

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургская государственная академия
ветеринарной медицины»

На правах рукописи

Прусаков Алексей Викторович
МОРФОЛОГИЯ И ВАСКУЛЯРИЗАЦИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА
ЖИВОТНЫХ

06.02.01 – диагностика болезней и терапия животных, патология,
онкология и морфология животных

Диссертация
на соискание ученой степени
доктора ветеринарных наук

научный консультант –
доктор ветеринарных наук,
профессор Зеленевский Н.В.

Санкт-Петербург
2019

Оглавление

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ.....	4
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	17
1.1 Оболочки головного мозга животных.....	17
1.2 Макроморфология головного мозга птиц.....	20
1.2.1 Строение ромбовидного мозга птиц.....	23
1.2.2 Строение большого мозга птиц.....	26
1.2.3 Артериальное русло головного мозга птиц.....	33
1.3 Морфология головного мозга млекопитающих.....	37
1.3.1 Строение ромбовидный мозга млекопитающих.....	42
1.3.2 Строение большого мозга млекопитающих.....	51
1.3.3 Артериальное русло головного мозга млекопитающих.....	62
1.3.3.1 Основные источники кровоснабжения головного мозга млекопитающих.....	62
1.3.3.2 Особенности образования источников кровоснабжения головного мозга парнокопытных.....	67
1.3.3.3 Система артериального анастомоза основания головного мозга (Виллизиев круг).....	69
1.3.3.4 Система базилярной артерии.....	74
1.4 Гистоструктура источников кровоснабжения головного мозга и сосудов его артериального русла	76
1.5 Гемомикроциркуляторное русло головного мозга.....	83
1.6 Ликворная система головного мозга и гематоликворный барьер.....	87
1.7 Структура гематоэнцефалического барьера.....	94
2. СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	100
2.1 Материал и методы исследования.....	100
2.2 Сравнительная морфология головного мозга животных.....	112
2.3 Сравнительная морфология артериального русла головного мозга животных	145

2.4 Сравнительная морфология чудесных артериальных сетей основания головного мозга животных.....	196
2.5 Ликворная система головного мозга животных.....	209
2.6 Ультраструктура гематоэнцефалического барьера животных.....	221
2.7 Ультраструктура сосудистых тел желудочков мозга и гематоликворного барьера животных.....	237
3. ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ.....	250
4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	288
5. ВЫВОДЫ.....	289
6. ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ И РЕКОМЕНДАЦИИ ПРОИЗВОДСТВУ.....	294
7. ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ.....	295
8. ЛИТЕРАТУРА.....	296
9. ПРИЛОЖЕНИЕ.....	340

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Нервная система представляет собой одну из ведущих интегрирующих систем организма. В комплексе с сердечно-сосудистой и эндокринной системами она объединяет организм в единое целое. Нервная система контролирует уровень приспособительных реакций живого организма к изменяющимся условиям внешней среды. Воспринимая различную информацию, поступающую от внутренних органов и из внешней среды, она анализирует ее и генерирует сигналы, обеспечивающие соответствующие реакции, адекватные действующим раздражителям.

Изучение особенностей морфологии и функций компонентов центральной нервной системы животных и человека является актуальным направлением современной науки. Эти данные имеют огромное теоретическое значение для сравнительной морфологии и физиологии (Шулунова, А. Н., 2015). Именно поэтому все чаще появляются работы, посвященные исследованию различных структур нервной системы у человека и животных (Шулунова, А. Н., Некрасова, И. И., Мещеряков, Ф. А., 2016).

Литературные источники, отражающие особенности морфологии головного мозга у животных, в своем большинстве относятся к учебным пособиям (Селянский, В. М., 1980, 1986; Западнюк, И. П., 1983; Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984; Привес, Н. Г., Лысенков, Л. К., 1985; Рамер, А., Парсонс, Т., 1992; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999; Зеленевский, Н. В., Соколов, В. И., 2001; Шевченко, Б. П., 2003; Зеленевский, Н. В., Хонин, Г. А., 2004; Зеленевский, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В. Ю., 2006; Антипова, Л. В., Слободяник, В. С., Сулейманов, С. М., 2007; Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., Панов, В. П., Семак, А. Э., 2008; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2015; Dyce, K. M., Sack, W. O., Wensing, C. J. C., 1987; Klaus-Dieter Budras, Robert, E., 2003) и содержат усредненные, а порой противоречивые данные.

Научные публикации по данной проблеме содержат сведения об анатомии некоторых отделов головного мозга животных (Богословская, Л. С., Крушинская, Е. Л., 1980; Бианки, В. Л., 1985; Константинов, Л. В., Обухов, Д. К., 1999; Сусленко, С. А., 1999, 2005, 2006, 2009; Левченко, О. В., Ховрин, Д. В., 2010; Яблоньски, Р., 2011; Яскин, В. А., 2011; Аникин, И. А. и др., 2012; Ипастова, И. Д., 2012, 2014; Гундарева, О. П., Маслов, Н. В., 2013; Березюк, М. В., 2013; Киладзе, А. Б., 2013; Мадонова, С. В., 2013, 2014; Куклин, А. Е., 2014; Иванов, С. А., 2014; Курбанова, Г. В., Хайтметова, Н. К., 2014; Шулунова, А. Н., 2015, 2016; Дроздова, Л. И., Мадонова, С. В., 2015; Воронов, Л. Н., Алексеев, Ф. С., Константинов, В. Ю., 2015; Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015; Горальский, Л. П., Солимчук, В. М., 2015; Зверева, Е. Е., 2015; Гелашвили, О. А., Хуртин, С. А., 2016; Ландышева, А. Ю., Алексеев, В. В., 2016; Семченко, В. В., Степанов, С. С., 2018; Mestres, P., Rascher, K., 1994; Carr, C. E., Boudereau, R. E., 1996; Clutton-Brock, J., 1997, 1999; Röhrs, M. & Ebinger, P., 1998; Kubke, M. F., Carr, C. E., 2000; Olopade, J. O. & Onwuka, S. K., 2002; Paxinos, G., Watson, C., 2004; Pijpers, A., Voogd, J., Ruigrok, T. J., 2005; Olopade, J. O., Onwuka, S. K., Balogun, B. A., Oke, B. O., 2005; Peng, K., Feng, Y., Zhang, G., Liu, H. & Song, H., 2010; Sherry, D. F., Hoshoooley, J. S., 2010; Ajayi, I. E., Ojo, S. A., Onyeanusi, B. I., George, B. D. J., Ayo, J. O., Salami, S. O. and Ibe, C. S., 2011) и не дают полного представления о его строении целиком.

Также обстоят дела и с литературой, касающейся основных источников кровоснабжения головного мозга животных в целом и его отделов в частности (Мануйлов, Э. А., 2001; Татарникова, Н. А., Кочетова, О. В., Сидорова, К. А., 2007; Алиев, Н. И., Шадлинский, В. Б., Наджафов, Дж. А., 2008; Шевченко, Б. П., 2008; Сусленко, С. А., 2009; Дмитриева, В. Г., 2009, 2011; Турганбаева, А. С., Беличенко, В. М., Шошенко, К. А., 2011; Фоменко, Л. В., 2011; Бушукина, О. С., Мусина, Л. А., 2018; Arad, Z., Midtgard, U., Bernstein, M. H., 1987; Ocal, M. K., Ozer, M. K., 1992; Campos, R., Ferreira, N. and Marrone, A. C. H., 1995; Majewska-Michalska, E., 1998; Holliday, C. M., Ridgely, R. C., Balanoff, A. M., Witmer, L. M., Brudnicki, W., 2000, 2006; Kurtul, I., Dursun, N., Ozgel, O., 2002; Depedrini, J. S., Campos, R., 2003; Kapoor,

K., Kak, V. K., Singh, B., 2003; Aslan, K., Atalgin, H., Kurtul, I. and Bozkurt, E. U., 2006; Ding, Y., Shao, B., Wang, J., 2007; Klachinka, J., Nowak, E., Szczurkowski, A., Kuder, T., Szczurkowski, A., Kuchinka, J., Nowak, E., Kuder, T., 2007, 2008; Ashwini, C. A., Shubha, R. and Jayanthi, K. S., 2008; Aydin, A., Ozkan, Z. E., Yilmaz, S., Ilgun, R., 2009; Carvalho, A. D. and Campos, R. A., 2011; Gomes, M. S., Hernandez, J. M. F., Alonso, L. S., Abidu-Figueiredo, M., 2012; Kiełtyka-Kurc, A., Frąckowiak, H., Zdun, M., Nabzdyk, M., Kowalczyk, K., Tołkacz, M., 2014; Sara, O. S. Moraes, Carlos, A. dos Santos-Sousa, Marcelo, S. Gomes, Paulo, O. Scherer, Marcelo Abidu-Figueiredo, Brudnicki, W., Kirkilo-Stacewicz, K., Skoczylas, B., Nowicki, W., Jablonski, R., Brudnicki, A. & Wach, J., 2015; Ozudogru, Z., Balkaya, H. and Ozdemir, D., 2016).

Точные знания об особенностях строения и кровоснабжения головного мозга животных крайне необходимы. Это связано с тем, что актуальным направлением современной морфологии является изучение нормы строения органов, которая отражает закономерности их индивидуальной изменчивости (Автандилов, Г. Г., 2002). Также знания о точных морфометрических параметрах органов имеют прикладное значение для практической медицины (Байбаков, С. Е., 2008).

Помимо этого, кровеносная система, в частности артериальная система головного мозга, является путем распространения по организму таких опаснейших паразитарных болезней животных и человека как нейроцистицеркоз, эхинококкоз и ценуроз. Ценуроз церебральный имеет широкое распространение во всем мире. В особенности часто данное заболевание встречается в регионах с интенсивно развитым овцеводством (Акбаев, М. Ш., Василевич, Ф. И., Акбаев, Р. М., 2008; Василевич, Ф. И., Есаулова, Н. В., Акбаев, Р. М., 2010; Косминков, Н. Е., Лайпанов, Б. К., 2010; Акбаев, Р. М., Воробьева, Т. Ю., Лайпанов, Б. К., 2014). Наиболее опасным поражением для человека и животных является заражение цистами эхинококка. В отличие от ценурозных пузырей, они имеют богатое кровоснабжение за счет сосудистой системы головного мозга хозяина. При удалении они плохо отделяются от мозговой ткани, вызывая обширные кровотечения (Hovhannes Z. Naghashyan, Nektor G. Harutunyan, 2001).

