузли;
- лімфатичні судини: капіляри, посткапіляри, судини, стовбури і протоки;
- лімфа – подібна до плазми крові;
- лімфоїдна система слизових оболонок (відносять до кровотворних органів та органів імунного захисту).

Функції лімфатичних судин:

- дренажна – відведення від тканин надлишку рідини;
- резорбційна – всмоктування жирів та білків з кишечника та колоїдних розчинів білків з тканин.

Будова лімфатичних судин різного діаметру є подібною до будови венозних судин такого ж діаметру з певними особливостями:

- базальна мембрана, яка виявляється, починаючи з посткапілярів є переривистою;
- клапани є у всіх лімфосудин, починаючи з посткапілярів (у вен лише

у 50 %);

- у стінці великих лімфатичних судин *vasa vasorum* представлені як артеріями, так і венами.

Особливості лімфатичних капілярів:

1. Сліпий початок.
2. Стінка складається лише з ендотеліоцитів, базальна мембрана і перицити відсутні.
3. Діаметр у кілька разів ширший ніж у кровоносних капілярів.
4. Всюди супроводжують кровоносні капіляри.
5. Мають велику кількість анастомозів.

Важливе значення мають «периваскулярні лімфатичні простори» – щілини та початкові ділянки лімфатичних капілярів, розташовані в зовнішній оболонці деяких артерій. Спостерігаються також «периневральні лімфатичні простори» – розташовані в зовнішній оболонці нервів.

Кількість лімфатичних судин є більшою в місцях нагромадження сполучної тканини.

Частина структур організму не містить лімфатичних судин. Їх поділяють на дві групи:

1. Органи, що не містять лімфатичних судин, проте мають периваскулярні лімфатичні простори:
 - головни мозок;
 - спинний мозок;
 - гаверсові канали кістки.
2. Структури, що не містять ні лімфатичних судин, ні периваскулярних лімфатичних просторів:
 - епітеліальна тканина;
 - хрящова тканина;
 - рогівка, кришталик;
 - навколоплідні оболонки та інші.

Кількість та розташування дрібних та середніх лімфатичних судин характеризується значною варіабельністю, тому, власні назви мають лише основні лімфатичні магістралі. Проте, навіть вони, можуть йти кількома паралельними стовбурами.

Лімфатичний вузол (*lymphonodus*) – регіонарний лімфатичний центр, який збирає лімфу з певної ділянки тіла та виконує наступні функції:

- у ньому диференціюються лімфоцити;
- є біомеханічним фільтром, що затримує частинки тканин, сторонні частинки, бактерії, токсини;
- фагоцитоз мікроорганізмів та мертвих клітин;
- депонування лімфи.

За розташуванням лімфатичні вузли поділяють:

- поверхневі: м'язові, шкірні, шкірно-м'язові;

- глибокі: нутрощеві, м'язово-нутрощеві.

Лімфатичний вузол містить три основні структурні частини:

1. Строма – представлена сполучною тканиною, яка формує капсулу та трабекули, що від неї відходять.

2. Паренхіма – представлена ретикулярною тканиною, яка оформлена в лімфоїдні вузлики (фолікули) та лімфоїдні тяжі, що від них відходять.

3. Синуси – простори по яких протікає лімфа. Вони вистелені ендотелієм та поділяються на:

- периферичний (крайовий) – розташований між капсулою та лімфоїдними вузликами;
- проміжні (центральні) – розташовані між трабекулами та лімфоїдними тяжами;
- ворітний синус – розташований у воротах лімфатичного вузла.

Паренхіма вузла поділяється на:

- кіркову зону – периферичний (крайовий) синус, лімфоїдні вузлики (фолікули);
- мозкову зону – проміжні (центральні) синуси, лімфоїдні тяжі.

Принципи розташування лімфатичних вузлів:

- на шляху лімфатичних судин;
- по ходу великих кровеносних судин тазової і черевної порожнин;
- у воротах внутрішніх органів (легень, печінки, селезінки, брижі і ін.);
- у захищених і рухомих місцях де рухи тіла сприяють току лімфи (пахвина, пах, шия і ін.).

Лімфовузли можуть розташовуватися:

- поодинокі;
- парами;
- дрібними групами (по кілька штук);
- великими групами (по кілька десятків штук) – вони називаються пакетами і є характерними для коня.

Кілька лімфовузлів, які збирають лімфу зі значної ділянки тіла, об'єднуються в лімфоцентри.

2. Структура та функція органів кровотворення та імунного захисту

Органи кровотворення та імунного захисту – група органів, які забезпечують процес кровотворення та формують імунітет – захист організму від стороннього генетичного матеріалу.

Кровотворні органи поділяють на дві групи:

1. Центральні: червоний кістковий мозок, тимус.
2. Периферичні: селезінка, лімфатичні вузли, лімфоїдна система слизових оболонок.

Червоний кістковий мозок (*medulla ossium rubra*) – міститься в основному в грудині, ребрах, хребцях та епіфізах довгих трубчатих кісток. Він побудований з ретикулярної тканини і є місцем розвитку клітин крові.

Клітини в червоному мозку розташовуються групами, які називаються

гемопоестичними острівцями.

Тимус (вилочкова залоза, зобна залоза, за грудний вузол (*thymus*)) – непарна залоза, розвинена в перші роки життя і з віком редукується починаючи з краніального кінця. По будові подібний до лімфатичного вузла і є лімфоїдним органом, в якому розвиваються Т-лімфоцити і синтезуються біологічно активні речовини. Непарна грудна частина тимусу розташована в грудній порожнині попереду серця, а парна шийна частина – на трахеї досягаючи гортані.

Селезінка (*lien*) – непарний орган плоскої форми, який виконує численні функції:

- в постнатальному онтогенезі диференціюються Т- і В-лімфоцити;
- у плодів утворюються еритроцити;
- проходить елімінація еритроцитів та лейкоцитів;
- депонується до 16% крові.

Селезінка розташована в лівому підребер'ї та кріпиться зв'язкою до лівого краю шлунка.

Селезінка має будову паренхіматозного органа. Її строма представлена капсулою, від якої в товщу органа відходять перегородки (трабекули). Паренхіма селезінки називається пульпою і поділяється на білу (містить лімфоцити) та червону (містить еритроцити).

За морфологічними особливостями селезінка ссавців поділяють на два типи:

1. Селезінка синусового типу (собака) – судини формують характерні розширення (синуси).
2. Селезінка безсинусового типу (кіт, свиня, велика рогата худоба, кінь) – судини не формують характерних розширень (синусів).

Лімфоїдна система слизових оболонок – представлена дрібними вузликами в слизовій оболонці різних органів:

- Глоткове лімфоїдне кільце:
 - язиковий мигдалик;
 - два піднебінні мигдалики;
 - глотковий мигдалик;
 - два трубних мигдалики.
- Лімфоїдні вузлики кишкової стінки:
 - одинарні (солітарні);
 - скупчення (пеєрові бляшки).
- Лімфатичні вузлики і дифузна лімфоїдна тканина повітроносних шляхів.

3. Структура та функція ендокринних залоз

Ендокринні залози (залози внутрішньої секреції (*glandulae sine ductibus*)) – група органів, продукти життєдіяльності яких (гормони) стимулююче впливають на функцію інших органів і їх продукування стало для них основним завданням.

Ендокринні залози властиві хребетним тваринам. Серед безхребетних вони трапляються лише у членистоногих.

Ендокринні залози характеризуються:

- відсутністю вивідних проток і виділенням гормонів безпосередньо в кров або лімфу;
- мають тісний зв'язок з нервовою системою;
- густо обплетені капілярами.

За топографією та функцією ендокринні структури поділяють на чотири групи:

- центральні ендокринні органи: гіпоталамус, гіпофіз, епіфіз;
- периферичні ендокринні залози: щитоподібна залоза, прищитоподібна залоза; наднирники;
- органи, що поєднують ендокринні і не ендокринні функції: підшлункова залоза, статеві залози, тимус, нирки;
- окремі гормон продукуючі клітини і тимчасові органи: ендокринні клітини в різних системах, плацента, жовте тіло.

На основі ембріонального розвитку ендокринні залози класифікують:

- ендодермальні – розвиваються з ендодерми (щитоподібна, прищитоподібна, тимус, передня частка гіпофізу, панкреатичні острівці підшлункової залози);
- мезодермальні – розвиваються з мезодерми (кірковий шар наднирників, інтерстиціальна тканина статевих залоз, Інтерреналові тільця);
- ектодермальні – розвиваються з ектодерми (епіфіз, задня частина гіпофізу, мозковий шар наднирників, параганглії).

За морфо-функціональними показниками ендокринні залози поділяють:

- група аденогіпофізу (щитоподібна залоза, кора наднирників (пучкова і сітчаста зони), сім'яники, яєчники) діяльність цих залоз залежить від гормонів аденогіпофізу;
- група залоз, діяльність яких не залежить від гормонів аденогіпофізу: прищитоподібна, панкреатичні острівці підшлункової залози, кора наднирників (клубочкова зона);
- група залоз нервового походження (нейроендокринні) – ядра гіпоталамусу, клітини мозкового шару наднирників і парагангліїв;
- група залоз нейрогліального походження: епіфіз, нейрогіпофіз.

Гіпофіз (*hypophysis*) – непарна плоско-округла залоза з невеликою порожниною в центрі, яка розташована вентральній частині гіпоталамусу (проміжного мозку). Гіпофіз є найбільш важливою ендокринною залозою, оскільки регулює діяльність інших залоз

У функціональному плані гіпофіз не є однорідним органом, тому

поділяється на окремі частки:

- мозкова, або дорсальна частка (*neurohypóphysis*) – накопичує гормони гіпоталамусу;
- залозиста, або вентральна частка (*adenohypóphysis*) – є більшою за розміром і продукує гормони, що регулюють ріст організму, його статеву функцію, а також діяльність інших залоз. Аденогіпофіз поділяється на три частини: передню, проміжну та горбову.

Епіфіз (шишкоподібна залоза (*glandula pinealis s. epiphysis*)) – непарна залоза овальної форми, що входить до складу епіталамусу (проміжного мозку). Епіфіз регулює пігментний обмін та забезпечує адаптацію організму до циркадних (добових) біологічних ритмів, а також до умов освітленості.

Щитоподібна залоза (*glandula thyreoidea*) – непарна залоза темно червоного кольору, гормони якої регулюють загальний обмін речовин в організмі та вміст кальцію в крові.

Залоза складається з лівої та правої часток, що розташовані на хрящах гортані та перших кільцях трахеї і з'єднуються перешийком (у собаки може бути відсутній).

Прищитоподібна залоза (*glandula parathyreoidea*) – парна дуже мала залоза округлої чи овальної форми, що регулює обмін кальцію.

Розрізняють зовнішню та внутрішню прищитоподібні залози. Зовнішня розташована поряд з часткою щитоподібної залози, а внутрішня – в середині цієї частки, або медіально від неї.

Підшлункова залоза (*pancreas*) – велика пухка залоза з подвійною секрецією (зовнішньою та внутрішньою), яка характеризується часточковою структурою і розташована в брижі дванадцятипалої кишки.

Ендокринна частина залози представлена клітинами, що об'єднуються у панкреатичні острівці (Лангерганса), які регулюють обмін вуглеводів та жирів. Острівців найбільше у хвостовій частині залози.

Надниркова залоза (*glandula suprarenalis*) – парна залоза видовженої форми, розташована краніомедіально від нирки.

Морфологічно надниркова залоза поділяється на дві речовини (зони):

- кіркова речовина (зона) – розташована на периферії та розділяється на три зони, гормони яких регулюють загальний обмін та статеву діяльність організму:
 - клубочкова зона;
 - пучкова зона;
 - сітчаста зона;
- мозкова речовина (зона) – розташована в центрі залози. Її гормони регулюють функцію серцево-судинної системи.

Статеві залози (сім'яники, яєчники) – мають у своєму складі ендокринні клітини, що продукують статеві гормони, які обумовлюють розвиток вторинних статевих ознак, зокрема мають вплив на розвиток скелету, м'язів, підшкірної жирової тканини

Параганглії (*paraganglion*) – сукупність клітин, які подібні за будовою, функцією і походженням до мозкової речовини надниркових залоз.

Параганглії трапляються:

- на вентральній поверхні черевної аорти;
- на вентральній поверхні каудальної порожнистої вени;
- вздовж шийної і черевної ділянок симпатичного стовбура;
- у широкій матковій зв'язці.

Окремі гормон продукуючі клітини, що розташовані у різних системах, спільно формують дифузну ендокринну систему (APUD – систему), яка доповнює і зв'язує ендокринну та нервову системи організму.

Таблиця. Маса ендокринних залоз, г.

| Залога | Вид тварин | | | |
|----------------|------------|----------|-----------|-----------|
| | Собака | Свиня | ВРХ | Кінь |
| Гіпофіз | 0,06-0,07 | 0,3-0,5 | 2-5 | 0,5-4 |
| Епіфіз | 0,08-0,11 | 0,1-0,2 | 0,13-1,50 | 0,4-1,3 |
| Щитоподібна | 0,5-2,5 | 12-40 | 15-42 | 20-35 |
| Прищитоподібна | 0,05-0,12 | 0,08-0,4 | 0,30 | 0,29-0,31 |
| Наднирники | 0,5-1,2 | 2,4-12,6 | 25-35 | 20-44 |

4. Питання для самоконтролю

1. Які функції виконує лімфатична система?
2. Які структури формують лімфатичну систему?
3. Якими особливостями характеризується будова лімфатичних судин?
4. Чим представлена строма лімфатичного вузла?
5. Чим представлена паренхіма лімфатичного вузла?
6. Які синуси містить лімфатичний вузол?
7. На які групи поділяють кровотворні органи?
8. Що таке гемопоетичні острівці?
9. На які частини поділяється тимус?
10. Які функції виконує селезінка?
11. Чим представлена лімфоїдна система слизових оболонок?
12. На які групи поділяють ендокринні структури організму за топографією?