В связи с вышесказанным новые данные об особенностях морфологии сосудов головного мозга позволяют понять и дополнить данные по этиологии вышеперечисленных заболеваний и выбрать рекомендации по их лечению и ветеринарно-санитарной экспертизе продуктов убоя.

Степень разработанности темы. В настоящее время недостаточно изучена морфология головного мозга у домашних млекопитающих, их диких сородичей, обитающих в естественном биоценозе, и домашней птицы. Отсутствуют точные морфометрические данные, характеризующие степень развития головного мозга у животных. Не разработана методика адекватной морфометрической оценки, весовых параметров головного мозга и его структур после фиксации и уплотнения в 4,0% растворе формальдегида, по сравнению с их прижизненным значением. Данные об особенностях синтопии и морфологии источников кровоснабжения головного мозга у животных различных видов скудны и не систематизированы. Не проведен сравнительный анализ гистоструктуры основных источников артериального кровоснабжения головного мозга животных. Не раскрыта сравнительная морфология полостей головного мозга, а также входящих в их состав сосудистых тел. Не раскрыта сравнительная ультраструктура гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров у птицы и млекопитающих.

Цель и задачи исследования. Основная цель данного исследования – с применением классических и современных морфологических методик исследования изучить особенности морфологии и васкуляризации головного мозга у домашней птицы, домашних млекопитающих, а также их диких сородичей, обитающих в естественном биоценозе. Изучить особенности строения системы полостей головного мозга. Установить закономерности ультраструктурной организации гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров.

Для достижения поставленной цели перед нами стояли следующие задачи:

- разработать методики морфометрической оценки показателей головного мозга животных, системы его полостей, рассчитав поправочный коэффициент для прижизненной характеристики его структур;

- уточнить скелетотопические и синтопические закономерности головного мозга у птицы и млекопитающих, определить индексы церебрализации и энцефализации;

- определить закономерности васкуляризации, морфометрические параметры и гистоструктуру основных источников кровоснабжения головного мозга птицы и млекопитающих;

- установить закономерности строения системы полостей головного мозга животных, гисто- и ультраструктурную организацию их сосудистых тел;

- определить ультраструктуру тканевой организации гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров животных.

Объект исследования. Объектом для исследования послужил кадаверный материал взрослых животных, не страдавших при жизни заболеваниями центральной нервной системы. Исследование провели на достаточных по числу групп животных: курица домашняя кросса белый ломан; кролик домашний породы немецкий великан; лошадь домашняя; свинья домашняя породы ландрас; кабан центральноевропейский; бык домашний (крупный рогатый скот черно-пестрой породы); коза домашняя зааненской породы; овца домашняя романовской породы; собака домашняя (крупных, средних и мелких пород); кошка домашняя; рысь евразийская.

Предмет исследования. Предметом исследования являлись: морфология головного мозга птицы и млекопитающих; синтопия и скелетотопия экстрамуральных источников васкуляризации головного мозга животных; гистоструктура источников артериального кровоснабжения головного мозга животных, включая чудесные артериальные сети основания черепа; организация системы полостей головного мозга животных; ультраструктура тканевой организации гематоэнцефалического барьера животных; гистоструктура и ультраструктура сосудистых тел желудочков головного мозга животных; ультраструктура организации тканевых элементов гематоликворного барьера.

Научная новизна и ценность полученных результатов заключается в том, что впервые с применением классических и современных методов морфологических исследований установлен ряд уникальных морфологических закономерностей строения головного мозга у различных видов домашних животных, их диких сородичей, обитающих в естественном биоценозе, и домашней птицы. Впервые разработана методика адекватной морфометрической оценки весовых показателей головного мозга и его структур после фиксации в 4,0% растворе формальдегида, по сравнению с их прижизненными значениями. Рассчитаны соответствующий поправочный коэффициент. Уточнена топография основных борозд и извилин на поверхности плаща полушарий большого мозга животных. Впервые в сравнительном аспекте установлены закономерности синтопии и гистоструктуры основных источников кровоснабжения головного мозга и их ветвей у животных, проведен их морфометрический анализ. Впервые определена степень участия (%) каротидного и вертебробазиллярного источников в кровоснабжении головного мозга животных. Получены новые данные о морфологии сосудистого русла головного мозга, обуславливающие его гемодинамику, что позволяет иметь полное представление о кровообращении головного мозга представителей классов птиц и млекопитающих в сравнительном аспекте. Определена структура гематоэнцефалического барьера у птиц и млекопитающих. Определены ультраструктурные особенности строения сосудистых тел желудочков мозга и составляющих гематоликворного барьера животных. Обновлена и серьезно дополнена коллекция препаратов по центральной нервной системе кафедры анатомии животных ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургская государственная академия ветеринарной медицины».

В результате проведенных исследований разработаны три оригинальные методики исследования головного мозга и его сосудистой системы. Они защищены патентами на изобретение:

1 – «Способ изготовления рентгеноконтрастной массы для вазорентгенографии при посмертных исследованиях животных» – регистрационный номер 2530159 от 16.04.2013;

2 – «Способ изготовления рельефных слепков коры и ствола головного мозга животных» – регистрационный номер 2673386 от 9.10.2017;

3 – «Способ двухсторонней ангиорентгенографии органов головы, головного мозга и шеи животных» – регистрационный номер 2662189 от 30.11.2017.

Также разработаны универсальные методики изучения артериального русла птиц (Прусаков, А. В., Щипакин, М. В., Вирунен, С. В., Бартенева, Ю. Ю., Васильев, Д. В., 2017), посмертного анатомического изучения артериальной системы головного мозга животных (Прусаков, А. В., 2016; Грибова, А. А., Прусаков, А. В., 2016) и изучения системы полостей мозга животных (Прусаков, А. В., Зеленевский, Н. В., 2018).

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные об особенностях морфологии и васкуляризации головного мозга у различных видов домашних животных, их диких сородичей, обитающих в естественном биоценозе, и домашней птицы обогащают сравнительную анатомию. Они являются основополагающими для дальнейшего развития теории эволюции, использовались при написании учебников и учебных пособий. Их можно применять при:

- изучении видовой, сравнительной и породной морфофизиологии и патоморфологии головного мозга животных;
- оценке морфофункционального состояния головного мозга животных для определения границы нормы и патологии;
- изучении морфофизиологических механизмов регуляции кровообращения и терморегуляции головного мозга;
- проведении научно-исследовательской работы в лабораториях, изучающих морфологию и физиологию головного мозга млекопитающих и птиц;
- изучении патогенеза различных заболеваний, связанных с нарушением мозгового кровообращения;
- при проведении диагностических, профилактических и лечебных мероприятий;
- составлении атласов по анатомии головного мозга животных.

Разработанные в ходе изысканий методики изучения артериального русла птиц, посмертного анатомического изучения артериальной системы головного мозга животных, а также методику изучения полостей мозга животных мы рекомендуем в качестве базисных, для поведения исследований по морфологии и физиологии центральной нервной системы.

Методология и методы исследования. При изучении особенностей морфологии и васкуляризации головного мозга у изучаемых животных использовали комплекс современных и традиционных морфологических методов исследования, включающий тонкое анатомическое препарирование под контролем стереоскопического микроскопа МБС-10, фотографирование, макро- и микроморфометрию, вазорентгенографию, изготовление коррозионных препаратов с применением безусадочных пластических масс акрилового ряда, а также гистологический и электронномикроскопический методы. Систему полостей головного мозга изучали с применением магнитно-резонансной томографии.

Достоверность полученных результатов подтверждается: доказанностью повторения результатов; использованием сертифицированных приборов; использованием репрезентативной выборки объектов, которая соответствовала целям и задачам исследования; применением комплекса морфологических методов исследования, включающего тонкое анатомическое препарирование, макро- и микроморфометрию, вазорентгенографию, изготовление коррозионных препаратов, световую и электронную микроскопию, магнитно-резонансную томографию; достаточным объемом фактического материала, обработанного методом вариационной статистики, адаптированном к проведению биологических исследований; публикацией результатов работы в рецензируемых журналах, учебно-методических пособиях и учебнике «Анатомия лошади» (Стекольников, А. А., Василевич, Ф. И., Зеленевский, Н. В., Дугучиев, И. Б., Щипакин, М. В., Прусаков, А. В., 2018).

Внедрение результатов исследований. Материалы диссертационной работы вошли в учебник, а также в учебные и методические пособия:

- учебник «Анатомия лошади» – допущенный Федеральным учебно-методическим объединением высших учебных заведений Российской Федерации по образованию в области зоотехнии и ветеринарии в качестве учебника для студентов высших учебных заведений, обучающихся по специальности 36.05.01 «Ветеринария» квалификации «ветеринарный врач»; по направлениям подготовки 36.03.01 Ветеринарно-санитарная экспертиза (квалификация (степень) "бакалавр"); по направлению подготовки 36.03.02 Зоотехния (квалификация (степень) "бакалавр") (Санкт-Петербург, 2018).

- «Анатомия рыси евразийской» Том 1 «остеология, артрология, миология, ангиология) – монография (Санкт-Петербург, 2015);

- «Тесты по анатомии животных» – учебное пособие, составленное в соответствии с Федеральным государственным образовательным стандартом профессионального образования по направлению подготовки (специалиста) «Ветеринария», «Ветеринарно-санитарная экспертиза» (Санкт-Петербург, 2016);

- «Неврология» – учебно-методическое пособие по анатомии животных, допущенное Методическим советом ФГБОУ ВО «СПбГАВМ» в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений по специальности 111801 «Ветеринария» (Санкт-Петербург, 2013);

- «Кровеносная система» – учебно-методическое пособие по анатомии животных, допущенное Методическим советом ФГБОУ ВО «СПбГАВМ» в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений по специальности 111801 «Ветеринария» (Санкт-Петербург, 2014);

- «Нервная система» – учебно-методическое пособие по анатомии животных, допущенное Методическим советом ФГБОУ ВО «СПбГАВМ» в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений по специальности 111801 «Ветеринария» (Санкт-Петербург, 2017).