13. Як класифікують ендокринні залози на основі ембріонального розвитку?

14. Як поділяють ендокринні залози за морфо-функціональними показниками?

15. На які частки поділяється гіпофіз та щитоподібна залоза?

16. Які зони містить надниркова залоза?

Лекція 25

БУДОВА ТА ФІЛОГЕНЕЗ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ. ХАРАКТЕРИСТИКА РЕФЛЕКТОРНОЇ ДУГИ

План:

1. Характеристика, поділ та будова нервової системи.
2. Будова та типи нейронів, рефлекторна дуга.
3. Філогенез нервової системи.
4. Питання для самоконтролю.

1. Характеристика, поділ та будова нервової системи

Функцією нервової системи є управління діяльністю різних систем і апаратів, що формують цілісність організму, координування процесів, що протікають в ньому, забезпечення взаємозв'язків організму із зовнішнім середовищем.

Наука, що вивчає нервову систему називається нейрологією – *neurologia*.

За топографією нервова система поділяється:

- центральну нервову систему: спинний мозок, головний мозок;
- периферичну нервову систему: вузли, нерви, нервові сплетення.

За анатомо-функціональною класифікацією нервова система поділяється:

1. Соматичну нервову систему:
 - іннервує шкіру та опорно-руховий апарат;
 - встановлює взаємозв'язок із зовнішнім середовищем;
2. Автономну нервову систему:
 - іннервує внутрішні органи та залози;
 - іннервує гладкі м'язи судин, серця, шкіри;
 - регулює обмін речовин і трофічні процеси;
 - регулює ріст організму;
 - регулює процес розмноження.

Структурно-функціональною одиницею нервової системи є нейрон (нервова клітина, нейроцит), який складається з тіла і двох відростків:

- дендрити – відростки, які проводять нервовий імпульс до тіла нервової клітини;
- аксон (нейрит) – відводить нервовий імпульс від тіла нейрона до іншої нервової клітини або до робочої тканини.

Тіла нейронів формують:

- сіру речовину головного та спинного мозку;
- периферичні нервові вузли (ганглії).

Відростки нейронів формують:

- білу речовину головного та спинного мозку;
- основу спинномозкових та черепномозкових нервів.

Нервова клітина є динамічно поляризованою, тобто здатна пропускати нервовий імпульс лише в одному напрямі – від дендриту через тіло клітини до аксону.

За кількістю відростків і принципом їх галуження нейрони поділяються:

- уніполярні – мають один відросток і характерні лише для безхребетних;
- псевдоуніполярні – нервовий відросток починається одним коренем, який потім розділяється на двоє. Зустрічаються у спинномозкових вузлах;
- мультиполярні – містять численні відростки;
- біполярні – мають два відростки (центральный і периферичний).

Передача нервового імпульсу від одного нейрона до іншого здійснюється при допомозі медіаторів в місцях контактів їх відростків де формуються міжнейронні синапси.

Розрізняють 3 види синапсів:

- аксосоматичні – аксон одного нейрона закінчується на тілі іншого;
- аксодендритні – характеризують зв'язок між аксоном та дендритом нейронів;
- аксоаксонні – відображають зв'язок між двома аксонами.

Також виділяють місця передачі нервового імпульсу від нейрона до ефektorних клітин:

- нейро-мязові (моторні бляшки);
- нейро-залозисті.

За морфо-функціональною характеристикою виділяють 3 основних типи нейронів:

1. Чутливі.
2. Вставні.
3. Рухові.

1. Тіла чутливих (рецепторних, аферентних) нейронів лежать поза центральною нервовою системою – у вузлах (гангліях) периферичної нервової системи. Їх дендрити йдуть на периферію до органів і закінчуються там чутливими закінченнями (рецепторами). Аксон проводить нервовий імпульс в центральну нервову систему.

Рецептори перетворюють енергію зовнішнього подразника в нервовий імпульс і поділяються:

Екстероцептори – сприймають подразнення із зовнішнього середовища і розташовані в зовнішніх покривах тіла (шкіра, слизові оболонки, органи чуття).

Інтероцептори – сприймають зміну внутрішнього середовища організму: хімічного складу (хеморецептори), тиску (барорецептори та механорецептори).

Пропріорецептори – сприймають подразнення в м'язах, сухожилках, зв'язках, фасціях, суглобових капсулах.

2. Тіла рухових (ефекторних, еферентних) нейронів містяться в центральній нервовій системі (або на периферії – в симпатичних, парасимпатичних вузлах). Аксони йдуть до робочих органів (м'язів, залоз).

3. Тіла вставних (асоціативних) нейронів локалізовані в центральній нервовій системі, забезпечуючи зв'язок між чутливими та руховими нейронами і передачу нервового збудження від перших до других.

Основою для нейронів є міжклітинна речовина – нейроглія (нервовий клей), що складається з гліальних клітин, кількість яких в центральній нервовій системі в 10 разів перевищує число нейронів. Об'єм гліальних клітин становить 50 % від всієї центральної нервової системи.

Функції нейроглії:

- створення “скелету” для нейронів;
- забезпечення захисту нейронів (механічна і фагоцитарна);
- забезпечення живлення нейронів;
- участь в ізоляції нервових волокон;
- участь у формуванні м'якушевої оболонки;
- участь у регенерації нервової тканини;
- забезпечення обміну речовин між нейронами та кров'ю.

Нейроглія побудована з клітин, які об'єднуються у дві групи:

- макроглію;
- мікроглію.

Клітини макроглії походять з нервової трубки і до них належать:

- епендімоцити – вистеляють спинномозковий канал і всі шлуночки мозку;
- астроцити – клітини зірчастої форми, що виконують в центральній нервовій системі функцію опори;
- олігодендроцити – найчисленніша група гліальних клітин, які оточують нейрони та їх відростки в межах центральної нервової системи;
- нейролемоцити (клітини Шванна) – різновид олігодендроцитів в складі периферійної нервової системи.

Таблиця. Порівняння функції нервових та гліальних клітин.

| Нервові клітини | Клітини глії |
|--|--|
| Не діляться (не відновлюються) | Діляться (відновлюються) |
| Генерують і передають нервовий імпульс | Не генерують і не передають нервовий імпульс |

Мікроглія – локалізована в центральній нервовій системі, походить з мезодерми і належить до системи макрофагів.

2. Будова та типи нейронів, рефлекторна дуга.

Діяльність нервової системи носить рефлекторний характер, основою якого є рефлекторна дуга – це ланцюг нервових клітин, по яких нервовий імпульс передається від місця виникнення (рецептора) до робочого органу (ефектора).

Найпростіша рефлекторна дуга складається лише з 2 нейронів:

Тіло першого (аферентного) нейрона здебільшого міститься у спинномозковому вузлі, або у чутливому вузлі черепномозкових нервів.

Тіло другого (еферентного) нейрона локалізується в головному чи спинному мозку.

Здебільшого рефлекторна дуга побудована значно складніше. Між двома основними нейронами (чутливим та руховим) міститься один чи кілька вставних нейрони.

3. Філогенез нервової системи.

Найпростіші одноклітинні організми не мають нервової системи, а всі їхні реакції є результатом функціонування однієї клітини.

У примітивні багатоклітинних організмів подразнення сприймається спеціальними клітинами ектодерми, які перетворюють його у біоелектричний потенціал. У вищих багатоклітинних ці клітини занурюються в глибину тіла і дають початок нервовій системі.

У кишквопорожнинних (гідри) формується сіткоподібна (дифузна) нервова система, яка складається з трьох видів клітин, з'єднаних між собою відростками:

1. Епітеліально-м'язові клітини – розташовані між клітинами ектодерми. Вони сприймають подразнення і відразу передають його м'язовим клітинам.
2. Чутливо-нервові клітини – мають два відростки: рецепторний, направлений в зовнішнє середовище і нервовий – сполучений з м'язовими клітинами.
3. Нервові клітини – розміщені під епітелієм і своїми відростками з'єднуються з епітеліальними і м'язовими клітинами. Останні своїми відростками об'єднують весь організм в єдине ціле.

На наступному етапі спостерігається примітивна концентрація нервових структур у вигляді кільця (медузи, голкошкірі).

У організмів, що характеризуються двобічною симетрією та одновісністю, посилюється концентрація нервових клітин і вони формують вузли (ганглії), з'єднані нервовими стовбурами, які проходять вздовж вентральної частини тіла. Так виникає вузлова (гангліозна) форма нервової системи. У кільчастих червів вона представлена одним, а в плоских червів двома подовжніми черевними ланцюжками від яких відходять нерви, розгалуження котрих закінчуються в межах кожного сегменту.

Така сегментарна будова нервової системи дозволяє реагувати на

подразнення не всім тілом, а лише його окремими сегментами.

У членистоногих (рака) черевний стовбур також непарний.

У кільчастих червів у головному кінці тіла, дорсальніше і вентральніше глотки, формується по одній парі більших надглоткових та підглоткових вузлів, які є зачатками головного мозку та з'єднані з вузлами черевного ланцюжка.

У вищих комах за рахунок всіх черевних вузлів формується грудний ганглій.

На наступному етапі нервові клітини об'єднуються не в окремі вузли, а в довгастий безперервний нервовий тяж, що розташований вздовж дорсальної частини тіла і містить в середині порожнину. Так формується трубчаста нервова система, яка характерна для усіх представників хордових і найбільш просто влаштована у безчерепних (ланцетник). В подальшому нервовий тяж перетвориться у спинний мозок.

У нижчих хребетних спинний мозок тягнеться вздовж всього тіла до кінця хребта.

У круглоротих спинний мозок має стрічкоподібну форму.

У зв'язку з наявністю зябрового апарату та розвитком органів чуття в передніх відділах тулуба, проходить поступове потовщення головного кінця нервової трубки і збільшення її порожнини шляхом диференціації головного мозку, в якому з'являються окремі відділи, що розташовані в одній площині і не накладаються. (круглороті).

При цьому надглотковий ганглій, пов'язаний з органами зору та нюху, стає надсегментним органом, в якому з'являються асоціативні центри, що сприяє формуванню складних інстинктів. Підглотковий ганглій, пов'язаний з кишкою, стає парасимпатичною частиною нервової системи.

На першому етапі розвитку головний мозок складається з трьох відділів:

1. Заднього (ромбоподібного).
2. Середнього.
3. Переднього.

На формування окремих відділів головного мозку особливий вплив має прогресивний розвиток органів чуття, який обумовлений середовищем існування та способом життя організмів.

У нижчих риб краще розвивається задній (ромбоподібний) мозок особливо та його частина, що містить життєво важливі центри: дихання, кровообігу травлення, які у вищих тварин належатимуть довгастому мозку. Також у риб під впливом зорового рецептора розвивається середній мозок.

У риб спинний мозок округло-трикутної форми. Спостерігається чітке розділення білої та сірої речовин, вентральні роги якої виділяються сильніше завдяки розвитку м'язів тулуба. Дорсальні роги слабше помітні через низьку чутливість шкіри, вкритої лускою.

Оболонки спинного мозку розвиваються з мезенхіми, що його оточує. У тварин водного середовища, яке виключає струси мозку, є лише одна примітивна оболонка, яка гомологічна м'якій оболонці мозку ссавців.

У результаті формування замкненої кровоносної системи розвивається симпатичний (судинний) відділ нервової системи (у ракоподібних).

Після виходу а сушу під впливом нюхового рецептора розвивається передній мозок, що спочатку має характер чисто нюхового мозку, (вкритого старою корою). Надалі передній мозок розростається і диференціюється на проміжний та кінцевий мозок.

У амфібій в передньому мозку вже формується зачаток майбутніх півкуль, проте, як і у рептилій, майже усі їх відділи функціонально відносяться до нюхового мозку.

У тетрапод форма спинного мозку овальна, або округла. Збільшення скелетної мускулатури та шкірної чутливості у наземних тварин, сприяє розростанню вентральних та дорсальних роїв.

У земноводних та плазунів від примітивної оболонки спинного мозку відокремлюється тверда оболонка.

У передньому (кінцевому) мозку рептилій і птахів розрізняють підкіркові центри (ядра смугастого тіла) і нову кору півкуль, яка має примітивну будову і ззовні є гладкою.

Подальший розвиток головного мозку (особливо у ссавців) пов'язаний з розвитком нової кори півкуль кінцевого мозку і виникненням в ній завиток та нових центрів всіх видів чутливості, які координують роботу нижче розташованих відділів, формуючи морфофункціональну цілісність нервової системи, тобто проходить кортиколізація функцій організму.

У ссавців формується ще й павутинна оболонка. Разом з оболонками розвиваються і їх простори, два з яких заповнені ліквором.

Розвиток головного і спинного мозку відбувається паралельно, причому сформовані нові центри головного мозку підпорядковують собі вже існуючі центри спинного мозку.

Розвиток ногоподібних кінцівок обумовив формування шийного та попереково-крижового потовщень, ступінь розвитку яких залежить від функціональної активності кінцівок.

Причому попереково-крижове потовщення краще виражене у наземних птахів та стрибаючих ссавців, а шийне потовщення – у рукокрилих.

При редукції ногоподібних кінцівок (у змії) зникають і обидва потовщення.

У вищих хребетних спинний мозок коротший від хребцевого каналу. Редукція хвоста, як органу руху призводить до вкорочення спинного мозку і появи “кінського хвоста”.

Паралельно проходить наростання кількості волокон провідних шляхів, як головного, так і спинного мозку.

Таблиця. Відносна маса головного мозку.

| Вид тварин | Відносна маса головного мозку |
|--------------|-------------------------------|
| Динозаври | 0,0002 % |
| Риби (акула) | 0,04 % |

| | |
|-----------------------------------|--------|
| Земноводні (жаба) | 0,06 % |
| Плазуни (ящірка) | 0,06 % |
| Птахи (страус) | 0,08 % |
| Ссавці (кінь) | 0,2 % |
| Ссавці (собака – домашня тварина) | 0,25 % |
| Ссавці (вовк – дика тварина) | 0,47 % |

4. Питання для самоконтролю

1. Як поділяють нервову систему за топографією?
2. Як поділяють нервову систему за анатомо-функціональною класифікацією?
3. Що є структурно-функціональною одиницею нервової системи?
4. Які відростки має нейрон, яку функцію вони виконують та що формують?
5. Як класифікують нейрони за кількістю відростків?
6. Що таке синапс і на які види він поділяється?
7. На які типи поділяють нейрони за морфо-функціональною характеристикою?
8. Як класифікують рецептори?
9. Як побудована нейроглія?
10. Які функції виконує нейроглія?
11. Що таке рефлекторна дуга і які види вона має?
12. Охарактеризуйте основні етапи філогенезу нервової системи безхребетних тварин.
13. Охарактеризуйте основні етапи філогенезу нервової системи хребетних тварин.

Лекція 26

МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТА ОНТОГЕНЕЗ ГОЛОВНОГО МОЗКУ

План:

1. Будова головного мозку.
2. Онтогенез головного мозку.
3. Питання для самоконтролю.

1. Будова головного мозку

Головний мозок (*encephalon*) – частина центральної нервової системи, що розташована в черепній порожнині та регулює і координує роботу всіх органів і систем організму.

Зовні головний мозок вкритий трьома оболонками:

1. Тверда мозкова оболонка – зовнішня оболонка, яка зростається з окістям кісток черепа. Проте, в окремих місцях між ними залишаються невеликі простори, для проходження венозних пазух.
2. Павутинна мозкова оболонка – середня оболонка.
3. М'яка мозкова оболонка – внутрішня оболонка, яка приростає до мозку. Вона разом з судинами занурюється в мозкову речовину, проникає в шлуночки мозку та бере участь у формуванні їх судинної основи. Судини ж утворюють судинні сплетення шлуночків.

Оболонки головного мозку розділені двома порожнинами:

1. Підтвердооболонкова порожнина – розташована між твердою та павутинною оболонками.
2. Підпавутинна порожнина – розташована між павутинною та м'якою оболонками.

Ці порожнини заповнені цереброспінальною рідиною (ліквором). У підпавутинну порожнину ліквор проникає з четвертого шлуночка мозку через спеціальні отвори. Підтвердооболонкова порожнина є відокремленою. Цереброспінальну рідину продукують судинні сплетення шлуночків та епендимоцити центрального каналу спинного мозку. Вона перебуває в постійному русі. Краніально ліквор рухається через підпавутинну порожнину спинного мозку, а каудально – через центральний канал спинного мозку. Надлишок ліквору відтікає у венозні та лімфатичні судини.

Цереброспінальна рідина є внутрішнім середовищем головного та спинного мозку. Вона регулює внутрішньочерепний тиск, містить антитіла, тому виконує захисну функцію.

Головний мозок поділяють на відділи:

- великий мозок;
- ромбоподібний мозок.

Головний мозок сформований двома видами мозкової речовини:

- сіра мозкова речовина (*substantia grisea*);
- біла мозкова речовина (*substantia alba*).

Поряд з тим, у білій речовині головного мозку є ділянки сірої речовини (ядра).

Великий мозок (*cerébrum*) – поділяється на три менші відділи:

1. Кінцевий мозок (*telencéphalon*) – наймасивніша ділянка головного мозку, яка містить дві півкулі (права та ліва). Дорсальний відділ півкуль називається плащем, сіра речовина якого формує кору великого мозку.

У центрі латеральної поверхні півкуль міститься латеральна (сільвієва) борозна, навколо якої розташовані інші борозни. Вони разом зі щілинами поділяють кору на закрутки мозку. У собаки більшість закруток є довгими дугоподібними. Проте, в інших тварин, поперечними борознами вони діляться на дрібніші частини.

На поверхні півкуль виділяють п'ять часток:

- лобова частка;
- вискова частка;
- тім'яна частка;
- потилична частка;
- нюхова частка.

Окремі ділянки кори, навіть в межах однієї частки, характеризуються специфічним поєднанням клітин (цитоархітектоніка) та волокон. Вони називаються «архітектонічними полями», кожне з яких має своє функціональне значення та вважається функціональним центром. Сукупно центри поділяють на:

- чутливі центри – зоровий, слуховий, смаковий, м'язової чутливості, шкірної чутливості та інші;
- рухові центри – м'язів голови, м'язів спини, м'язів грудної кінцівки, м'язів тазової кінцівки, центр мови (в людини) та інші.

Розміри архітектонічних полів (центрів) залежать від функціональної активності ділянки тіла, за яку вони відповідають.

Центри кори є вищими центрами нервової діяльності, яким підпорядковані всі інші центри (ядра, вузли), розташовані в інших відділах центральної нервової системи та поза нею. Для забезпечення зв'язку між різними центрами кінцевий мозок містить велику кількість провідних шляхів.

Частиною кінцевого мозку також є нюховий мозок.

2. Проміжний мозок (*diencéphalon*) – сформований трьома частинами:

- епіталамус;
- таламус;
- гіпоталамус.

Проміжний мозок містить численні підкіркові центри провідних шляхів (зоровий, нюховий, смаковий, слуховим, пропріоцептивний, шкірний та інші), що з'єднують кору з нижче розташованими відділами головного та спинного мозку. Тут розташоване ядро другої пари черепномозкових нервів. До складу проміжного мозку також належить дві ендокринні залози: епіфіз та гіпофіз.

3. Середній мозок (*mesencéphalon*) – представлений пластинкою покрівлі середнього мозку та ніжками великого мозку, які містять підкіркові центри рівноваги, зорового та слухового аналізаторів, а також численні провідні шляхи. У середньому мозку розташоване червоне ядро – руховий центр спинного мозку, ядра третьої, четвертої і частково п'ятої пар черепномозкових нервів.

Ромбоподібний мозок (*rhombencéphalon*) – включає три структури:

1. Мозочок – має сферичну форму завдяки наявності двох півкуль. Він регулює тонус та координує роботу м'язів, завдяки чому тварина зберігає рівновагу.
2. Мозковий міст – має вигляд поперечного валика що містить провідні шляхи між мозочком та корою великого мозку. Мозочок та мозковий міст формують задній мозок.
3. Довгастий мозок – є місцем переходу спинного мозку в головний,

тому містить провідні шляхи, що їх з'єднують, а також ядра черепно-мозкових нервів.

Головний мозок містить чотири щілиноподібних порожнини – шлуночки:

- два бічних шлуночки – розташовані в півкулях кінцевого мозку;
- третій шлуночок – розташований в проміжному мозку;
- четвертий шлуночок – розташований в ромбоподібному мозку.

Третій та четвертий шлуночки з'єднані водопроводом.

Середній мозок, мозковий міст та довгастих мозок об'єднують у спільну структуру – стовбур мозку (*truncus encephali*).

Від стовбуру мозку відходять 10 з 12 черепно-мозкових нервів.

Розташування сірої та білої мозкової речовини має особливості в різних ділянках мозку. У мозочку та кінцевому мозку сіра речовина розташована по периферії мозку, а біла речовина – в основному в глибині мозку. Стовбур мозку та проміжний мозок за будовою подібні до спинного мозку: сіра речовина розташована в центрі, а біла – навколо неї.

2. Онтогенез головного мозку

Ембріональний розвиток головного мозку починається з потовщення переднього кінця нервової трубки (прехордального), розміщеного попереду хорди де спочатку формується первинний мозковий пухир.

У подальшому цей пухир розділяється на три пухири:

- передній (*prosencephalon*);
- середній (*mesencephalon*);
- ромбоподібний (задній) (*rhombencephalon*).

Пізніше з цих міхурів розвиваються окремі відділи мозку:

- з переднього пухиря – кінцевий мозок, проміжний мозок;
- з середнього пухиря – середній мозок;
- з ромбоподібного пухиря – задній мозок, довгастих мозок.

У проміжному мозку найбільшого розвитку досягають бічні стінки, в результаті потовщення яких формуються зорові горби (таламуси). З бічних стінок також випинаються очні пухири – зачаток сітківки ока та зорового нерва.

У дорсальній стінці з'являється сліпий випин, який згодом перетворюється на епіфіз. Подібний випин у вентральній стінці перетворюється на сірий горб, лійку і частину гіпофіза.

Стінки нервової трубки в ділянці середнього мозкового пухиря товщають більше рівномірно. З вентральних відділів нервової трубки тут розвиваються ніжки мозку, а з дорсальних відділів - пластинка покрівлі середнього мозку.

Кінцевий мозок спочатку складається з одного міхура, який потім розділяється на два міхури – майбутні півкулі великого мозку, на яких в результаті не рівномірного та інтенсивного росту формуються завитки та борозни і півкулі поступово накладаються на проміжний та середній мозок.

Середня ділянка первинного міхура кінцевого мозку бере участь у формуванні найбільшої спайки між півкулями – мозолистого тіла

Біля довгастого мозку закладаються слухові пухирці.

Порожнини пухирів диференціюються у шлуночки мозку, з'єднані між собою та зі спинномозковим каналом:

- два бічних шлуночки;
- III шлуночок;
- водопровід мозку;
- IV шлуночок.

3. Питання для самоконтролю

1. Які оболонки вкривають головний мозок?
2. Які порожнини розташовані між оболонками головного мозку?
3. На які відділи поділяється головний мозок?
4. Які особливості розташування сірої та білої речовин головного мозку?
5. Які структури об'єднує стовбур головного мозку?
6. У яких ділянках головного мозку міститься цереброспінальна рідина (ліквор)?
7. Які шлуночки містить головний мозок?
8. Охарактеризуйте основні етапи онтогенезу головного мозку?
9. Що з'єднує водопровід головного мозку?
10. Від якої ділянки головного мозку відходять черепно-мозкові нерви?

Лекція 27

МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТА ОНТОГЕНЕЗ СПИННОГО МОЗКУ

План:

1. Будова спинного мозку.
2. Спинномозкові оболонки.
3. Філогенез оболонок спинного мозку.
4. Філогенез спинного мозку.
5. Онтогенез спинного мозку та його оболонок.
6. Питання для самоконтролю.

1. Будова спинного мозку

Спинний мозок (*medulla spinalis*) – частина центральної нервової системи, яка розташована у хребцевому каналі. Має вигляд поздовжнього тяжа дещо сплюсненого дорсо-вентрально (особливо в травоядних тварин) та поділяється на відділи:

- шийний;
- грудний;
- попереково-крижовий

Вздовж спинного мозку виділяється два потовщення:

- шийне;

- попереково-крижове.

Каудальніше попереково-крижового потовщення спинний мозок звужується, формуючи мозковий конус. Він переходить в кінцеву нитку, яка досягає 5-6 хвостового хребця.

Спинний мозок сформований двома видами речовин:

1. Сіра речовина – розташована в центрі, має вигляд літери «Н» та утворює парні роги (стовпи):

- дорсальні роги – соматичні чутливі;
- вентральні роги – соматичні рухові;
- латеральні роги – автономні.

У центрі сірої речовини розташований центральний канал, який починається з четвертого шлуночка головного мозку та закінчується розширенням в ділянці мозкового конуса.

2. Біла речовина – розташована навколо сірої речовини, рогами якої поділяється на три пари канатиків:

- дорсальні канатики;
- латеральні канатики;
- вентральні канатики.

Сіра речовина представлена нервовими центрами, що складаються з нейронів та кровоносних судин високої щільності. Сіра речовина формує рефлекторний (сегментний) апарат спинного мозку, у якому відбувається замикання безумовних рефлексів:

- соматичні рефлекси – на скелетні м'язи;
- автономні рефлекси – на судини, органи сечостатевої системи (в крижовому відділі спинного мозку).

Біла речовина представлена провідними шляхами, що складаються з м'якушевих волокон та кровоносних судин низької щільності. Біла речовина формує провідниковий апарат спинного мозку, що з'єднує між собою окремі його ділянки, а також різні відділи спинного та головного мозку. Кількість чутливих шляхів здебільшого є більшою ніж рухових. Частка останніх збільшується по мірі підвищення організації організму та ускладнення його рухів. При цьому, частка рухових волокон в складі білої речовини спинного мозку становить:

- собака – 10%;
- мавпа – 20%;
- людина – 30%.

Форма та співвідношення білої та сірої речовин у різних ділянках спинного мозку відрізняються і визначаються функціональною активністю цих ділянок. При цьому, у початковому відділі спинного мозку кількість білої речовини є більшою ніж в кінцевому.

2. Спинномозкові оболонки

Спинний мозок вкритий трьома оболонками:

- тверда мозкова оболонка;

- павутинна мозкова оболонка;
- м'яка мозкова оболонка;

Мозкові оболонки розділені міжоболонковими порожнинами:

1. Надтвердооболонкова порожнина – розташована між спинномозковим каналом та твердою оболонкою спинного мозку.
2. Підтвердооболонкова порожнина – розташована між твердою та павутинною оболонками спинного мозку.
3. Підпавутинна порожнина – розташована між павутинною та м'якою оболонками спинного мозку.

Підтвердооболонкова та підпавутинна порожнини спинного мозку заповнені спинномозковою рідиною (ліквором). Ці два простори спинного мозку з'єднані з аналогічними просторами головного мозку. У підпавутинній порожнині спинномозкова рідина рухається в напрямку голови, а в центральному каналі спинного мозку – в напрямку хвоста.

Отже, спинний мозок ссавців окутаний двома “рідкими оболонками”, які досить надійно захищають його від струсів.

3. Філогенез оболонок спинного мозку

Оболонки спинного мозку розвиваються з мезенхіми, що його оточує. У тварин водного середовища, яке виключає струси мозку, є лише одна примітивна оболонка, яка гомологічна м'якій оболонці мозку ссавців.

У земноводних та плазунів від примітивної оболонки відокремлюється тверда оболонка.

У ссавців формується ще й павутинна оболонка.

Разом з оболонками розвиваються і їх простори, два з яких заповнені ліквором.