Данные учебные пособия изданы массовым тиражом и используются в образовательном процессе ветеринарных и сельскохозяйственных вузов России.

Полученные уникальные данные о морфологии и васкуляризации головного мозга, а также разработанные уникальные методики, используются в научно-исследовательской работе и учебном процессе ряда вузов России: ФГБОУ ВО «Брянский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВО «Воронежский государственный аграрный университет имени Императора Петра I», ФГБОУ ВО «Вятская государственная сельскохозяйственная академия», ФГБОУ ВО «Дагестанский государственный аграрный университет имени М. М. Джамбулатова», ФГБОУ ВО «Оренбургский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВО «Саратовский государственный аграрный университет имени Н. И. Вавилова», ФГБОУ ВО «Государственный аграрный университет Северного Зауралья», ФГБОУ ВО «Ставропольский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВО «Национальный исследовательский Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарёва», ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского», ФГБОУ ВО «Ивановская государственная сельскохозяйственная академия имени Д. К. Беляева».

Апробация материалов диссертации. Материалы диссертации доложены на симпозиумах, семинарах и конференциях различных уровней включая международные, где получили признание и одобрение ведущих отечественных и зарубежных морфологов:

Международной научной конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов СПбГАВМ (Санкт-Петербург, 2014);

II Международный Ветеринарный Конгресс VET Istanbul Group-2015 (Санкт-Петербург, 2015);

Международная научно-практическая конференция, посвященная 90-летию со дня рождения заслуженного деятеля науки РФ, доктора сельскохозяйственных наук, профессора В. М. Куликова 8-10 декабря 2015 г. «Аграрная наука: поиск, проблемы, решения» (Волгоград, 2015);

Международная научно-практическая конференция, посвященная 100-летию со дня рождения профессора О. П. Стуловой «Актуальные вопросы морфологии и биотехнологии в животноводстве» (Кинель, 2015);

Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Знания молодых для развития ветеринарной медицины и АПК страны» (Санкт-Петербург, 2016);

XI Международная научно-практическая конференция молодых ученых «Инновационные тенденции развития Российской науки Часть 1 (10-11 апреля) (Красноярск, 2018);

Национальная научно-практическая конференция, посвященная 80-летию со дня рождения заслуженного работника высшей школы РФ, почетного профессора Брянской ГСХА, доктора ветеринарных наук, профессора Ткачева Анатолия Алексеевича 20-21 сентября 2018 года «Актуальные проблемы ветеринарии и интенсивного животноводства». (Брянская область, 2018);

Национальная научная конференция профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов СПбГАВМ (Санкт-Петербург, 2018);

Международная научно-практическая конференция молодых ученых «Молодые ученые – науке и практике АПК» (Витебск, 2018);

Международная научная конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Знания молодых для развития ветеринарной медицины и АПК страны» (Санкт-Петербург, 2018).

Национальной научно-практической конференции с международным участием «Актуальные проблемы ветеринарной морфологии и высшего зооветеринарного образования», посвященная 100-летию со дня рождения выдающегося ученого-морфолога, профессора Ирины Владимировны Хрусталевой (Москва, 2019).

Публикация результатов исследования. По теме диссертации опубликовано 47 работ в сборниках всероссийских и международных конференций, центральных журналах и отдельных изданиях. Из них: в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК Министерством науки и высшего образования РФ

для публикации основных результатов диссертационной работы на соискание ученой степени кандидата и доктора наук – 18 (Иппология и ветеринария – 6; Международный вестник ветеринарии – 3; Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии – 5; Ученые записки КГАВМ им. Н. Э. Баумана – 2; Актуальные вопросы ветеринарной биологии – 2); статьи в изданиях, индексируемых в международной базе цитирования Web of Science – 1; в зарубежной печати – 2; в региональной печати – 17; на основании результатов научного исследования выданы 3 патента РФ. Материалы диссертационной работы включены: в учебник – «Анатомия лошади» (2018); монографию – «Анатомия рыси евразийской» Том 1 (Остеология, артрология, миология, ангиология) (2015); учебное пособие – «Тесты по анатомии животных»; Учебно-методические пособия – «Неврология» (часть первая) (2013), «Неврология» (часть вторая) (2014), «Нервная система» (2017). Общий объем публикаций – 58,5 п.л., в том числе 15,31 п.л. принадлежат лично соискателю.

Личный вклад соискателя. Диссертация является результатом исследований автора в период с 2008 по 2019 гг. Автором самостоятельно поставлена цель и определены задачи исследования, разработан план по исследованию морфологии и васкуляризации головного мозга у изучаемых животных, лично проведены все исследования, исключая электронномикроскопические, а также проведен анализ и обобщение всего фактического материала.

Соответствие работы паспорту научной специальности. Работа соответствует паспорту научной специальности 06.02.01 – Диагностика болезней и терапия животных, патология, онкология и морфология животных.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 343 страницах компьютерного текста. Состоит из обзора литературы, результатов собственных исследований, включающих материалы и методы исследования, обсуждения результатов собственных исследований, заключения, практических предложений и списка литературы, включающего 404 источников, а том числе 277 отечественных и 127 иностранных авторов, приложений. Диссертация содержит 10 таблиц, 103 макро- и микрофотографии.

Основные положения, выносимые на защиту:

- морфология и степень развития головного мозга лиссэнцефальных и гуреэнцефальных животных;
- сравнительная синтопия и скелетотопия экстра- и интрамурального кровеносного русла головного мозга птицы и млекопитающих;
- гистоструктура источников артериального кровоснабжения и чудесной артериальной сети головного мозга животных;
- морфология сосудистых тел желудочков головного мозга животных;
- ультраструктурная организация гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров птицы и млекопитающих.

1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Оболочки головного мозга животных

Головной мозг позвоночных покрывают твердая, паутинная и мягкая оболочки (Селянский, В. М., 1980, 1986; Западнюк, И. П., 1983; Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984; Привес, Н. Г., Лысенков, Л. К., 1985; Рамер, А., Парсонс, Т., 1992; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999; Зеленецкий, Н. В., Соколов, В. И., 2001; Шевченко, Б. П., 2003; Зеленецкий, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В. Ю., 2006; Антипова, Л. В., Слободяник, В. С., Сулейманов, С. М., 2007; Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., Панов, В. П., Семак, А. Э., 2008; Зеленецкий, Н. В., Васильев, А. П., Логинова, Л. К., 2008; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2015; Duce, K. M., Sack, W. O., Wensing, C. J. C., 1987; Klaus-Dieter Budras, Robert, E., 2003).

Твердая оболочка по данным световой микроскопии состоит из трех слоев, различных по строению (Protasoni, M., Sangiorgi, S., Cividini, A., Culivaris, G. T., Tomei, G., Dell'Orbo, C., 2011). Наружный слой образован тремя-четырьмя рядами пучков продольно и косо-продольно ориентированных коллагеновых волокон. Его утолщение можно наблюдать в области венозных синусов. Здесь волокна располагаются в несколько слоев и имеют продольную, косую и поперечную ориентацию. Средний слой состоит из одного-двух слоев тонких пучков с выраженной косой и поперечной ориентацией. В его составе имеется небольшой слой жировой клетчатки. Внутренний слой представлен тонкой пластинкой продольно ориентированных пучков коллагеновых волокон, расположенных в один-три ряда (Вовк, О. Ю., Журавлева, Ю. П., 2009; Вовк, Ю. Н., Кувенев, А. А., 2014). При проведении хирургических вмешательств существует возможность расслоения твердой оболочки на два листка (Zhang, L., Yi, Z., Duan, H. [et al.], 2017).

С помощью электронной микроскопии в зависимости от архитектоники волокон коллагена в составе твердой мозговой оболочки можно выделить пять слоев: прилежащий к кости; наружный срединный; сосудистый; внутренний срединный; арахноидальный (Protasoni, M., Sangiorgi, S., Cividini, A., Culivaris, G. T., Tomei, G., Dell'Orbo, C., 2011).

В составе твердой оболочки головного мозга можно выделить две группы венозных синусов. Первая группа представлена синусами свода и основания черепа – верхний сагиттальный синус, прямой, правый и левый поперечные и затылочные синусы, а также синусный сток (Чалый, В. А., 2008; Вовк, О. Ю., Богуславский, Ю. В., Шмаргалев, А. А., 2016). К синусам основания черепа относятся пещеристый, межпещеристые, каменисто-основные и краевые синусы (Чалый, В. А., 2008).

Выстилая костные отверстия, твердая оболочка с костной основой формирует твердооболочечные или твердооболочечно-костные каналы. Прилегая к поверхностям костей основания черепа, твердая мозговая оболочка участвует в сглаживании их рельефа (Кувенев, А. А., 2013).

Паутинная оболочка лежит между твердой и мягкой оболочками. Она полностью покрывает головной мозг и на его выпуклых участках – извилинах – срастается с подлежащей мягкой оболочкой. В этих местах подпаутинное пространство исчезает. Над бороздами и щелями подпаутинное пространство увеличено и образует субарахноидальные цистерны. Самая крупная из них располагается между мозжечком и продолговатым мозгом. В нее изливается цереброспинальная жидкость из IV мозгового желудочка (Зеленевский, Н. В., Соколов, В. И., 2001; Зеленевский, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В. Ю., 2006; Антипова, Л. В., Слободяник, В. С., Сулейманов, С. М., 2007; Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., Панов, В. П., Семак, А. Э., 2008; Зеленевский, Н. В., Васильев, А. П., Логинова, Л. К., 2008; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2015; Dyce, K. M., Sack, W. O., Wensing, C. J. C., 1987; Klaus-Dieter Budras, Robert, E., 2003).