4. Філогенез спинного мозку

У нижчих хребетних спинний мозок тягнеться вздовж всього тіла до кінця хребта.

У вищих хребетних спинний мозок коротший від хребцевого каналу.

У круглоротих спинний мозок має стрічкоподібну форму.

У риб спинний мозок округло-трикутної форми. Спостерігається чітке розділення білої та сірої речовин, вентральні роги якої виділяються сильніше завдяки розвитку м'язів тулуба. Дорсальні роги слабше помітні через низьку чутливість шкіри, вкритої лускою.

У тетрапод форма спинного мозку овальна, або округла. Збільшення скелетної мускулатури та шкірної чутливості у наземних тварин, сприяє розростанню вентральних та дорсальних рогів.

Розвиток ногоподібних кінцівок обумовив формування потовщень мозку. Потовщення сильніше виражені в тварин з добре розвиненими кінцівками, оскільки від потовщень до кінцівок відходять численні нерви. При цьому, попереково-крижове потовщення краще виражене у наземних птахів та стрибаючих ссавців, а шийне потовщення – у рукокрилих.

При редукції ногоподібних кінцівок (у змії) зникають і обидва

потовщення.

Редукція хвоста, як органу руху призводить до вкорочення спинного мозку і появи “кінського хвоста”, який сформований спинномозковими нервами, що каудально відходять від мозку.

5. Онтогенез спинного мозку та його оболонки

Спинний мозок розвивається з ектодерми. Її клітини розростаючись формують нервову пластинку, яка перетворюється на нервовий жолобок, обмежений бічними нервовими валиками.

Краї жолобка змикаються і формують нервову трубку з центральним спинномозковим каналом.

Нервові валики перетворюються спочатку на гангліозні пластинки, а потім на спинномозкові вузли, що обумовлено сегментацією сомітів.

Центральний канал на головному кінці спочатку є відкритим, утворюючи невпропор, який пізніше закривається кінцевою пластинкою.

Спочатку нервова трубка вистелена одним шаром клітин, які швидко диференціюються і формують три шари:

1. Внутрішній (епендимний) – сформований епендимоцитами.
2. Проміжний (мантійний – майбутня сіра речовина) – сформований нейробластами та спонгіобластами (гліобластами). Перші диференціюються у нейрони, а другі – у макрогліюцити (клітини макроглії): астроцити та олігодендроцити.
3. Зовнішній (крайовий – майбутня біла речовина) – утворений відростками попередніх клітин.

З мезенхіми, яка оточує нервову трубку, розвиваються оболонки та судини мозку. Окремі клітини мезенхіми разом з судинами мігрують у нервову тканину і перетворюються на гліальні макрофаги (мікроглію).

Бокові стінки нервової трубки інтенсивно розростаються і диференціюються на дорсальні – чутливі відділи, або бокові пластинки та вентральні – рухові відділи, або основні пластинки.

У бокові пластинки вростають дорсальні корінці спинномозкових нервів, а з основних пластинок виходять вентральні корінці спинномозкових нервів.

Поряд з тим дорсальна та вентральна стінки нервової трубки – пластинка покрівлі і пластинка дна – залишаються тонкими.

Потовщення нервової трубки відбувається за рахунок інтенсивної диференціації та росту нейронів.

Спинний мозок розвивається повільніше хребетного стовбуру, що обумовлює певне зміщення нервів від іннервуємих ділянок.

6. Питання для самоконтролю

1. На які відділи поділяється спинний мозок?
2. Які потовщення має спинний мозок?
3. Які структури спинного мозку сформовані сірою мозковою речовиною?
4. Які структури спинного мозку сформовані білою мозковою речовиною?
5. Які оболонки вкривають спинний мозок?

6. Які простори розділяють оболонки головного мозку?
7. Які простори головного мозку заповнені спинномозковою рідиною (ліквором)?
8. Охарактеризуйте філогенез оболонок спинного мозку.
9. Охарактеризуйте основні етапи філогенезу спинного мозку.
10. Охарактеризуйте основні періоди онтогенезу спинного мозку та його оболонок.

Лекція 28

ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ ТА РОЗВИТКУ НЕРВІВ

План:

1. Периферична нервова система.
2. Структура нерву.
3. Принципи ходу та галуження нервів.
4. Філогенез спинномозкових нервів.
5. Філогенез черепномозкових нервів.
6. Питання для самоконтролю.

1. Периферична нервова система

Периферична нервова система – це частина нервової системи, яка розташована за межами головного та спинного мозку і виконує наступні функції:

- проведення нервових імпульсів від органів та тканин до центральної нервової системи;
- відведення нервових імпульсів від центральної нервової системи до органів та тканин.

Периферичний відділ нервової системи представлений:

- нервовими вузлами (гангліями);
- нервами з їх корінцями, сплетіннями та закінченнями.

2. Структура нерву

Нерв утворений трьома основними частинами:

- нервовий центр (ядро), представлений скупченням нейронів;
- нервове волокно (одне, чи кілька);
- сполучно-тканинний остов нерву.

За топографією нервових центрів нерви поділяються:

- спинномозкові;
- черепномозкові;
- автономні.

Нервове волокно сформоване:

- осьовим циліндром;
- оболонкою осьового циліндра.

Будова нервового волокна:

1. Осьовий циліндр – утворений аксоном (нейритом), або дендритом нейрона.
2. Оболонка осьового циліндра – представлена шванівськими клітинами – олігодентроцитами (нейролемоцитами). Може містити мієлін (ліпоїдну речовину) і тоді оболонка і нерв називаються мієліновими (м'якушевими). Якщо мієліну немає, то оболонка та сам нерв називаються безмієліновими (безм'якушевими).

М'якушева оболонка – сприяє кращому проведенню нервового збудження. У безм'якушевих волокнах його швидкість становить 1-2 м/с, а в у м'якушевих – 60-120 м/с.

Сполучнотканинний остов нерву поділяється на 3 частини:

- епіневрій – зовнішня оболонка нерву, яка містить судини та нерви нервів (*nervi nervorum*);
- периневрій – покриває пучки нервових волокон;
- ендоневрій – покриває окремі нервові волокна.

Оболонки нерва можна розглядати, як продовження оболонок мозку:

- епіневрій – продовження твердої оболонки;
- периневрій – продовження павутинної оболонки;
- ендоневрій – продовження м'якої оболонки.

Під енто- та периневрієм є периневральні лімфатичні простори, які сполучаються в бік мозку з підтвердою і підпавутинною порожнинами, а на периферії з лімфатичними капілярами.

За функцією нерви поділяються:

- чутливі нерви – містять лише чутливі (афферентні) нервові волокна, утворені дендритами нейронів;
- рухові нерви – містять лише рухові (ефферентні) нервові волокна, утворені аксонами нейронів;
- змішані нерви – містять чутливі та рухові нервові волокна.

3. Принципи ходу та галуження нервів

Товсті нерви (нервові стовбури) йдуть разом з судинами, утворюючи судинно-нервові пучки. До органів нерви йдуть найкоротшим шляхом, тобто магістрально.

Відповідно до білатеральної симетрії тіла всі нерви є парними (правими та лівими) і відходять від мозку симетрично.

Згідно принципу сегментарності, нерви іннервують м'язи, що розвиваються з сегментів, з яких виходять ці нерви.

Способи входження нервів в органи залежать від виду останніх:

1. У кістку – нерви входять разом зі судинами через живлячі отвори в місці прикріплення зв'язок та сухожилків.
2. У скелетні м'язи – нерви входять здебільшого з внутрішньої поверхні в ділянці геометричного центру м'язу.
3. У внутрішні органи – нерви входять часто з вгнутої поверхні, формуючи разом зі судинами ворота органу.

Принципи галуження нервів є схожими до галуження судин. Відповідно,

виділяють три типи галуження нервів:

1. Магістральний – нерв віддає бокові гілки всім органам, що є на його шляху.
2. Розсипний – нерв розпадається на кілька дрібних гілок.
3. Дихотомічний – нерв ділиться на два рівноцінні нерви.

Поряд розташовані нерви можуть обмінюватися нервовими волокнами та переплітатися, формуючи нервові сплетення, які забезпечують полісегментну іннервацію і можуть розповсюджувати, заміщувати і навіть відновлювати нервові імпульси.

Спинномозкові нерви (*nervi spinales*) відходять в кожному сегменті спинного мозку. За функцією ці нерви є змішаними, оскільки містять чутливі та рухові нервові волокна. Кожний нерв починається двома групами корінцевих ниток, які формують два корінці нерва:

1. Дорсальний, або чутливий корінець – містить спинномозковий вузол (ганглій), представлений скупчення чутливих нейронів. Вузол може складатися з кількох часточок, має овально-подовгасту форму та довжину до 1,8 см. Більшість вузлів розташована в міжхребцевих отворах. Вузли крижових нервів розташовані в спинномозковому каналі над твердою мозковою оболонкою, а хвостових нервів – в спинномозковому каналі під твердою мозковою оболонкою.
2. Вентральний, або руховий корінець.

Корінці об'єднуються в єдиний нерв, який зовні вкритий твердою мозковою оболонкою та виходить через міжхребцевий отвір.

Шийні та грудні спинномозкові нерви відходять від спинного мозку майже перпендикулярно. Проте, у попереково-крижовій ділянці вони починають відгалужуватися каудально, під все більш гострим кутом і позаду мозкового конуса нерви утворюють «кінський хвіст». Ця структура краще розвинена у тварин з довгим рухливим хвостом (собака, кіт).

На зовні хребетного стовбура спинномозкові нерви поділяються на дорсальну та вентральну гілки, які, у свою чергу, поділяються на менші гілки: латеральні (більш поверхневі) та медіальні (більш глибокі).

Крім цього, більшість спинномозкових нервів, після виходу з міжхребцевого отвору, відгалужують до симпатичного стовбура білі сполучні гілки, а від нього отримують сірі сполучні гілки.

За топографією спинномозкові нерви поділяють:

- шийні;
- грудні;
- поперекові;
- крижові;
- хвостові.

Черепномозкові нерви (*nervi cerebrales*) представлені 12 парами нервів, які формуються більш примітивно ніж спинномозкові нерви, оскільки відходять лише одним коренем: дорсальним чи вентральним:

- V, VII-X пари нервів містять нервові вузли, таким чином вони гомологічні дорсальним гілкам спинномозкових нервів.
- III, IV, VI, XII пари нервів не мають нервових вузлів, тому є гомологічними вентральним гілкам спинномозкових нервів.
- I та II пари нервів за походженням відрізняються від інших нервів, оскільки являють собою частину головного мозку висунуту на периферію.

За функціональними особливостями черепномозкові нерви розділяють на три групи:

1. Чутливі нерви – I, II та VIII пари.
2. Рухові нерви – III, IV, VI, XI та XII пари.
3. Змішані нерви – V, VII, IX, X пари.

Автономні нерви відрізняються від соматичних тим, що вони, здебільшого, представлені тонкими волокнами та не формують товстих нервових стовбурів. Винятком тут є вагосимпатичний стовбур в ділянці шиї. За функцією більшість автономних нервів є змішаними. З центральної нервової системи більшість автономних нервів виходить в складі черепномозкових нервів (від головного мозку), або черепномозкових нервів (від спинного мозку). Виняток тут становить блукаючий нерв (X пара черепномозкових нервів), який є самостійним нервом.

4. Філогенез спинномозкових нервів

У ланцетника спинномозкові вузли ще не відокремлені від спинного мозку. Через відсутність хребців дорсальний (чутливий) та вентральний (руховий) нерви відходять від мозку самостійно. Причому, обидва нерви відходять на різних рівнях, а не в одній сегментній площині.

Дорсальний нерв йде через міосепти в шкірний покрив та відгалужує вісцеральну гілку до кишечнику. Вентральний нерв йде між міосептами в міотом.

Лише з появою скелетної сегментації у вище стоячих тварин обидва нерви об'єднуються у загальний стовбур, що відходить від мозку двома корінцями. Одночасно проходить відокремлення на дорсальних коренях спинномозкових вузлів.

5. Філогенез черепномозкових нервів

У черепномозкових нервах проходять вісцеральні волокна, які у нижчих тварин обслуговували зяброву мускулатуру.

У ссавців вони іннервують похідні зябрових м'язів:

- жувальні м'язи (V пара);
- мімічні м'язи (VII пара);
- розширювач глотки (IX пара);
- стискачі глотки, м'язи гортані, гладкі м'язи внутрішніх органів (X пара);
- трапецієподібний та плечоголовний м'язи (XI пара).

Відокремлення XI пари черепномозкових нервів від X пари відбулося лише у ссавців в результаті розвитку шиї.

6. Питання для самоконтролю

1. Чим периферичний відділ нервової системи?
2. З яких частин складається нерв?
3. Як поділяються нерви за топографією нервових центрів?
4. Чим сформоване нерве волокно?
5. Чим відрізняються м'якушеві та безм'якушеві нерви?
6. На які частини поділяється сполучнотканинний остов нерву?
7. Як поділяються нерви за функцією?
8. Які особливості входження нервів в різні органи?
9. Які типи галуження мають нерви?
10. Що таке полісегментна іннервація?
11. Охарактеризуйте філогенез спинномозкових нервів.
12. Охарактеризуйте філогенез черепномозкових нервів.

Лекція 29

АВТОНОМНА НЕРВОВА СИСТЕМА: МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ ТА РОЗВИТОК

План:

1. Структура автономної нервової системи.
2. Філогенез автономної нервової системи.
3. Онтогенез автономної нервової системи.
4. Питання для самоконтролю.

1. Структура автономної нервової системи

Автономна, або вегетативна нервова система (АНС, або ВНС (*systema nervosum autonomicum*)) – комплекс центральних і периферичних нервових структур, головною функцією яких є підтримка гомеостазу, тобто постійності внутрішнього середовища організму.