Паутинная оболочка характеризуется отсутствием сосудов. В ее составе можно выделить несколько слоев. Со стороны субдурального пространства лежит клеточный пласт из пяти-восьми слоев плотно упакованных менингоцитов, создающих препятствие для проникновения ликвора из субарахноидального в субдуральное пространство (Мусина, Л. А., Шангина, О. Р., Заитов, И. М., 2015). Ниже него лежит тонкий волокнистый слой, образующий трабекулы, соединяющиеся с мягкой оболочкой. Со стороны субарахноидального пространства паутинную оболочку выстилает однослойный плоский эпителий (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014).

Мягкая оболочка срастается с тканями мозга и корешками черепных нервов. Ее наружную поверхность выстилает однослойный плоский эпителий, под которым лежат тонкие коллагеновые фибриллы соединительной ткани. В ее составе проходят кровеносные сосуды, образующие сосудистую сеть головного мозга (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014).

Таким образом, головной мозг позвоночных покрывают твердая, паутинная и мягкая оболочки. В составе твердой оболочки располагаются венозные синусы, обеспечивающие отток крови от головного мозга. Паутинная оболочка характеризуется отсутствием сосудов. Между ней и мягкой оболочкой головного мозга располагаются подпаутинные пространства, отсутствующие в области извилин мозга, где обе оболочки срастаются друг с другом. Мягкая оболочка срастается с тканями мозга. В ее составе проходят кровеносные сосуды, образующие сосудистую сеть головного мозга. Однако в выше изложенных источниках литературы отсутствуют данные о топографии расположенных в составе твердой оболочки чудесных артериальных сетей основания головного мозга, свойственных для парнокопытных животных.

1.2 Макроморфология головного мозга птиц

Птицы – высокоспециализированная группа позвоночных животных. Их нервная система получает большее развитие, чем у пресмыкающихся. Это связано с приспособлением к полету и к различным условиям окружающей среды (Соловьев, В. С., 2005; Гелашвили, О. А., Хуртин, С. А., 2016). Филогенетическая близость птиц к рептилиям обуславливает сходство строения их головного мозга. Однако у птиц он отличается рядом прогрессивных черт, что позволяет им осваивать новые виды деятельности и формы поведения (Зорина, З. А., Обозова, Т. А., 2011; Воронов, Л. Н., Константинов, В. Ю., 2012).

У рептилий масса головного мозга сопоставима с массой спинного. У птиц, напротив, масса головного мозга всегда преобладает над спинным, а мозговые изгибы выражены более четко (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999).

Увеличение размеров головного мозга птиц по сравнению с пресмыкающимися в первую очередь связано с развитием переднего мозга. Увеличение его размеров происходит за счет дна, где располагаются полосатые тела, являющиеся ведущим отделом головного мозга. При этом крыша переднего мозга остается слабо развитой. Таким образом у птиц, наряду с пресмыкающимися, сохраняется зауропсидный тип головного мозга (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999; Воронов, Л. Н., 2003; Rehkamper, G. et al., 2001).

По сравнению с млекопитающими головной мозг птиц развит слабее. На это указывает более слабое развитие мозолистого тела и обонятельных луковиц, а также отсутствие у птиц извилин на коре больших полушарий (Гудин, В. А., Лысов, В. Ф., Максимов, В. И., 2010).

Однако некоторые исследователи, несмотря на то, что головной мозг у птиц короток и сильно специализирован, указывают, что по своей массе и развитию он превосходит головной мозг некоторых млекопитающих (Муллакаев, О. Т., Харитонов, М. В., Ситдииков, Р. И., Идиятов, И. И., 2011).

Рост и развитие мозга птиц в процессе филогенеза характеризуется целым рядом показателей (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999; Воронов, Л. Н., 2003; Rehkamper, G. et al., 2001). К последним относится увеличение относительной массы мозга и относительного объема полушарий (Nealen, P. M., Ricklefs, R. E., 2001; Ricklefs, R. E., 2004; Isler, K., Schaik, C. P., 2009); совершенствование и увеличение относительной площади филогенетически молодых структур переднего мозга (Rehkamper, G. et al., 2001); усложнение цитоархитектоники и увеличение численности нейроглиальных комплексов (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999; Воронов, Л. Н., 2003); увеличение плотности нейронов и др.

Макроскопически можно наблюдать особенности в форме мозга у различных видов птиц. Так у индеек, уток и гусей он удлиннен и сжат с боков. Курицы обладают коротким и широким мозгом (Сусленко, С. А., 1997, 2009).

Обычно на долю головного и спинного мозга у птиц приходится 1/2-1/5 от общей массы нервной системы. У мелких птиц мозг имеет огромную относительную массу. Так у колибри масса мозга составляет 1/12 от массы тела. Последнее обстоятельство делает возможным считать колибри животным, имеющим наибольшую относительную массу головного мозга из ныне живущих (Савельев, С. В., 2005).

По данным Ландышевой, А. Ю. и Алексеева, В. В. (2016) масса головного мозга у птиц составляет от 0,2 до 5,0% от массы тела. Вес головного мозга у африканского страуса составляет 0,015% от массы тела, что в 17 раз меньше чем у домашних птиц (Peng, K., Feng, Y., Zhang, G., Liu, H. & Song, H. 2010). В среднем масса головного мозга у кур составляет 3-4 г, а у гусей 9-11 г. (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984; Гудин, В. А., Лысов, В. Ф., Максимов, В. И., 2010). Исследования Мадоновой, С. В. (2013) показали, что масса головного мозга у кур в финишный период составляет в среднем 2,60 г. Левченко, О. В., Ховрин, Д. В. (2010) установили, что масса мозга дятла колеблется в пределах 1,25-3,95 г.

У курообразных размеры мозговой полости черепа коррелируют с размерами мозга, а его мозговая поверхность соответствует форме головного мозга и степени развития его отделов (Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015). Мозг птицы полностью заполняет полость черепа и имеет округлую форму при небольшой длине. Самым крупным его отделом является передний мозг (Савельев, С. В., 2005).

В процессе индивидуального развития у различных групп птиц наблюдается различная динамика роста головного мозга. Так, Анисимов, А. Г., Родимцев, А. С. (2014) в своей работе описывают динамику роста головного мозга выводковых (домашняя курица), полуптенцовых (сизый голубь) и птенцовых (грач) видов птиц. По результатам их исследования наименьшая динамика роста головного мозга характерна для птенцов курицы. За первый месяц жизни их головной мозг увеличился в 2,3 раза. У птенцов сизого голубя в первый месяц жизни головной мозг увеличился в 5,7 раза. Наибольшая динамика роста головного мозга характерна птенцам грачей. Так, к первому месяцу жизни их головной мозг увеличился в 17,6 раза.

Головной мозг птицы по аналогии с млекопитающими подразделяется на большой и ромбовидный (Богословская, Л. С., 1971, 1980; Лебедев, М. И., 1971; Селянский, В. М., 1980, 1986; Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999; Воронов, Л. Н., 2003; Савельев, С. В., 2005; Сусленко, С. А., 2009; Мадонова, С. В., 2014; Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015).

Проанализировав вышесказанное, можно прийти к выводу что увеличение морфометрических параметров головного мозга птиц по сравнению с пресмыкающимися обусловлено развитием переднего мозга птицы. При этом увеличение размеров последнего, как утверждается, происходит за счет его дна, где располагаются полосатые тела, являющиеся ведущим отделом головного мозга; крыша переднего мозга остается слабо развитой. Однако в этих исследованиях нет конкретики и точных морфометрических данных.

1.2.1 Строение ромбовидного мозга птиц

Ромбовидный мозг птиц включает в себя продолговатый и задний мозг. Последний у птиц характеризуется отсутствием мозгового моста и представлен одним мозжечком (Богословская, Л. С., 1971, 1980; Лебедев, М. И., 1971; Селянский, В. М., 1980, 1986; Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999; Воронов, Л. Н., 2003; Савельев, С. В. 2005; Сусленко, С. А., 2009; Мадонова, С. В., 2014; Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015).

По данным Сусленко, С. А. (2009) на долю ромбовидного мозга у домашних птиц приходится 29,26-32,95% от общей массы мозга. Так же ей была обнаружена прямая взаимосвязь между относительной массой ромбовидного мозга и массой тела: маленький ромбовидный мозг характерен для птиц с низкой массой тела. По ее данным у домашней курицы отношение массы ромбовидного мозга к массе тела в среднем составляет 0,02 мг/г. У гуся данный показатель является наибольшим среди домашних птиц и в среднем составляет 0,16 мг/г. У индейки этот показатель составляет 0,06 мг/г, а у домашней утки 0,04 мг/кг.

Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С. (2015), проводя исследование на домашней курице и индейке, установили, что на долю ромбовидного мозга у данных птиц приходится 31,70% от общей массы головного мозга.

Продолговатый мозг – задний участок головного мозга птицы. Он является прямым продолжением ножек мозга, имеет клиновидную форму и располагается под мозжечком, достигая в длину 1,0 см. При переходе в спинной мозг продолговатый мозг сужается. Сужение наиболее заметно у гусиных. Дорсальная поверхность продолговатого мозга несет ромбовидную ямку (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984).

Вентральная поверхность продолговатого мозга у всех домашних птиц образует выпуклый изгиб – вентральную кривизну. В месте перехода в спинной мозг на продолговатом мозге образуется дорсальный изгиб, слабо выраженный у курообразных. У кур и индеек данный изгиб в месте перехода продолговатого мозга в

спинной образует хорошо выраженный угол с небольшим утолщением. У гусеобразных продолговатый мозг более короткий, располагается вертикально и прилегает к каудальной поверхности задней доли мозжечка (Сусленко, С. А., 2009).

Серое вещество в составе продолговатого мозга образует многочисленные ядра (Frahm, H. D., Rehkemper, G., 1998). Они дают начало черепным нервам с V по XII пары (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984). В составе продолговатого мозга курицы есть три слуховых центра – многоцеллюлярное, ангулярное и ламинарное ядра (Солдатова, И. Б., Борисова, Л. И., 2011; Carr, S. E., Boudereau, R. E., 1996; Kubke, M. F., Carr, S. E., 2000). У птиц в составе продолговатого мозга, в отличие от пресмыкающихся и амфибий, появляются оливы (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992).