Загальні відомості про автономну нервову систему:

1. Автономність функціонування – тварина не здатна регулювати діяльність автономної нервової системи.
2. Поділ на відділи:
 - симпатичний;
 - парасимпатичний;
 - метасимпатичний.
3. Сфера впливу автономної нервової системи:
 - тонус судин і робота серця;
 - тонус гладких м'язів органів;
 - моторика органів травлення;
 - секреція залоз;
 - трофічні впливи (регуляція обміну речовин);

- теплопродукція і тепловтрата (зокрема, потовиділення);

Загальна схема будови автономної нервової системи:

1. Нервові центри (ядра) головного та спинного мозку, що містять центральні (вставні, асоціативні) нейрони.
2. Довузлові мякушеві (мієлінові) нервові волокна – проходять у складі черепно-мозкових та спинномозкових нервів.
3. Нервові вузли, що містять рухові (ефекторні) нейрони – розташовані по ходу великих кровоносних судин, біля окремих органів, або у їх стінці.
4. Завузлові безмякушеві (безмієлінові) нервові волокна – формують сплетіння у судинній стінці, або в окремих органах.

Відмінності будови автономної нервової системи порівняно з соматичною нервовою системою:

1. Не суцільне, а вогнищеве розміщення центральних (вставних) нейронів у спинному та головному мозку;
2. Наявність еферентних (рухових) нейронів поза межами центральної нервової системи і об'єднаних у вузли;
3. Наявність довузлових (мієлінових) та завузлових (безмієлінових) волокон;
4. Утворення по ходу нервових волокон сплетень – *plexus autonomici* навколо кровоносних судин, у воротах органу або у його стінці;
5. Наявність специфічних медіаторів;
6. Відсутність суворої сегментарності будови, коли нерв може далеко відходити від свого початкового сегменту;
7. Менший діаметр волокон – до 7 мкм (12-14 мкм у соматичних волокон);
8. Нижча швидкість проведення імпульсу – 1-3 м/с (70-120 м/с у соматичних волокон).

Відділи автономної нервової системи характеризуються різними функціональними особливостями:

Парасимпатичний відділ (*pars parasymphathica*) – забезпечує відносну динамічну постійність внутрішнього середовища і стійкість основних фізіологічних функцій, тобто підтримує гомеостаз в умовах спокою організму.

Симпатичний відділ (*pars symphathica*) – за своїми основними функціями є трофічним і розглядається як система тривоги, мобілізації захисних сил і ресурсів, для активної взаємодії з чинниками середовища. При цьому забезпечує максимальну напругу функцій органів і систем для захисту організму, чим дестабілізує постійність внутрішнього середовища.

Метасимпатичний відділ (*pars metasymphathica*) – з центральною нервовою системою прямого зв'язку не має, а взаємодіє лише через симпатичний та парасимпатичний відділи. Міститься тільки у внутрішніх органах, наділених власною моторною активністю.

Таблиця. Відмінності будови симпатичного та парасимпатичного відділів автономної нервової системи.

| Показник | Відділ автономної нервової системи | |
|-------------------------------------|---|---|
| | Симпатичний відділ | Парасимпатичний відділ |
| Локалізація центрів (ядер) | Спинний мозок (Th1 – L4), | Головний та спинний мозок (S2 – S4) |
| Локалізація вузлів | Вздовж симпатичного стовбура чи великих кровоносних судин | Біля органів чи у їх стінці (інтрамурально) |
| Нервові волокна | Довузлові – коротші, завузлові – довші | Довузлові – довші, завузлові – коротші |
| Зона покриття завузловими волокнами | Іннервують великі ділянки | Іннервують обмежені (локалізовані) ділянки |
| Медіатори | Довузлові – ацетилхолін, завузлові – (нор) адреналін | Довузлові – ацетилхолін, завузлові – ацетилхолін |
| Наявність іннервації в органах | Через судини іннервуються всі органи | Іннервація відсутня: а) у посмугованих м'язах; б) більшості судинах |

Симпатичний та парасимпатичний відділи автономної нервової системи спільно іннервують більшість органів і здійснюють на них складні, переважно антагоністичні впливи. Проте, саме в результаті такої взаємодії цих відділів, забезпечуються оптимальні умови роботи кожного органу. Тому обидва відділи є – функціональними синергістами.

Таблиця. Порівняння функції симпатичного та парасимпатичного відділів автономної нервової системи.

| Показник | Дія автономних нервів | |
|-----------------|-------------------------|---------------------------------------|
| | симпатичних | парасимпатичних |
| Загальний вплив | Пристосування до стресу | Відновлення та підтримання гомеостазу |
| Зіниця | Розширення | Звуження |
| Бронхи | Звуження | Розширення |
| Серце | Стимуляція | Пригнічення |

| | | |
|----------------------------------|----------------------|------------------------|
| Судини шкіри, внутрішніх органів | Звуження | — |
| Судини серця, легень, м'язів | Розширення | — |
| Тиск крові | Підвищення | Зниження |
| Органи травлення | Пригнічення | Стимуляція |
| Сечовий міхур | Зниження спорожнення | Підвищення спорожнення |
| Потовиділення | Стимуляція | — |

Схема симпатичного відділу автономної нервової системи

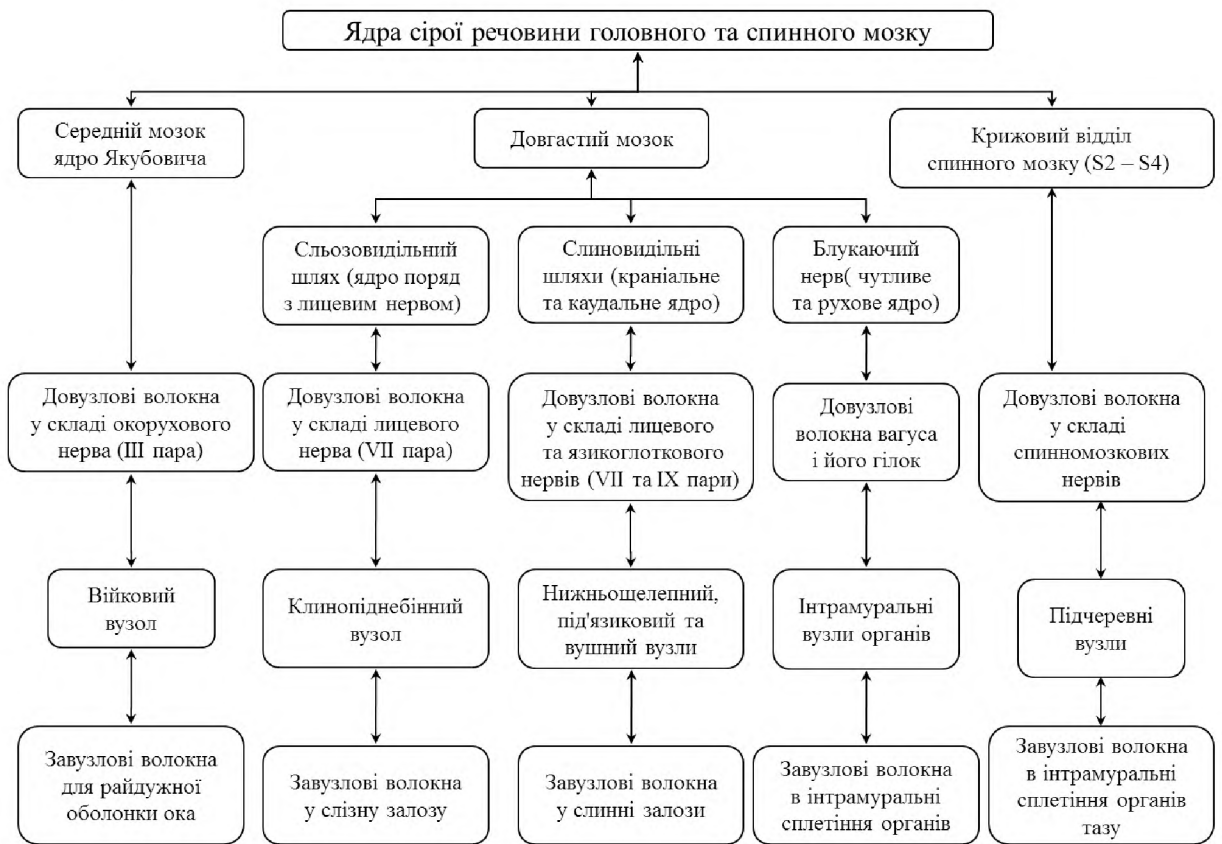


Вузли симпатичного відділу автономної нервової системи

1. Біляхребцеві вузли – об'єднані у правий та лівий симпатичні стовбури.
2. Дохребцеві вузли:
 - краніальний шийний – під крилом атланта;
 - середній шийний – на медіальній поверхні першого ребра;
 - зірчастий (середній шийний + три грудних) – біля голівки першого ребра;
 - півмісяцевий (сонячне сплетіння) – на черевній та краніальній брижовій артеріях (два черевні вузли+краніальний брижовий вузол);

- каудальний брижовий вузол – на каудальній брижовій артерії;
- підчеревні – на брижі прямої кишки.

Схема парасимпатичного відділу автономної нервової системи



Структура еферентної частини блукаючого нерва



Особливості метасимпатичного відділу автономної нервової системи:

- іннервує тільки внутрішні органи, наділені власною моторною активністю: гладкі м'язи трубчатих органів, всмоктуючий і секретуючий епітелій, локальний кровообіг, місцеві ендокринні утворення.
- двохнейронна (без вставного нейрона), або трьохнейронна структура.
- не має самостійного представництва у центральній нервовій системі.
- володіє набагато більшою незалежністю від центральної нервової системи, чим симпатичний і парасимпатичний
- має синаптичні зв'язки з симпатичним та парасимпатичним відділами автономної нервової системи.
- не перебуває в антагоністичних відносинах з іншими відділами нервової системи.
- має власну медіаторну ланку (не менше 20 медіаторів холінергічної, адренергічної, серотонінергічної та ін. природи).

Схема метасимпатичного відділу автономної нервової системи



Значення метасимпатичного відділу автономної нервової системи: органи із зруйнованими або вимкненими при допомозі гангліоблокаторів метасимпатичними механізмами втрачають властиву їм здатність до здійснення координованої ритмічної моторної функції. А усунення симпатичної чи парасимпатичної іннервації лише порушує цю функцію в більшій чи меншій мірі.

Центри головного мозку, що регулюють діяльність автономної нервової

системи:

- кора головного мозку – інтегрує всі функції організму
- гіпоталамус проміжного мозку – вищий автономний центр, що містить центри: постійності гомеостазу, обміну речовин, інтеграції соматичних, автономних та ендокринних функцій
- центри довгастого мозку: судинноруховий, дихальний, ковтання, блювання, слинний, скорочення ШКТ
- ретикулярна формація стовбуру мозку – з'єднує автономні центри спинного та головного мозку

2. Філогенез автономної нервової системи.

Парасимпатичний відділ автономної нервової системи філогенетично є більш древнім за симпатичний, який відсутній у безхребетних та слабо розвинений у нижчих хребетних організмів.

У безхребетних (кільчасті черви) з'являються нервові елементи, пов'язані з кишковою трубкою, і формуються самостійні ганглії.

У членистоногих автономні ганглії розташовані лише по ходу нервових стовбурів, а внутрішньоорганні ганглії відсутні.

У кишечнику та стінці тіла ланцетника утворюються гангліозні сплетення, формування гангліїв не відбувається.

У круглоротих та хрящових риб в ділянці хребта додатково формується дифузне нервове сплетення, що належить симпатичному відділу.

У костистих риб та земноводних це сплетення починає концентруватися у два симпатичні стовбури.

Будова автономної нервової системи у плазунів та птахів є близькою до ссавців.

У ланцетника, круглоротих та хрящових риб довузлові волокна виходять зі спинного мозку в складі його дорсальних корінців.

У вищих тварин вони поступово переходять у вентральні корінці, досягаючи повного переходу у ссавців.

3. Онтогенез автономної нервової системи.

У ембріогенезі джерелом клітин автономної нервової системи у ссавців є гангліозна пластинка, яка поділяється на ділянки, що дають згодом симпатичний та парасимпатичний відділи. Їх периферична частина, а також метасимпатичний відділ утворюються в результаті міграції нейробластів у стінки внутрішніх органів.

Співвідношення між симпатичним та парасимпатичним відділами автономної нервової системи:

- нормотонія;
- симпатотонія;
- парасимпатотонія.

Рефлекторні зв'язки автономної нервової системи:

1. Сомато-вісцеральний рефлекс – зміна функції внутрішніх органів

- при подразненні рецепторів соматичних органів (виникнення брадикардії при подразненні діафрагми).
2. Вісцero-соматичний рефлекс – зміна функції соматичних органів при подразненні рецепторів внутрішніх органів (виникнення брадикардії при подразненні діафрагми).
 3. Вісцero-вісцеральний рефлекс – зміна функції внутрішніх органів внаслідок збудження, що в них виникає і в них закінчується (вплив дихання на частоту серцевих скорочень).
 4. Аксон-рефлекс – передача збудження в межах одного органу з дендритів нейрону на аксон, оминаючи тіло нейрона, а тим самим і центральну нервову систему (властивий для метасимпатичного відділу автономної нервової системи).

4. Питання для самоконтролю

1. На які відділи поділяється автономна нервова система?
2. Які функції виконує автономна нервова система?
3. З яких структур складається автономна нервова система?
4. Чим відрізняється будова автономної та соматичної нервових систем?
5. Яку функцію виконує симпатичний відділ автономної нервової системи?
6. Яку функцію виконує парасимпатичний відділ автономної нервової системи?
7. Які особливості будови має симпатичний відділ автономної нервової системи?
8. Які особливості будови має парасимпатичний відділ автономної нервової системи?
9. Які вузли містить симпатичний відділ автономної нервової системи?
10. Які вузли містить парасимпатичний відділ автономної нервової системи?
11. Які функції виконує метасимпатичний відділ автономної нервової системи?
12. Охарактеризуйте філогенез автономної нервової системи.
13. Охарактеризуйте онтогенез автономної нервової системи.
14. Охарактеризуйте рефлекторні зв'язки автономної нервової системи.

Лекція 30

КЛАСИФІКАЦІЯ ТА СТРУКТУРА ПРОВІДНИХ ШЛЯХІВ ЦЕНТРАЛЬНОЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ

План:

1. Характеристика провідних шляхів.
2. Висхідні (аферентні, чутливі) провідні шляхи.
3. Низхідні (еферентні, рухові) провідні шляхи.
4. Сегментний апарат спинного мозку.

5. Питання для самоконтролю.

1. Характеристика провідних шляхів

Топографія окремих нейронів не є ізольованою чи хаотичною. Вони вступають у контакти один з одним, формуючи ланцюги нейронів – провідників імпульсів. Дані ланцюги формують рефлекторні дуги, які містять мінімум два нейрони і забезпечують проведення нервового імпульсу у чітко визначеному напрямку: від місця виникнення до місця прикладання (м'яз, залоза).

З розвитком центральної нервової системи рефлекторні дуги стали складними багатонейронними. Відростки нервових клітин, які сполучають ядра (скупчення нейронів) головного та спинного мозку згрупувалися у пучки, а ті сформували провідні шляхи.

Провідні шляхи – це пучки нервових волокон, які виконують наступні функції:

- з'єднують функціонально однорідні ділянки сірої речовини в центральній нервовій системі;
- займають у білій речовині головного та спинного мозку чітко визначене місце;
- проводять однаковий імпульс.

За топографією волокон провідні шляхи поділяються:

- проекційні;
- комісуральні;
- асоціативні.

Асоціативні нервові волокна з'єднують:

- нейрони сірої речовини в межах однієї півкулі головного мозку;
- нейрони сірої речовини різних сегментів спинного мозку.

Комісуральні нервові волокна з'єднують:

- сіру речовину правої та лівої півкуль головного мозку;
- сіру речовину правих та лівих рогів спинного мозку

Проекційні нервові волокна з'єднують нейрони сірої речовини головного та спинного мозку.

Проекційні шляхи поділяються на:

- висхідні (аферентні, чутливі) – направляються від спинного до головного мозку у канатиках білої речовини спинного мозку;
- низхідні (еферентні, рухові) – направляються від головного до спинного мозку у канатиках білої речовини спинного мозку.

2. Висхідні (аферентні, чутливі) провідні шляхи

Висхідні шляхи забезпечують проведення 4 видів чутливості:

- тактильну (відчуття дотику і тиску);
- температурну;
- больову;
- пропріоцептивну (відчуття положення і рухів тіла та кінцівок).

Висхідні (чутливі, аферентні) провідні шляхи складаються з 2-3 нейронів.

Перший нейрон усіх висхідних (чутливих) провідних шляхів розташований у спинномозкових вузлах, а його дендрити йдуть від органів і тканин тіла.

Висхідним (чутливим) провідним шляхам прийнято давати назви з врахуванням топографії, місця початку та місця закінчення “другого нейрону”.

Топографія другого нейрону висхідних шляхів:

- довгастий мозок: тонкий пучок (Голя); клиноподібний пучок (Бурдаха)
- основа дорсальних рогів: дорсальний спинномозочковий шлях (Флексіга); вентральний спинномозочковий шлях (Говерса); спиноталамічні шляхи тактильної, больової та температурної чутливості.

Третій нейрон розташований в головному мозку. Його топографія визначається характером чутливості висхідних шляхів:

1. Вентральний спинно-таламічний шлях (*tractus spinothalamicus ventralis*) – провідний шлях тактильної чутливості і тиску. Йде через вентральні канатики білої речовини до латеральних ядер таламусу (проміжного мозку) де розташований “третій нейрон”, а далі до кори великого мозку.

2. Латеральний спинно-таламічний шлях (*tractus spinotectothalamicus lateralis*) – провідний шлях больової температурної і частково тактильної чутливості. Йде через латеральні канатики білої речовини до пластинки чотиригорб'я середнього мозку та зорового горба проміжного мозку де розташований “третій нейрон”, а далі до кори великого мозку.

Основна маса висхідних шляхів проводить пропріоцептивну чутливість, що вказує на особливу важливість контролю за руховою функцією організму.

Шляхи пропріоцептивної чутливості мають два напрямки:

1. До кори великого мозку: тонкий пучок (Голя) та клиноподібний пучок (Бурдаха).
2. До мозочка: дорсальний спинномозочковий шлях (Флексіга) та вентральний спинномозочковий шлях (Говерса)

Тонкий пучок (Голя) (*fasciculus gracilis (Goll)*) – проводить імпульси з каудальної частини тіла і тазових кінцівок.

Клиноподібний пучок (Бурдаха) (*fasciculus cuneatus (Burdach)*) – проводить імпульси від краніальної частини тіла (до 5 грудного сегменту) і грудних кінцівок.

Обидва пучки розташовані поряд і проходять у дорсальних канатиках до латеральних ядер таламусу (проміжного мозку) де розташований “третій нейрон”, а далі до кори великого мозку.

Дорсальний спинномозочковий шлях (Флексіга) (*tractus spinocerebellaris dorsalis (Flechsig)*) – його другий нейрон міститься у “грудному ядрі” (“ядрі Кларка”), яке залягає медіально в основі дорсальних рогів з 1-го грудного до 2-4-го поперекових сегментів. Шлях проходить по прямій висхідній лінії.

Вентральний спинномозочковий шлях (Говерса) (*tractus spinocerebellaris ventralis (Gowers)*) – його другий нейрон міститься в “основному ядрі” ,

розташованому над ядром Кларка. Шлях проходить не по прямій. Він, вийшовши з ядра, переходить на протилежну сторону спинного мозку, а потім повертається назад.

Обидва шляхи проходять у латеральних канатиках і проводять імпульси від м'язів, сухожилків та суглобів через ніжки мозочка у кору черв'яка. Далі ці імпульси вже іншими шляхами передаються у “червоне ядро” середнього мозку.

Ці два шляхи забезпечують рефлекторну координацію рухів та збереження рівноваги.

3. Низхідні (еферентні, рухові) провідні шляхи

Низхідні (еферентні, рухові) провідні шляхи поділяються на три групи:

1. Пірамідні.
2. Екстрапірамідні.
3. Автономні.

За будовою низхідні шляхи є двонейронними. Їх перший нейрон міститься в різних ядрах головного мозку залежно від функції шляху, до якого він належить. А другий нейрон розташований у вентральних рогах спинного мозку і його аксони йдуть в складі спинномозкових нервів.

Пірамідні (кіркові) провідні шляхи (*tractus pyramidalis seu corticospinalis*) – з'єднують кору великого мозку з підкірковими ядрами:

- черепно-мозкових нервів;
- вентральних рогів спинного мозку.

Пірамідні шляхи забезпечують проведення довільних рухових імпульсів у м'язи, а також імпульсів, що гальмують рефлекси спинного мозку.

Пірамідні шляхи поділяються на три типи:

- кірково-ядерний;
- латеральний;
- вентральний.

Кірково-ядерний шлях (*tractus corticonuclearis*) – направляється до основи ніжок великого мозку, утворюючи медіальну частину пірамідних шляхів. У стовбурі мозку шлях переходить на протилежний бік і закінчується у рухових ядрах черепних нервів:

- III і IV – в середньому мозку;
- V, VI, VII – в мості;
- IX, X, XI, XII – в довгастому мозку.

Латеральний пірамідний шлях, або перехресний (*tractus corticospinalis (pyramidalis) lateralis*) – прямує через ніжки великого мозку до пірамід, у перехресті яких переходить на протилежний бік спинного мозку і йде у латеральних канатиках між дорсальним рогом і шляхом Флексіга до вентральних рогів.

Даний шлях найкраще розвинений у собаки. У інших тварин він представлений лише в шийному відділі.

Вентральний пірамідний шлях, або прямий (*tractus corticospinalis (pyramidalis) ventralis*) – також прямує через ніжки великого мозку до пірамід

довгастого мозку, проходить вентральніше їх перехрестя у вентральні канатики спинного мозку. У їх білій спайці переходить на протилежний бік мозку до його вентральних рогів.

Вентральний пірамідний шлях виявлений лише у людини в шийному та грудному сегментах спинного мозку.

Отже, усі три пірамідних шляхи є перехресними. Проте здійснюється це на різних рівнях.

Екстрапірамідні (підкіркові) провідні шляхи (*tractus subcorticospinalis*) – з'єднують підкіркові ядра середнього та довгастого мозку зі спинним мозком.

Екстрапірамідні шляхи поділяються на 5 типів:

1. Червоноядерно-спинномозковий.
2. Присінково-спинномозковий.
3. Покришко-спинномозковий.
4. Оливо-спинномозковий.
5. Поздовжній сітчасто-спинномозковий.

Червоноядерно-спинномозковий шлях (Монакова) (*tractus rubrospinalis*) – проходить від червоного ядра та ретикулярної формації середнього мозку через латеральні канатики спинного мозку до його вентральних рогів. Цей шлях бере участь в автоматичній координації рухів, передаючи імпульси від:

- смугастого тіла;
- сосочкового тіла;
- кори півкуль мозочка.

Присінково-спинномозковий шлях (*tractus vestibulospinalis*) – йде від ядра Дейтерса (VIII пара) і ретикулярної формації довгастого мозку через вентральні канатики (на межі з латеральними) спинного мозку до його вентральних рогів. Даний шлях проводить імпульси, які забезпечують збереження рівноваги, а також пов'язані з діяльністю органів дихання.

Покришко-спинномозковий шлях (*tractus tectospinalis*) – направляється від пластинки чотиригорб'я середнього мозку через вентральні канатики спинного мозку до його вентральних рогів. Тракт проводить зорові та слухові рефлекси.

Оливо-спинномозковий шлях (*tractus olivospinalis*) – проходить від оливи довгастого мозку через вентральні канатики до вентральних рогів шийної частини спинного мозку. Шлях пов'язаний з рефлекторною координацією рухів і тонуусу м'язів шиї при рухах голови.

Поздовжній сітчасто-спинномозковий шлях (*tractus reticulospinalis*) – починається від ретикулярної формації середнього мозку. Йде до рухових ядер м'язів ока, а також через вентральні канатики до вентральних рогів шийного і грудного відділів спинного мозку. Шлях бере участь в координації рухів очей та голови.

Функціональні відмінності низхідних шляхів:

- пірамідні шляхи – реалізують стимулюючий та гальмівний вплив кори мозку, що надає рухам великої точності;
- екстрапірамідні шляхи – підтримують тонус м'язів і здійснюють рефлекторну регуляцію м'язової системи.

4. Сегментний апарат спинного мозку

Центральні провідні шляхи крім провідникового апарату спинного мозку формують його сегментний апарат, який забезпечує зв'язок між окремими його сегментами, розташованими на різних рівнях.

Сегментний апарат спинного мозку представлений:

- рецепторними нейронами спинномозкових вузлів;
- асоціативними (вставними) нейронами сірої речовини;
- глибокими відділами всіх трьох канатиків білої речовини, що формують короткі пучки асоціативних волокон – *fasciculi proprii*;
- вентральними руховими коренями спинномозкових нервів, утворені відростками нейронів вентральних рогів сірої речовини.

5. Питання для самоконтролю

1. Які функції виконують провідні шляхи?
2. Як поділяються провідні шляхи за топографією волокон?
3. Що з'єднують асоціативні нервові волокна?
4. Що з'єднують комісуральні нервові волокна?
5. Що з'єднують проекційні нервові волокна?
6. На які групи поділяються проекційні шляхи?
7. На які групи поділяються висхідні провідні шляхи?
8. На які групи поділяються низхідні провідні шляхи?
9. Охарактеризуйте пірамідні низхідні провідні шляхи.
10. Охарактеризуйте екстрапірамідні низхідні провідні шляхи.
11. Чим представлений сегментний апарат спинного мозку?

Лекція 31

ХАРАКТЕРИСТИКА ТА ФІЛОГЕНЕЗ ОРГАНІВ ЧУТТЯ. СТРУКТУРА ТА ОНТОГЕНЕЗ ЗОРОВОГО АНАЛІЗАТОРА

План:

1. Визначення та класифікація органів чуття та аналізаторів.
2. Характеристика рецепторів різних типів.
3. Філогенез органів чуття.
4. Зоровий аналізатор.
5. Онтогенез очного яблука.
6. Питання для самоконтролю.

1. Визначення та класифікація органів чуття та аналізаторів

Органи чуття (сенсорна система) – спеціалізовані периферичні структури, що забезпечують сприйняття, діючих на організм подразників із зовнішнього та внутрішнього середовищ.

Основою органів чуття є рецептори, яким, у більшості випадків,

допомагають інші тканини та органи.

Окремі органи чуття сприймають лише певні види подразнень, внаслідок наявності в них лише певних видів рецепторів. В цілому органи чуття можна розділити на дві групи:

1. Основні
2. Додаткові

До основних належать наступні органи чуття:

- зору;
- слуху та рівноваги;
- дотику (тактильна чутливість, відчуття тиску, больова чутливість, температурна чутливість, пропріоцептивна чутливість);
- смаку;
- нюху.

Додаткові органи чуття представлені:

1. Ехолокацією.
2. Магніторецепцією.

За походженням та структурою рецепторного апарату органи чуття ділять на 3 типи:

1. Первинно чутливі: зору, нюху.
2. Вторинно чутливі: смаку, слуху, рівноваги.
3. Рецептори не організовані в органи чуття: тактильні, тиску, больові, температурні, пропріоцептивні.

У первинно чутливих органах чуття рецепцію здійснюють спеціалізовані нервові (нейросенсорні) клітини, що знаходяться у цих органах і розвиваються з нервової пластинки.

У вторинно чутливих органах чуття рецепцію здійснюють спеціалізовані епітеліальні (епітеліосенсорні) клітини, що знаходяться у цих органах і розвиваються з потовщень ектодерми – плакод.