Задний мозг, в виду отсутствия у птиц мозгового моста, представлен мозжечком и четвертым мозговым желудочком.

Мозжечок у птиц в отличие от пресмыкающихся получает сильное развитие. Он входит в состав ромбовидного мозга и располагается позади среднего мозга, передней частью достигая полушарий большого мозга (Богословская, Л. С., 1971, 1980; Лебедев, М. И., 1971; Селянский, В. М., 1980, 1986; Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999; Воронов, Л. Н., 2003; Савельев, С. В., 2005; Сусленко, С. А., 2009; Мадонова, С. В., 2014; Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015).

У курицы и индейки на долю мозжечка приходится 51,70% от общей массы ромбовидного мозга (Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015). У домашних птиц масса мозжечка достигает от 14,24 до 19,97% от общей массы мозга. При этом основным фактором, влияющим на массу и величину мозжечка, является не масса мозга, а масса тела птицы (Сусленко, С. А., 2009).

Киладзе, А. Б. (2013) установил, что у африканского страуса масса мозжечка составляет 12,00% от массы мозга и равняется 4,32 г. При этом масса мозга у изучаемого вида птицы составила 36,00 г. Длина мозжечка у страуса составляет 29,4 мм, ширина колеблется в пределах 13,6-20,4 мм, а высота составляет 15,6 мм.

У водоплавающих птиц мозжечок сильно укорочен и расширен латерально. На сагиттальном разрезе он имеет вид высокой пирамиды с маленьким основанием. Отношение его длины к его ширине в среднем составляет 1,21-1,31. Отношение длины к высоте колеблется в пределах 0,87-0,88. У курообразных он более вытянут вдоль оси тела. Отношение его длины к ширине и высоте составляет соответственно 1,59-1,60 и 1,25-1,26. Клочки мозжечка у курообразных небольшие и тесно прижимаются к его поверхности. У гусеобразных они большие, округлой формы, широко расставлены латерально. У утки клочки вытянуты каудодорсально (Сусленко, С. А., 2009).

Серое вещество образует на поверхности мозжечка складчатую кору, изрезанную множеством поперечных борозд. Они подразделяют ее на дольки, значительно увеличивая поверхность. В глубине мозжечка серое вещество образует ядра (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984; Рамер, А., Парсонс, Т., 1992; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Сусленко, С. А., 2009).

На сагиттальном разрезе центральная зона мозжечка имеет белый цвет и характерный рисунок, образующий «древо жизни» (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992; Сусленко, С. А., 2009).

По центру мозжечка располагается его основная часть – червячок, от которого по бокам отходят малые по размерам боковые доли – клочки. Червячок составляет у птиц основную часть массы мозжечка, а клочки являются его древнейшими отделами. Они обеспечивают равновесие тела и тесно связаны с внутренним ухом (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992).

У птиц мозжечок подразделяется на десять долек, объединяющихся в три доли. При этом дольки варьируют как по размеру, так и по внутренней архитектонике. Так, у орла и пингвина в области первой и десятой долек практически отсутствует белое вещество. У всех птиц третья долька слабо развита. У пингвинов первая долька мала (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999).

У африканского страуса червячок мозжечка изрезан большим количеством поперечных щелей, за счет которых поверхность его коры значительно превышает

таковую у домашних птиц (Peng, K., Feng, Y., Zhang, G., Liu, H. & Song, H., 2010).

В толщи мозжечка птиц располагаются латеральное и медиальное ядра. Помимо них у некоторых птиц имеются более мелкие диффузно разбросанные скопления нейроцитов (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999). В составе мозжечка серое вещество преобладает над белым. Так у утки серого вещества больше чем белого в 1,3 раза, у гуся в 4,2 раза, а у курообразных в 2,0 раза (Сусленко, С. А., 2009).

Таким образом, ромбовидный мозг птиц включает в себя продолговатый и задний мозг. Последний у птиц характеризуется отсутствием мозгового моста и представлен одним мозжечком. Дорсальная поверхность продолговатого мозга несет ромбовидную ямку. Мозжечок у птиц в отличие от пресмыкающихся получает значительное развитие. По центру мозжечка располагается его основная часть – червячок, от которого по бокам отходят малые по размерам боковые доли – клочки. Червячок составляет у птиц основную часть массы мозжечка, а клочки имеют вид небольших придатков и являются его древнейшими отделами. Однако в связи со скудностью приведенных морфометрических показателей, касающихся строения ромбовидного мозга птицы, изложенные в литературных источниках данные, требуют уточнения и дополнения.

1.2.2 Строение большого мозга птицы

В составе большого мозга птиц можно выделить конечный, промежуточный и средний мозг (Богословская, Л. С., 1971, 1980; Лебедев, М. И., 1971; Селянский, В. М., 1980, 1986; Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999; Воронов, Л. Н., 2003; Савельев, С. В. 2005; Сусленко, С. А., 2009; Мадонова, С. В., 2014; Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015). У домашних курицы и индейки на долю большого мозга приходится 68,30% от общей массы головного мозга (Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015).

Средний мозг у птиц лежит аборальнее промежуточного. Сверху он прикрыт полушариями. Его основную массу составляет не четверохолмие как у млекопитающих, а двуххолмие. Последнее представлено двумя зрительными холмами в которых заканчиваются зрительные тракты (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999; Воронов, Л. Н., 2003; Савельев, С. В., 2005). Холмы у курообразных выступают за пределы полушарий конечного мозга (Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015).

У птиц средний мозг хорошо развит, но из-за расположения имеет нехарактерную внешнюю морфологию, так как переднее выпячивание его крыши смещено латерально (Савельев, С. В., 2005).

Сусленко, С. А. (2009) установила, что у птиц зрительные холмы являются симметричными структурами. У домашних кур и индеек двуххолмие практически в полтора раза больше чем у домашних уток и гусей. У курообразных зрительные холмы смещаются за пределы полушарий и хорошо видны на препаратах мозга. У гусеобразных зрительные бугры скрыты под полушариями конечного мозга. Наиболее широкими зрительными холмами из домашних птиц обладает индейка. У курицы зрительные холмы имеют наибольшую высоту.

В строении среднего мозга птиц, в отличие от более низкоорганизованных животных, полностью исчезают сегментарные признаки. Его клеточные элементы образуют собственные ядра среднего мозга, а также ядра, относящиеся к ретикулярной формации (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999).

Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В. (1984) утверждают, что по важности средний мозг у птиц равен конечному. В нем у птиц располагаются хорошо развитые участки, связанные со статикой и зрением. Участки среднего мозга, связанные с обонянием развиты слабо. Также в среднем мозге проходят афферентные и эфферентные проводящие пути, соединяющие большой мозг с ромбовидным и спинным.

Ножки большого мозга, входящие в состав среднего мозга, у птиц образованы восходящими и нисходящими путями (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999).

Промежуточный мозг птиц лежит позади конечного и отделяется от него поперечной щелью. Сверху его прикрывают полушария. В его состав входят эпителиум, таламус и гипоталамус между которыми заключен третий мозговой желудочек, имеющий сосудистую покрышку (сосудистое тело) (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999; Савельев, С. В. 2005; Mestres, P., Rascher, K., 1994).

Снаружи у птиц промежуточный мозг не виден, его расположение можно определить только по вырасту гипофиза (Савельев, С. В., 2005).

По данным Сусленко, С. А. (2009) на долю промежуточного мозга у курицы приходится 6,6% от массы мозга, у индейки 4,1%, у утки 2,4%, а у гуся менее 1,0%. Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С. (2015) утверждают, что на долю промежуточного мозга у домашних курицы и индейки приходится 6,6% от массы мозга.

Эпиталамус птиц представлен эпифизом и сосудистой покрышкой третьего мозгового желудочка (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992).

Эпифиз (шишковидное тело) – небольшая железа пирамидальной формы. У птиц она располагается в треугольном пространстве между полушариями большого мозга и мозжечком. У кур ее высота составляет 2,0-3,0 мм, а ширина 1,0-1,5 мм (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984).

Гелашвили, О. А., Хуртин, С. А. (2016) указывают на то, что у птиц эпифиз достигает наивысшего развития. У кур высота эпифиза достигает примерно 2,0 мм, а ширина 1,0 мм. У уток он имеет вид треугольной пирамиды, практически прилегающей к своду черепа. У молодых птиц эпифиз состоит из множества фолликул, заполненных коллоидоподобным веществом. У половозрелых птиц фолликулы исчезают.

Напротив, Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С. (2015) указывают на слабое развитие эпифиза у домашних курицы и индейки. Также на незначительное развитие этого органа у птиц ссылается Савельев, С. В. (2005). При этом автор отмечает сильное развитие гипофиза.

Таламус у птиц представлен зрительными буграми. В отличие от млекопитающих они развиты слабее и не соединяются друг с другом (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999).

Таламус у курообразных из всех отделов промежуточного мозга получает наибольшее развитие. У домашних кур и индеек на него приходится 62,55-64,50% от массы промежуточного мозга (Сусленко, С. А., 2009).

Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К. (1999) в составе таламуса выделяют три крупных ядра: дорсолатеральное, дорсомедиальное и дорсальное промежуточное. Каждое из них состоит из более мелких ядер.

Гипоталамус птиц лежит в основании промежуточного мозга и представлен воронкой и гипофизом. Сосцевидное тело в отличие от млекопитающих не развито (Зеленевский, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005).

Гипофиз у птиц располагается под основанием мозга позади зрительного перекреста в ямке турецкого седла. Он покрыт твердой мозговой оболочкой и имеет удлиненную форму. С головным мозгом гипофиз соединяется воронкой. У курицы он достигает в длину 2,0-3,0 мм, а его масса составляет 0,01-0,03 г. В его составе можно выделить две части имеющие разное происхождение и строение – аденогипофиз и нейрогипофиз (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984).