У рецепторів не організованих в органи чуття рецепцію здійснюють спеціалізовані закінчення нервових клітин, тіла яких містяться в чутливих вузлах.

За відстанню до подразника органи чуття поділяються на:

1. Дистанційні – сприймають подразник на відстані (зір слух, нюх).
2. Контактні – сприймають подразник лише при контакті з ним (дотик, смак).

У різних тварин не всі органи чуття розвинені однаковою мірою. Ступінь їх розвитку визначається середовищем та способом життя тварин.

Проте органи чуття не можуть самостійно проаналізувати нервовий імпульс, який у них виник, та забезпечити відповідь на подразник. Тому органи чуття є частиною складніших структур – аналізаторів.

Аналізатор (*analisator*) – складна нейродинамічна система, яка забезпечує зв'язок центральної нервової системи із зовнішнім і внутрішнім середовищем. Морфо-функціонально аналізатор – це єдина система нейронів, що сприймають подразнення, передають збудження і аналізують його в корі головного мозку.

Аналізатор – складається з трьох частин:

- I. Периферичної
- II. Провідної
- III. Центральної

I. Периферична частина аналізаторів представлена рецепторами (органами чуття), які трансформують фізико-хімічну енергію зовнішнього чи внутрішнього середовища у нервові збудження (нервовий імпульс).

2. Характеристика рецепторів різних типів

Відповідно від джерела сприймаємого подразника рецептори поділяються:

- екстерорецептори – сприймають подразнення із зовнішнього середовища (фізичні, хімічні);
- інтерорецептори – сприймають подразнення із внутрішнього середовища організму. Нервові імпульси від них, в основному не доходять до свідомості (крім імпульсів від апарату руху).

Інтерорецептори поділяються на три групи:

1. Вісцерорецептори – сприймають відчуття від внутрішніх органів: їх наповненість, болючість та ін.
2. Пропріорецептори – сприймають м'язово-суглобове відчуття від апарату руху.
3. Вестибулорецептори – від апарату руху та органу рівноваги сприймають інформацію про положення тіла і його частин в просторі.

Рецептори, що сприймають різні види подразнень характеризуються значними відмінностями у структурі, розмірах та формі.

II. Провідна частина аналізаторів – представлена черепномозковими і спинномозковими нервами, екстерорецептивними провідними шляхами центральної нервової системи та підкірковими центрами головного мозку. Всі ці структури забезпечують проведення нервового імпульсу від рецептора до місця його аналізу.

III. Центральна частина аналізаторів – представлена нейронами відповідних ділянок кори головного мозку, в яких проходить аналіз нервового імпульсу. При цьому, формується адекватна реакція організму на подразник. Також створюється загальний фон функціонування нервової системи, який визначається станами: благополуччя, недуги, втоми, спраги, голоду, статевого потягу, та іншими.

3. Філогенез органів чуття

Органи чуття мають ектодермальне походження. У безхребетних вони в основному представлені чутливими клітинами, які розташовуються в епідермісі і пов'язані з рецепторними нервовими закінченнями.

У ланцетника є світлочутливі клітини (вічка Гессі), нюхова ямка і чутливі клітини на ротових щупальцях.

У круглоротих розвиваються парні органи зору – очі, наявна нюхова

капсула і з'являється орган бокової лінії, який сприймає рух води.

У плоских червів (планарії) є зорові рецептори.

У риб формуються органи смаку в ротовій і глотковій ділянках, є нюхові ямки, розвиваються очі (з'являються палички і колби в сітківці ока і кришталік) і орган бокової лінії.

У комах та ракоподібних органи зору розміщені групами на голові і утворюють складні очі.

У амфібій формуються повіки, відокремлюється орган нюху, а смакові цибулини об'єднуються у смакові сосочки, Формується середнє вухо зі стремінцем.

У рептилій з'являються носові раковини, де розташовується орган нюху; у сітківці ока вдосконалюються колби, кришталік може змінювати кривизну; формується орган слуху і рівноваги.

У птахів в оці формується «гребінь», добре виражена третя повіка, нюх розвинений, здебільшого, слабо.

У ссавців слабо розвинена третя повіка, формується зовнішнє вухо.

4. Зоровий аналізатор

Зоровий аналізатор представлений:

- органом зору (периферична частина);
- зоровим нервом (провідна частина);
- кірковими та підкірковими центрами (центральна частина).

Орган зору, як частина зорового аналізатора, складається з:

- очного яблука;
- захисних та допоміжних пристосувань ока.

В очному яблуці виділяють:

- три оболонки: фіброзну, судинну, сітчасту;
- внутрішню структуру: камери ока, кришталік, склисте тіло.

Фіброзна оболонка поділяється на дві частини:

- рогівка – вкриває 1/5 передньої поверхні ока;
- білкова оболонка – вкриває решту 4/5 поверхні ока.

Судинна оболонка поділяється на три частини:

- райдужна оболонка – містить зіницю та пігмент, що визначає колір очей;
- війкове тіло – забезпечує прикріплення кришталіка;
- власне судинна оболонка – містить блискучий покрив, що відбиває світло.

Сітківка здійснює фоторецепцію, перетворюючи світловий подразник в нервовий імпульс.

Компоненти ока формують 3 функціональні апарати ока:

1. Світлозаломлюючий, або діоптричний.
2. Акомодаційний.
3. Рецепторний.

1. Світлозаломлюючий апарат включає всі прозорі структури і

середовища, через які проходить світло на шляху до сітківки:

- рогівку (передню частину фіброзної оболонки);
- всі компоненти внутрішнього структури очного яблука (рідина камер ока, кришталік, склисте тіло).

2. Апарат акомодациї є похідним судинної оболонки ока та виконує 2 функції:

А. Фокусування зображення на сітківці (що, власне, і є акомодациєю) – забезпечується за допомогою війчастого тіла, що регулює кривизну кришталіка. При порушенні фокусування, у людей використовують спеціальні лінзи, які корегують цей процес.

Б. Підтримання необхідної інтенсивності світла на сітківці – забезпечується за допомогою райдужної оболонки, що відіграє роль діафрагми і регулює розмір зіниці. Даний процес забезпечується м'язами: стискачем та розширювачем зіниці.

3. Рецепторний апарат ока представлений сітчастою оболонкою (сітківкою (retina)), яка, на відміну від інших оболонок, утворена не сполучною, а нервовою тканиною.

Сітківка сформована двома шарами:

- пігментним (зовнішнім);
- нервовим (внутрішнім).

Нервовий шар сітківки складається з нейронів, які розташовані у три ряди:

1. Світлочутливі нейрони – самий зовнішній шар, прилеглий до пігментного шару сітківки.
2. Місцево-асоціативні нейрони – зв'язують нейрони сітківки один з одним.
3. Гангліонарні нейрони – їх аксони об'єднуються і утворюють зоровий нерв.

Світлочутливі нейрони за формою своїх дендритів поділяються на 2 типи:

- палички – відповідають за чорно-біле бачення;
- колбочки – відповідають за кольорове бачення.

Ці клітини власне і перетворюють світлову енергію у нервовий імпульс.

У сітківці виділяють два особливих місця – дві плями:

1. Слепа пляма – місце початку зорового нерва, котрий перфорує всі шари очного яблука. Відповідно у даному місці відсутні всі шари сітківки за винятком шару нервових волокон. В ділянці сліпої плями на внутрішню поверхню сітківки виходять судини.
2. Жовта пляма (центральна ямка) – заглиблена в центрі сітківки і є місцем найкращого бачення. Тут проходить оптична вісь ока. Зі світлочутливих клітин тут присутні лише колбочки, тобто клітини кольорового зору.

Кут між оптичними осями очей визначає два типи зору:

1. Монокулярний – кут до 170° і кожне око має своє окреме поле зору (зайці).

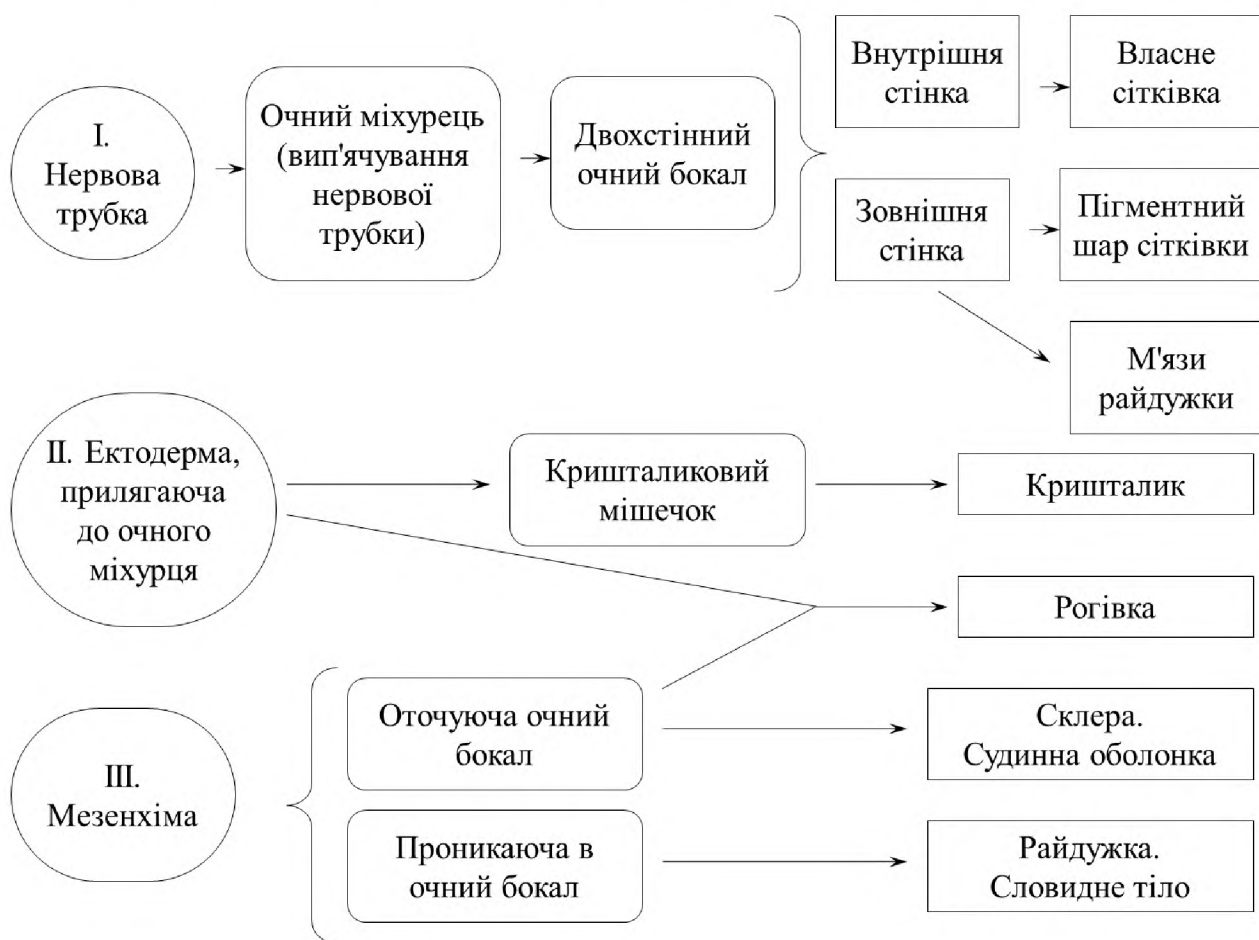
2. Бінокулярний – кут до 140° і поля зору обох очей перекриваються (домашні тварини).

Провідна та центральна частини зорового аналізатора представлені:

- зоровими нервами (II);
- зоровими трактами;
- латеральним колінчатим тілом таламуса;
- зоровими горбами чотиригорб'я;
- потиличними частками кори.

5. Онтогенез очного яблука

Онтогенетичний розвиток очного яблука відбувається з трьох джерел:



6. Питання для самоконтролю

1. Які органи чуття належать до основних, а які до додаткових?
2. Як поділяють органи чуття за походженням та структурою рецепторного апарату?
3. Як поділяють органи чуття за відстанню до подразника?
4. Що таке аналізатор?
5. З яких частин складається аналізатор?
6. Чим представлена периферична частина аналізаторів?
7. Чим представлена провідна частина аналізаторів?
8. Чим представлена центральна частина аналізаторів?

9. Охарактеризуйте основні етапи філогенезу органів чуття.
10. З яких оболонок сформоване очне яблуко?
11. Чим сформована внутрішня структура очного яблука?
12. Які структури належать до захисних та допоміжних пристосувань ока?
13. Охарактеризуйте функціональні апарати ока.
14. Охарактеризуйте онтогенез очного яблука.

Лекція 32

МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИСІНКОВО-ЗАВИТКОВОГО АНАЛІЗАТОРА ТА ОРГАНІВ СМАКОВОЇ, НЮХОВОЇ І ТАКТИЛЬНОЇ ЧУТЛИВОСТІ

План:

1. Присінково-завитковий аналізатор.
2. Орган нюху.
3. Орган смаку.
4. Відчуття дотику, болю, температури та пропріорецепція.
5. Питання для самоконтролю.

1. Присінково-завитковий аналізатор (рівноваги та слуху)

Сприймає наступні подразники:

- звуки;
- гравітаційні впливи;
- вібрацію;
- кутові прискорення (при обертанні тіла).

Присінково-завитковий аналізатор складається з:

1. Рецепторного апарату (периферична частина).
2. Присінково-завиткового нерву (провідна частина).
3. Підкіркових та кіркових центрів (центральна частина).

Рецепторний апарат аналізатора представлений:

- зовнішнім вухом;
- середнім вухом;
- внутрішнім вухом.

Зовнішнє та середнє вухо належать до акустичного апарату і забезпечують проведення звукових коливань. Внутрішнє вухо – містить рецептори акустичного та вестибулярного апаратів.

Зовнішнє вухо більшою частиною виступає над поверхнею тіла і представлено:

- вушною раковиною;
- м'язами вушної раковини;
- зовнішнім слуховим проходом;
- барабанною перетинкою.