Конечный мозг у птиц включает полушария, покрытые плащом, обонятельный мозг, полосатые тела и базальные ганглии, а также слабо развитые боковые желудочки. Он является самым крупным отделом головного мозга и имеет светло-красный цвет (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 2010; Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015).

Отставание развития конечного мозга птиц в процессе эволюции по сравнению с млекопитающими связано с жестким ограничением веса организма и пространством для размещения головного мозга (Попов, А. В., 2010).

У домашних птиц на конечный мозг приходится от 52,0 до 69,0% от общей массы головного мозга. При этом наибольшая масса приходится на полушария. У куриных они имеют каплевидную форму с укороченными затылочными долями, а

у гусеобразных они более округлые (Сусленко, С. А., 2009). У домашних курицы и индейки на долю конечного мозга приходится 52,25% от общей массы мозга (Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015).

Полушария головного мозга птиц разделены срединной продольной щелью. Они несколько сдавлены спереди и с боков и имеют пирамидальную форму. Основание этих пирамид направлено аборально (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 2010; Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015).

У курообразных полушария конечного мозга имеют каплевидную форму с укороченными затылочными долями, а у гусеобразных они более округлые (Сусленко, С. А., 2009).

По данным Савельева, С. В. (2005), полушария конечного мозга птиц имеют гладкую поверхность. На них можно различить слабо обозначенные продольные углубления, которые не являются истинными бороздами, а отражают границы слоев внутренних ядер. Только у попугаев заметно небольшое обособление височной доли.

У домашней курицы и домашней индейки мозговая поверхность черепной полости относительно равная и соответствует гладкой поверхности полушарий большого мозга. При этом на каждой половине мозговая поверхность несет продольный и поперечный гребни. Продольный гребень отделяет теменную долю от височной и лобной долей, а поперечный разделяет лобную и височную доли. В результате между гребнями образуется четыре ямки для лобной, теменной, височной и затылочной долей полушарий. Доли на поверхности полушарий разделены слабо выраженными бороздами (Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015). У гусеобразных данные борозды развиты сильнее чем у курообразных (Сусленко, С. А., 2009).

Климов, А. Ф., Акаевский, А. И. (2011) установили, что плащ у птиц покрывает тонким слоем полушария большого мозга и имеет гладкую поверхность. На его поверхности имеется только боковая – Сильвиева борозда, отделяющая лобную долю от височной.

Константинов, Л. В., Обухов, Д. К. (1999), исследуя конечный мозг серой вороны, пришли к такому же выводу.

У курообразных боковая борозда начинается от задней части полушария, проходит параллельно его медиальному краю и оканчивается на его вентральной поверхности (Сусленко, С. А., 2009; Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015). У гусеобразных данная борозда начинается от задней трети конечного мозга и следует дугообразно к срединной щели между полушариями (Сусленко, С. А., 2009).

Константинов, Л. В., Обухов, Д. К. (1999), обнаружили на поверхности полушарий у серой вороны небольшую складку – валлекулу, которая отделяет от поверхности полушарий особую структуру – дорсальное возвышение (Wulst). Последнее состоит из трех отделов, участвующих в образовании у птиц сложной структуры – гиперстриатума. По данным Зориной, З. А., Смирновой, А. А., Плещачевой, М. Г. (2007) удаление Wulst у ворон нарушает способность к экстраполяции, также как разрушение префронтальной области коры у собаки.

Рамер, А., Парсонс, Т., (1992) утверждают, что гиперстриатум птиц функционально является аналогом новой коры большого мозга млекопитающих. Данный отдел головного мозга у различных птиц имеет разное развитие и отвечает за способность к обучению на основе собственного опыта.

Karten, Н. J. (1991) считает, что основное различие между гиперстриатумом птиц и новой корой млекопитающих заключается не в свойствах отдельных нейронов или их популяций, а в способе их пространственной организации.

Зорина, З. А., Обозова, Т. А. (2011) указывают на наличие в конечном мозге у птиц филогенетически молодых образований, не похожих ни на одну структуру мозга млекопитающих. По своим связям и функциям данные структуры аналогичны различным зонам коры млекопитающих.

Гудин, В. А., Лысов, В. Ф., Максимов, В. И. (2010) указывают на сильное развитие у птиц затылочной области коры. При этом остальные ее области развиты слабо.

По мнению Савельева, С. А. (2005) кора большого мозга у птиц имеет рудиментарное строение и занимает небольшую часть верхней стенки мозга. При этом основной объем полушарий занимают подкорковые ядра.

Мозолистое тело у птиц отсутствует или заменено небольшим количеством поперечно расположенных нервных волокон (Сусленко, С. А., 2009; Гудин, В. А., Лысов, В. Ф., Максимов, В. И., 2010, Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 2010). Также в составе полушарий отсутствуют аммоновы рога и прозрачная перегородка (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999).

Обонятельный мозг у птиц включает в себя обонятельные луковицы, обонятельные тракты и грушевидные доли. Из данных частей наиболее выражены обонятельные луковицы. Они выступают с базальной стороны мозга, выходя за пределы плаща. (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999; Воронов, Л. Н., 2003; Савельев, С. В., 2005; Сусленко, С. А., 2009).

По мнению Савельева, С. В. (2005) у большинства современных птиц нет развитого обоняния. По-видимому, в процессе эволюции для их предков обоняние перестало играть какую-либо роль в дальнейшем развитии. При этом крупный конечный мозг остался функционально невостребованным и стал морфологическим субстратом для возникновения ассоциативных центров.

Обонятельные луковицы у птиц получили слабое развитие в сравнении с остальными высшими позвоночными животными (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992). Степень их развития у птиц неодинакова и зависит от особенности экологических условий и типа питания. У домашних гуся и утки их масса колеблется в пределах 14,12-18,80% от массы конечного мозга (Сусленко, С. А., 2009).

Зеленевский, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В. (2005) отмечают у птиц слабое развитие обонятельных долей и отсутствие аммоновых рогов.

Гиппокамп птиц представляет собой дорсомедиальную кору и включает собственно гиппокамп и парагиппокампальную область (Яскин, В. А., 2011). Некоторые авторы приписывают ему у птиц участие в механизмах памяти. При этом в

зависимости от сезонов года может изменяться его масса и скорость проходящего в нем нейрогенеза (Sherry, D. F., Hoshoooley, J. S., 2010).

Полосатые тела у птиц образуются за счет сильного разраста базальных ганглиев. Структурно они представляют собой сплошную, сложно организованную массу клеток и волокон, занимающую практически все внутренне пространство полушария. Предположительно в его ядрах хранятся сложные врожденные системы стереотипных поведенческих реакций, которые могут быть использованы в широком наборе жизненных ситуаций (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992).

Таким образом, в составе большого мозга птиц можно выделить конечный, промежуточный и средний мозг. Основную массу промежуточного мозга у птиц составляет двуххолмие, выступающее за пределы полушарий конечного мозга. Промежуточный мозг сверху прикрыт полушариями конечного мозга. В его состав входят эпителиамус, таламус и гипоталамус между которыми заключен третий мозговой желудочек, имеющий сосудистую покрывку. Конечный мозг у птиц является самым крупным отделом головного мозга. Он включает в себя полушария, покрытые плащом, обонятельный мозг, полосатые тела и базальные ганглии, а также слабо развитые боковые желудочки. При этом обонятельный мозг достигает слабого развития, а полушария конечного мозга имеют гладкую поверхность. Однако многие исследователи указывают на наличие у птиц борозд разделяющих отделы полушарий. В связи с этим, а также наличием в литературных источниках противоречивых морфометрических данных, морфология большого мозга птиц требует дальнейшего изучения.

1.2.3 Артериальное русло головного мозга птиц

По данным Турганбаевой, А. С., Беличенко, В. М., Шошенко, К. А. (2011) основными источниками артериального кровоснабжения головного мозга у птицы являются внутренняя сонная и вентральная спинномозговая артерии. Внутренние

сонные артерии берут начало от общих сонных. Вентральная спинномозговая артерия образуется путем слияния ветвей позвоночных артерий. Данные источники по аналогии с млекопитающими образуют каротидный и вертебробазилярный бассейны. Также в кровоснабжении головного мозга птицы принимают участие некоторые ветви, отходящие от наружной сонной артерии.

Внутренняя сонная артерия, достигнув яремной ямки затылочной кости, проникает через внутреннее сонное отверстие в сонный канал клиновидной кости. Перед вхождением в последний она отдает внутреннюю глазничную артерию. В составе канала она отдает клиновидную артерию для слизистой оболочки носовой полости. Покинув сонный канал, внутренняя сонная артерия получает название мозговой сонной (Сусленко, С. А., 2009).

Мозговые сонные артерии у ястреба перепелятника, проникнув в полость черепа, образуют на основании головного мозга Х-образный межкаротидный анастомоз после чего расходятся как ростральные мозговые артерии (Ozudogru, Z., Balkaya, H. and Ozdemir, D., 2016). Более мощный межкаротидный анастомоз характерен для домашних птиц и фазана. У них он образован толстым соединительным сосудом и напоминает букву Н. Анастомоз типа «сторона в бок» имеющий Х-образную форму характерен для индейки и гуся (Arad, Z., Midtgard, U., Bernstein, M. H., 1987; Carvalho, A. D. and Campos, R. A., 2011).

По результатам исследований Сусленко, С. А. (2009), позвоночная артерия вступает в поперечный канал у курообразных через поперечное отверстие 13-го шейного позвонка, а у гусеобразных – 15-17 позвонка. Достигнув атланта, она проникает через его поперечное отверстие в позвоночный канал. Здесь коллектор участвует в образовании вентральной спинномозговой артерии, которая следует в мозговую полость через затылочное отверстие. Вентральная спинномозговая артерия соединяется с задней мозговой через базилярную артерию, следующую в составе срединной борозды продолговатого мозга.

Фоменко, Л. В. (2010, 2011) было установлено, что у куриц, цесарок, гусей, уток, полярной совы, ястреба позвоночная артерия отходит от позвоночного ствола

и подразделяется на позвоночную восходящую и позвоночную нисходящую артерии. При этом позвоночная восходящая артерия следует в поперечном канале шейных позвонков и участвует в образовании базилярной артерии.

Помимо внутренних сонных и позвоночных артерий головной мозг птиц получает кровь от целого ряда ветвей, отходящих от наружной сонной артерией. Данные ветви анастомозируют с артериями головного мозга. Так, затылочная артерия на уровне атланта анастомозирует с позвоночной. Внутренняя челюстная, клиновидная и решетчатая артерии отдают ветви, соединяющиеся с передними мозговыми артериями (Сусленко, С. А., 2009).

Продолжающиеся после каротидного анастомоза мозговые сонные артерии обеих сторон на своем протяжении соединяются двумя-тремя мелкими соединительными ветвями. Также имеет место наличие анастомозов с ветвями наружных сонных артерий (Arad, Z., Midtgard, U., Bernstein, M. H., 1987).

На базальной поверхности головного мозга мозговые сонные артерии у птиц не образуют кругового анастомоза, свойственного млекопитающим. Их ветвями являются: внутренняя глазничная артерия, вентральная артерия тектума, а также роstralная и каудальная вентральные артерии мозжечка. Слиянием каудальных мозговых артерий образуется базилярная артерия (Carvalho, A. D. and Campos, R. A., 2011).

По данным Ozudogru, Z., Balkaya, H. and Ozdemir, D. (2016) мозговые сонные артерии, достигнув поперечной щели между большим и ромбовидным мозгом, последовательно отдают каудальные, средние и роstralные мозговые артерии, после чего переходят в решетчатые артерии.

У курообразных левая мозговая сонная артерия делится на переднюю и заднюю мозговые. Правая мозговая сонная артерия дает начало передней мозговой артерии и вентральной артерии покрышки среднего мозга. Таким образом, для курообразных характерно наличие только левой задней мозговой артерии, которая переходит в непарную базилярную. Передняя мозговая артерия следует по основанию среднего мозга и отдает мелкие ветви промежуточному мозгу. Латерально от

нее отходит средняя мозговая артерия, а медиально – решетчато-мозговая артерия, переходящая в решетчатую. На базальной поверхности мозга передняя мозговая артерия у курицы отдает восемь, а у индейки десять-двенадцать ветвей. Все они поднимаются по латеральной поверхности мозга на дорсальную поверхность полушарий. Здесь данные артерии проходят практически параллельно и отдают небольшое количество ветвей, распадающихся по магистральному типу. У индеек они имеют волнообразный ход, а у курицы они прямолинейны (Сусленко, С. А., 2009).

Средняя мозговая артерия берет начало от передней мозговой и выходит в поперечную щель. С задней поверхности полушарий она переходит на их медиальную поверхность как межполушарная артерия. По своему ходу она отдает ветви полушариям, среднему мозгу, эпифизу, мозолистому телу и обонятельным луковицам (Aslan, K., Atalgin, H., Kurtul, I. and Bozkurt, E. U., 2006).

Решетчато-мозговая артерия следует по вентральной поверхности мозга с боку от зрительного перекреста. Здесь она отдает ветви обонятельному треугольнику и предгипоталамической области. Последние ветвятся по рассыпному типу. Отдав эти ветви, решетчато-мозговые артерии переходят в решетчатые. Они следуют параллельно друг другу до обонятельных луковиц и проникают в носовую полость. Вдоль краниального края обонятельной луковицы от решетчатой артерии отходит ряд ветвей, питающих твердую оболочку головного мозга (Campos, R., Ferreira, N. and Marrone, A. C. H., 1995).

Задние мозговые артерии у птиц в большинстве случаев представлены левой задней мозговой артерией, берущей начало от левой мозговой сонной артерии. По ходу задняя мозговая артерия отдает ветви промежуточному и среднему мозгу, а сама переходит в непарную базилярную артерию (Сусленко, С. А., 2009).

Исследуя сосудистую систему головного мозга у фламинго, Holliday, C. M., Ridgely, R. C., Balanoff, A. M., Witmer, L. M. (2006) пришли к выводу, что общий рисунок ее сосудистой системы свойствен остальным птицам. Данное обстоятельство подтверждает, что эволюционно сосудистая система головного мозга птиц крайне консервативна.

По данным Arad, Z., Midtgard, U., Bernstein, M. H. (1987) поддержание постоянства температуры головного мозга у птиц осуществляется за счет наличия глазничной сосудистой сети, образованной ветвями наружной сонной артерии.

Проанализировав вышесказанное, можно прийти к выводу, что основными источниками артериального кровоснабжения головного мозга у птицы являются внутренняя сонная и вентральная спинномозговая артерии. Данные источники по аналогии с млекопитающими образуются из каротидного и вертебробазилярного бассейнов. Также в кровоснабжении головного мозга птицы принимают участие некоторые ветви, отходящие от наружной сонной артерии. Мозговые сонные артерии у птиц не образуют артериального кольца на основании головного мозга, свойственного млекопитающим. Они соединяются друг с другом, образуя простой межкаротидный анастомоз. Это обуславливает развитие артериальной сосудистой сети головного мозга у птиц по более простой схеме, несвойственной млекопитающим. При этом данная сеть обеспечивает полностью головной мозг необходимым объемом крови, а также приспособлена к изменениям гемодинамики. Последнее обстоятельство и отсутствие в литературных источниках данных, касающихся вышеперечисленных механизмов регуляции кровотока, требует более детального изучения артериальной системы головного мозга птиц. Полученные в результате такого исследования данные будут иметь не только общебиологическую ценность, но и способны помочь при проведении коррекций сосудистых патологий головного мозга животных и человека.

1.3 Морфология головного мозга млекопитающих

Центральная нервная система млекопитающих получает большее развитие чем у какой-либо другой таксономической группы животных (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Савельев, С. В., 2005). Основной отличительной особенностью головного мозга млекопитающих от рептилий и птиц является наличие крупных парных полушарий переднего мозга и мозжечка (Савельев, С. В., 2005).

Головной мозг млекопитающих подразделяется на большой и ромбовидный (Баев, А. А. и др., 2002; Зеленецкий, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005; Соловьев, В. С., 2005; Воронова, Н. В., Климова, Н. М., Менджерский, А. М., 2005; Ленченко, Е. М., 2009; Донкова, Н. В., Радченко, О. В., 2010; Радченко, О. В., 2012; Муллакаев, О. Т., Харитонов, М. В., Ситдинов, Р. И., Тяглова, И. Ю., 2014; Семченко, В. В., Голенкова, Н. В., Стрельчик, Н. В., 2015; Хагенс, Г. Ф., Путалова, И. Н., 2016).

В отличие от птиц у млекопитающих масса головного и спинного мозга может превышать массу периферической части нервной системы. При этом отношение мозг/периферическая нервная система может колеблется в пределах 3/1-1/5 и зависит от размера тела и мозга животного (Савельев, С. В., 2005).

В процессе доместикации масса головного мозга у домашних животных уменьшается по сравнению с их дикими сородичами (Clutton-Brock J., 1997, 1999). Однако по данным Röhrs, M. & Ebinger, P. (1998) масса головного мозга диких лошадей Пржевальского на 16,0% меньше массы головного мозга домашней лошади.

Савельев, С. В. (2005) установил, что масса мозга по отношению к единице массы тела уменьшается в соответствии с увеличением размеров животного. При этом сложность поведенческих реакций у животных разных видов напрямую зависит от массы мозга. Также, согласно его данным, мозгом гигантского размера обладают человек, приматы, хоботные и китообразные.

По данным Зеленецкого, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшова, К. В. (2005) абсолютная масса головного мозга у быка домашнего составляет 410-550 г, у домашней свиньи 96-145 г, у лошади 372-570 г, а у собаки 46-138 г.

Абсолютная масса мозга у китов составляет 4671-7000 г, у слонов 4370-5430 г, у мышей 0,37 г. У человека этот показатель составляет 1350-1450 г. Относительный вес мозга обратно пропорционален весу тела (Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011).

Исследуя головной мозг, множество авторов описывают его весовые и линейные параметры. Так, у белой крысы средний вес головного мозга составляет

1,73±0,04 г, что равняется 1,0% от общей массы тела (Иванов, С. А., 2014). Общий вес головного мозга у утконоса в среднем составляет 16,0 г (Савельев, С. В., 2005). У западноафриканских карликовых овец средний вес головного мозга составляет 69,14 г, средняя длина 7,48 см, высота 4,17 см, а его относительный вес составляет 0,08% (Olorade, J. O., Onwuka, S. K., Balogun, B. A., Oke, B. O., 2005). У калахарской красной домашней козы средний вес головного мозга составляет 85,85±10,85 г, средняя длина 10,19±0,53 см, высота 4,67±0,34 см, а относительная масса 1:165 (Olorade, J. O. & Onwuka, S. K., 2002). У большой тростниковой крысы масса головного мозга в среднем составляет 12,15±0,44 г при средней массе тела 2600,00±194,95 г. Относительная масса мозга у данного вида животных в среднем составляет 1:214 при средней длине 4,945±0,091 см (Ajayi, I. E., Ojo, S. A., Onyeanus, B. I., George, B. D. J., Ayo, J. O., Salami, S. O. and Ibe, C. S., 2011). Головной мозг хорька достигает в длину 36,0 мм, а в ширину 24,0 мм (Филатова, М. А., 2008).

У собак абсолютная масса мозга зависит от размеров и породных особенностей. Минимальное соотношение массы мозга и массы тела фиксируется у крупных пород массой 28-44 кг и составляет 0,2. У особей с массой тела менее 2,5 кг оно увеличивается до 2,9. Однако у щенков и взрослых особей одной и той же породы отношение массы мозга к массе тела практически одинаково. Последнее обстоятельство отличает индивидуальное развитие мозга собак от такового у обезьян и человека (Савельев, С. В., 2005). Масса мозга у собак колеблется в пределах 54-150 г. При этом соотношение массы мозга к массе тела у мелких пород составляет 1:37, а у крупных 1:100. У кошки вес мозга колеблется в пределах 21,0-34,0 г и в среднем составляет 30,0 г, или 0,7-1,1% от массы тела (Каркищенко, Н. Н., 2005).