Вушна раковина розділяється на дві частини:

- човник – розташований над поверхнею шкіри;
- завитка – розташована під шкірою

Розміри та форма човника вушної раковини характеризуються значними видовими особливостями. Також спостерігаються суттєві породні особливості в межах одного виду.

Середнє вухо розташоване в барабанному міхурі вискової кістки і містить 4 слухові кісточки:

1. Молоточок.
2. Коваделко.
3. Сочевицеподібна.
4. Стремінце.

Внутрішнє вухо міститься в кам'янистій частині вискової кістки і складається з: кісткового та перетинчастого лабіринтів. При цьому, другий розташований в середині першого.

Перетинчастий лабіринт заповнений ендолімфою, а простір між ним та кістковим лабіринтом – перилімфою.

Кістковий лабіринт виконує каркасно-захисну функцію і містить:

- три півколові кісткові канали;
- присінок;
- кісткову завитку.

Особливістю півколових кісткових каналів є їхня просторова орієнтація у трьох взаємно перпендикулярних площинах: сагітальній, фронтальній, сегментальній.

Присінок служить вмістилищем для маточки та мішечка.

Кісткова завитка має форму конуса і сформована каналом, спіралеподібно закрученим навколо стрижня. Всередині спірального каналу проходять спіральна пластинка та перетинчаста протока завитки. Вони розділяють канал на присінкові та барабанні сходи.

Основу перетинчастого лабіринту складають структури, які забезпечують рецепторну функцію акустичного та вестибулярного апаратів.

Акустичний апарат внутрішнього вуха представлений перетинчастою протокою завитки.

Вестибулярний апарат внутрішнього вуха представлений:

- маточкою (еліптичним мішечком) з трьома перетинчастими півколовими протоками;
- мішечком (сферичним мішечком) з ендолімфатичною протокою.

Центральною структурою перетинчастої протоки завитки, що забезпечує слухову рецепцію є спіральний (кортіів) орган.

У ньому виділяють 2 типи епітеліальних клітин:

1. Сенсорні волоскові клітини (зовнішні та внутрішні – сприймають звукові коливання і на апікальній частині містять мікроворсинки.
2. Підтримуючі клітини – виконують опорну функцію.

Спіральний орган сприймає звукові (акустичні) коливання, які передаються сюди у наступній послідовності: барабанна перетинка → слухові кісточки → вікно присінка → перилімфа завитки → ендолімфа завитки → перилімфа завитки → вікно завитки.

Різні ділянки завитки сприймають звукові коливання різної висоти.

У вестибулярному апараті рецепторний епітелій складається з клітин аналогічних спіральному органу. Він локалізується в трьох ділянках:

1. Гребені рівноваги – розташовані в ампулах півколових проток.
2. Пляма рівноваги (макула) – розташована в маточці.
3. Пляма рівноваги (макула) – розташована в мішечку.

Зовні гребені покриті желатиноподібною речовиною у формі купола, в якій містяться мікроворсинки рецепторних клітин. Купол може повністю закривати просвіт ампули. Ампулярні гребені реагують на кутові прискорення при обертаннях голови та тіла.

Залозистий епітелій плям рівноваги покритий драглистою речовиною – отолітовою мембраною, яка містить кристали карбонату кальцію – отоліти.

Пляма маточки є рецептором гравітації та лінійних прискорень, а пляма мішечка – рецептором гравітації та вібрації.

Провідна частина присінково-завиткового аналізатора представлена присінково-завитковим нервом, який формується двома корінцями від двох рецепторів внутрішнього вуха.

Провідні шляхи завиткового рецептора починаються від спірального органа і формують спіральний ганглії завитки. По присінково-завитковому нерві імпульси надходять у дорсальне і вентральне ядра довгастого мозку. А далі через каудальні (слухові) горбки покрівлі середнього мозку до вискової частки кори.

Провідні шляхи присінкового рецептора починаються від ампулярних гребінців і плям мішечків, утворюючи вестибулярний ганглії внутрішнього слухового проходу. По присінково-завитковому нерві імпульси надходять у довгастий мозок (ядра Дейтерса), а далі або в мозочок, або до вискової частки кори.

Також присінковий рецептор через кору та III, IV, VI пари черепно-мозкових нервів пов'язаний з рухами очей.

Онтогенез слухового аналізатора: ектодерма → слухові плакоти – потовщення ектодерми на рівні закладки довгастого мозку → слухові ямки – вип'ячування слухових плакод → слухові міхурці → закладка круглого мішечка і завитки та закладка овального мішечка і півколових каналів.

2. Орган нюху

Нюх – це здатність тварин до сприйняття певних властивостей (запаху) хімічних сполук навколишнього середовища і тому є одним з видів хеморецепції.

В цілому нюхову чутливість тварин розділяють на дві системи:

1. Основну.
2. Додаткову.

Основна нюхова система служить тваринам для пошуку і вибору корму,

води, висліджування здобичі, порятунку від ворога, для орієнтації, мічення території, розпізнавання окремих особин чи групи особин.

Додаткова нюхова система направлена на сприйняття біологічних маркерів власного виду – феромонів і пов'язана:

- пошуком і впізнаванням статевого партнера;
- реалізацією материнських інстинктів;
- формуванням соціальної поведінки (лідерство, агресія, покора).

Обидві системи мають типову для аналізатора будову:

1. Периферична частина.
2. Провідна частина.
3. Центральна частина.

У основній нюховій системі периферична частина представлена нюховим епітелієм слизової оболонки верхньої частини носової порожнини.

Нюховий епітелій складається з трьох типів клітин:

1. Рецепторних – здійснюють нюхову рецепцію.
2. Підтримувальних (опорних) - містять жовтувато-коричневий пігмент, що надає нюховій ділянці жовтувато-бурого забарвлення.
3. Базальних – це камбіальні клітини, які можуть диференціюватися в один з попередніх типів клітин.

Рецепторні клітини – це біполярні нейрони. Їх дендрити починаються війками на поверхні нюхового епітелію і сприймають нюхові подразники. Їх аксони об'єднуються у численні пучки – нюхові нерви.

Нюхові нерви формують проміжну частину нюхового аналізатора і входять у нюхові цибулини головного мозку.

Центральна частина нюхового аналізатора включає: нюхові цибулини → нюхові тракти → грушоподібні частки (вторинні нюхові центри) → гіпокамп (вищий підкорковий нюховий центр) → сосочкове тіло → таламус → вискову частку кори.

Нюхова чутливість тварин обумовлена кількістю генів, що її забезпечують.

Відповідно до розвитку нюхового аналізатора тварини поділяються:

- макросматики – з добре розвиненим нюхом (більшість ссавців: жуйні, копитні, хижі, комахоїдні);
- мікросматики – зі слабо розвиненим нюхом (примати, кити, птахи);
- анасматки – з відсутнім нюхом (дельфіни).

В онтогенезі нюховий аналізатор закладається в передній частині нервової пластинки на межі з ектодермою. Спочатку рецепторна частина нюхового органа має вигляд нюхових ямок, які швидко відділяються від зачатка центральної нервової системи. З ростом голови нюхові зачатки зміщуються у верхні та середні носові раковини і вторинно з'єднуються з нервовими нюховими центрами за допомогою нюхових нервів. У новонароджених нюхова ділянка слизової оболонки має рожевий колір, оскільки ще не містить пігмент (ліпофусцин), який відкладається в процесі її функціонування.

У додатковій нюховій системі периферична частина представлена лемішо-

носовим органом (вомероназальний, орган Якобсона), який виконує рецепторну функцію. Він розташований вздовж вентрального краю носової перегородки і має вигляд тонкої, хрящової, заповненої рідиною трубки, яка починається від різцевої протоки.

Проміжна частина аналізатора сформована кінцевим (вомероназальним) нервом (*n. terminalis*), який ще називають нульовим черепно-мозковим нервом.

Центральна частина аналізатора починається додатковою нюховою цибулиною. Від неї нервовий імпульс передається через мигдалеподібне тіло до гіпоталамусу, який є центром гормональної регуляції організму.

Відповідно, нервовий імпульс опрацьовується на рівні підкіркових центрів, оминаючи кору мозку. При цьому, формується певний гормональний статус організму, що має характерне емоційне вираження і проявляється “підсвідомою” поведінкою.

У коней різцевий канал закритий збоку ротової порожнини, тому лемішо-носовий орган пов'язаний лише з носовою порожниною. І щоб посилити надходження в нього повітря тварини часто роблять специфічні рухи верхньою губою (флемен (*flehmen* (англ.)) – завертають її вверх до ніздрів.

Подібні дії характерні і для інших тварин. У котів та собак повітря у різцевий канал і далі у лемішо-носовий орган може надходити і через ротову порожнину. Тому вони стимулюють цей процес язиком та ритмічним закриванням і відкриванням рота. Тварина ніби “засмоктує” повітря. Тому процес флемінгу у них ще називається тонгінг (англ. – *tonguing* (*tongue* – язик)).

3. Орган смаку

Смаковий аналізатор забезпечує аналіз води і корму, що приймаються твариною, на виявлення 4 основних смаків:

- солодке;
- солене;
- гірке;
- кисле.

При потребі виділяють ще 2 додаткових смаки:

- в'язучий;
- гострий.

З відкриттям різноманітних смакових добавок з'явився смак “юмамі” (з японської – “дуже смачно”), який насамперед асоціюється зі смаком глутамату натрію.

Периферична (рецепторна) частина смакового аналізатора представлена смаковими цибулинами, які містяться:

- в смакових сосочках язика;
- у слизовій оболонці: зіву, твердого піднебіння, м'якого піднебіння, глотки.

Смакові цибулини складаються з 3 типів клітин:

- рецепторних;
- підтримувальних (опорних);
- базальних.

Найбільшу кількість смакових цибулин мають тварини з добре розвиненими жувальними поверхнями кутніх зубів (кінь, корова, вівця, коза) – декілька десятків тисяч. У людини загальна кількість смакових цибулин досягає 2 тисяч.

Проміжна частина смакового аналізатора представлена:

- блукаючим нервом (X) – від глотки;
- язикоглотковим нервом (IX) – від валикоподібних та листочкоподібних сосочків;
- барабанною струною лицевого нерву (VII) – від грибоподібних сосочків.

Центральна частина смакового аналізатора представлена підкірковими центрами в довгастому мозку та проміжному мозку (таламус) та кірковими центрами вискової ділянки півкуль.

4. Відчуття дотику, болю, температури та пропріорецепція

Чутливість забезпечується різними видами рецепторів по всій поверхні тіла та в товщині тканин і органів.

5. Питання для самоконтролю

1. Які подразники сприймає присінково-завитковий аналізатор?
2. Чим представлений рецепторний апарат присінково-завиткового аналізатора?
3. Які ділянки присінково-завиткового аналізатора належать до акустичного апарату?
4. З яких частин складається зовнішнє вухо?
5. Які структури формують середнє вухо?
6. Які структури формують внутрішнє вухо?
7. Які ділянки присінково-завиткового аналізатора належать до вестибулярного апарату?
8. Охарактеризуйте провідну частину присінково-завиткового аналізатора.
9. Охарактеризуйте онтогенез слухового аналізатора.
10. Які структури формують основну нюхову систему?
11. Які структури формують додаткову нюхову систему?
12. Охарактеризуйте онтогенез нюхового аналізатора.
13. Як поділяються тварини відповідно до розвитку нюхового аналізатора?
14. Охарактеризуйте периферичну, проміжну та центральну частини смакового аналізатора.
15. Охарактеризуйте ознаки статевого дозрівання ссавців.
16. Які органи розмноження самки є парними, а які непарними?

Список використаних джерел

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. 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. Koch, T. (1970). *Lehrbuch der veterinär-anatomie*. Band I. Bewegungsapparat. VEB Gustav Fischer Verlag Jena, Jena.
6. König, H. E., & Liebich, H-G. (2007). *Veterinary anatomy of domestic mammals*. Textbook and colour atlas. Schattauer GmbH, Stuttgart.
7. Frandson, R. D. (1986). *Anatomy and physiology of farm Animals*. Lea & Febiger, Philadelphia.

Зміст

| № лекції | Теми лекцій | Сторінки |
|----------|--|----------|
| 14 | Порожнини тіла, типи внутрішніх органів. Морфо-функціональна характеристика апарату травлення, його філогенез | 3 |
| 15 | Будова і онтогенез головної та передньої кишок | 11 |
| 16 | Будова і онтогенез середньої і задньої кишок та застінних травних залоз | 25 |
| 17 | Морфо-функціональна характеристика, філо-онтогенез апарату дихання (apparatus respiratorius) | 37 |
| 18 | Морфо-функціональна характеристика, філо-онтогенез органів сечовиділення | 45 |
| 19 | Структура та розвиток органів розмноження самців | 51 |
| 20 | Структура та розвиток органів розмноження самок | 56 |
| 21 | Морфо-функціональна характеристика та філогенез органів кровообігу | 62 |
| 22 | Будова та онтогенез серця | 66 |
| 23 | Класифікація, структура, принципи галуження та онтогенез кровоносних судин | 73 |
| 24 | Морфо-функціональна характеристика органів лімфообігу, кровотворення та ендокринних залоз | 80 |
| 25 | Будова та філогенез нервової системи. Характеристика рефлексорної дуги | 87 |
| 26 | Морфо-функціональна характеристика та онтогенез головного мозку | 93 |
| 27 | Морфо-функціональна характеристика та онтогенез спинного мозку | 97 |
| 28 | Особливості будови та розвитку нервів | 101 |
| 29 | Автономна нервова система: морфо-функціональні особливості та розвиток | 105 |
| 30 | Класифікація та структура провідних шляхів центральної нервової системи | 112 |
| 31 | Характеристика та філогенез органів чуття. Структура та онтогенез зорового аналізатора | 117 |
| 32 | Морфо-функціональна характеристика присінково-завиткового аналізатора та органів смакової, нюхової і тактильної чутливості | 123 |