Развитие головного мозга в постнатальном периоде идет неравномерно. Так, Рыжавский, Б. Я., Литвинцева, Е. М., Ткач, О. В., Рудман, Ю. Ю. (2014), проводя исследование на белых крысах, установили, что ежесуточный прирост головного мозга у них в интервале от 1 до 5-дневного возраста составил около 50 мг, в возрасте 5-24 суток – более 60 мг, между 14 и 30 сутками (конец молочного периода)

– около 20 мг и между 30 и 40 сутками (препубертатный период) – около 10 мг. Таким образом, абсолютный прирост головного мозга после 14-дневного возраста снижается. У крыс 14-дневного возраста масса мозга превышает таковую у однодневных в 4,3 раза.

Мануйлов, Э. А. (2001) установил, что масса головного мозга у новорожденных телят черно-пестрой породы составляет 174 г, при этом у самцов данный показатель на 5-10 г больше чем у самок. Таким образом, масса головного мозга у исследуемых телят составила 0,6% от общей массы тела. У взрослых особей, по его данным на долю головного мозга приходится 0,09% от массы тела. У новорожденных маралов масса головного мозга составляет 149 г, что равняется 1,0% от массы тела. У взрослых маралов на долю головного мозга приходится 0,12% от массы тела. С возрастом происходит изменение весовых параметров головного мозга. Так, у маралов 6-8 месячного возраста, средняя масса головного мозга составляет 362 г, у 2-4 летних животных – 394 г, а у животных старше 10 лет даны показатель составляет 397 г. У черно-пестрой породы крупного рогатого скота в тех же возрастных группах данные показатели составляют 397 г, 431 г и 373 г соответственно. При этом, наиболее интенсивный рост головного мозга у изучаемых животных наблюдался в первый год жизни. Максимальной массы головной мозг у крупного рогатого скота достигает к пятилетнему возрасту. У маралов масса головного мозга достигает максимума к 8-10 годам жизни.

В пределах одного вида имеет место половой диморфизм, касающийся массы мозга. Так *Buanet, O., Onyeanus, S. R., and Ibrahim, N. D. G. (2009)*, проводя исследование головного мозга у самцов и самок тростниковой крысы, пришли к выводу, что самцы обладают более крупным и массивным мозгом.

По данным *Савельева, С. В. (2005)* развитие головного мозга не только подвержено половому диморфизму, но и зависит от породы. Так, его абсолютная масса у сук на 10-12 г меньше чем у кобелей. При этом, по размерам суки обычно меньше чем кобели, а их относительная масса мозга больше. Средняя масса мозга в выбор-

ках беспородных собак колеблется от 42 до 118 г. Для породистых собак этот интервал составляет 41,5-212,0 г. Таким образом, породистые животные по данному показателю имеют большую амплитуду изменчивости чем беспородные. Однако относительная масса головного мозга у породистых собак почти в 2 раза меньше чем у беспородных.

Olorade, J. O. & Onwuka, S. K. (2002), исследуя головной мозг калахарской красной домашней козы, напротив, утверждают, что различие в размере и весе этого органа у самцов и самок незначительны.

В связи с тем, что нейрогенез у млекопитающих животных после рождения происходит только в некоторых отделах головного мозга, его рост в постнатальный период, по-видимому, обусловлен не увеличением числа нейронов, а ростом их тел и отростков, а также увеличением числа глиальных элементов. Данный факт подтверждает тот факт, что гибель нервных клеток начинается после рождения. Также с возрастом в тканях головного мозга наблюдается снижение содержания воды (Яскин, В. А., 2011). Таким образом, вариации в массе мозга у приматов, хищных, копытных и сумчатых обычно не превышают среднего значения на 20,0-24,0% (Савельев, С. В., 2005).

Однако судить о массе и размерах мозга по его выделенным и зафиксированным препаратам сложно. Бальзамирование препаратов мозга приводит к уменьшению его абсолютных размеров на 15,0-20,0% (Гайворонский, А. И., Гайворонский, И. В., Фомин, Н. Ф., Труфанов, Г. Е., Фокин, В. А., Лыткин, М. В., Припорова, Ю. Н., 2011).

Также сложность в оценке размера структур головного мозга возникает в связи с наличием асимметрии между его частями. Изучение особенностей специализации полушарий у животных позволит понять происхождение церебральной асимметрии человека с эволюционной точки зрения (Бианки, В. Л., 1985).

Таким образом, по литературным данным основной отличительной особенностью головного мозга млекопитающих от рептилий и птиц является наличие

крупных парных полушарий переднего мозга и мозжечка. Однако в связи с разнообразием млекопитающих степень развития их головного мозга вероятно зависит от уровня их организации. Поэтому данные о морфологии головного мозга млекопитающих требуют уточнения. В особенности это касается домашних животных, а также их диких сородичей, обитающих в условиях естественного биогеоценоза.

1.3.1 Строение ромбовидного мозга млекопитающих

Ромбовидный мозг отделен от большого мозга поперечной щелью, в которой располагается перепончатый мозжечковый намет. У млекопитающих ромбовидный мозг состоит из заднего и продолговатого мозга. Задний мозг включает мозжечок, мозговой мост и четвертый мозговой желудочек (Зеленевский, Н. В., Соколов, В. И., 2001; Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001; Баев, А. А. и др., 2002; Донкова, Н. В., Радченко, О. В., 2010; Муллакаев, О. Т., Харитонов, М. В., Ситдииков, Р. И., Тяглова, И. Ю., 2014).

Продолговатый мозг представляет собой продолжение спинного. Границей между ними служат каудальные края пирамид, лежащих в виде валиков на вентральной поверхности мозга, а также корни подъязычных нервов. В составе пирамид проходят пирамидальные пучки, следующие из коры полушарий в спинной мозг (Ленченко, Е. М., 2009).

В среднем у млекопитающих масса продолговатого мозга составляет 10,0–11,0% от общей массы мозга. Его длина у быка домашнего достигает 4,5 см, у овцы – 3,7 см, а у свиньи – 2,0 см (Прусаков, А. В., 2013).

Продолговатый мозг представляет собой небольшую структуру столбообразной формы с несколько расширенным передним концом. На вентральной поверхности он несет срединную щель по бокам от которой располагаются боковые борозды. Между срединными щелями и боковыми бороздами лежат пирамиды. От их боковых частей берут начало VIII (преддверно-улитковый) и VII (лицевой) череп-

ные нервы (Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001; Зеленецкий, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2015).

Латерально от пирамиды лежит небольшое несколько выгнутое парное образование треугольной формы – олива (Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001).

У тростниковой крысы по строению продолговатый мозг аналогичен с другими млекопитающими. Его средняя масса составляет $1,104 \pm 0,100$ г, что составляет 9,0% от общей массы мозга, а длина достигает $1,376 \pm 0,082$ см (Ajayi, I. E., Ojo, S. A., Onyeanus, B. I., George, B. D. J., Ayo, J. O., Salami, S. O. and Ibe, C. S., 2011).

В продолговатом мозге имеется ретикулярная формация, проходящую через весь ствол головного мозга. Она содержит дыхательный и сосудодвигательный центры (Коломийцев, А. К., Куркубет, М. В., Мартынова, Л. В., 2015). Белое вещество продолговатого мозга образовано волокнами. Чувствительные волокна следуют из спинного мозга в головной. Двигательные идут от коры полушарий и красных ядер среднего мозга в спинной мозг (Ленченко, Е. М., 2009). Серое вещество группируется в ядра, которые обуславливают поверхностный рельеф продолговатого мозга. К ним относятся чувствительные ядра V, VI, VII, IX, X и XII пар черепных нервов, промежуточные ядра пучков Голля и Бурдаха, ядра VIII пары черепных нервов и связанные с ними ядра олив (Савельев, С. В., 2005). У быка домашнего ядро блуждающего нерва является самым крупным. Оно проходит через весь продолговатый мозг и определяет его заднюю внутреннюю границу. В его составе можно выделить краниальную и каудальную части (Куклин, А. Е., Смолянинов, Б. В., 2014).

Мозговой (Воролиев) мост имеет вид поперечно расположенного валика, лежащего на переднем конце продолговатого мозга. От среднего мозга он ограничен неглубокой поперечной бороздой, своей базальной поверхностью он прилежит к соответствующей ямке тела затылочной кости (Зеленецкий, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005; Муллакаев, О. Т., Харитонов, М. В., Ситдииков, Р. И., Тяглова, И. Ю. 2014). Его ширина у быка домашнего достигает около 3,5 см, у овцы 2,5 см, а у свиньи 1,8 см (Прусаков, А. В., 2013).

Мозговой мост возник в процессе эволюции у млекопитающих в результате образования системы связи между полушариями мозжечка. Данная система образовывалась за счет нервных волокон, которые позволяют клеткам коры мозжечка обмениваться сигналами, приходящими как к правой, так и к левой стороне тела (Савельев, С. В., 2005). В процессе онтогенеза структуры правой половины мозгового моста развиваются быстрее, чем левой (Лященко, Д. Н., Гусев, Д. В., 2015).

Рамер, А., Парсонс, Т. (1992) утверждают, что у млекопитающих мозговой мост образован волокнами, связывающими мозжечок с большим мозгом.

Серое вещество мозгового моста образует ядра, в которых заканчиваются пути из коры большого мозга и начинаются проводящие пути в полушария мозжечка (Зеленевский, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2015). Боковые части мозгового моста переходят в боковые ножки мозжечка, образованные проводящими путями, соединяющими ядра моста с ядрами мозжечка (Зеленевский, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005; Муллакаев, О. Т., Харитонов, М. В., Ситдилов, Р. И., Тяглова, И. Ю., 2014).

Из боковых частей мозгового моста выходит V пара черепных нервов – тройничный нерв. Каждый из них берет начало дорсальным (чувствительным) и вентральным (двигательным) корнями. Вентральный корень несет полулунный узел. Дорсальные поверхности мозгового моста и продолговатого мозга участвуют в образовании ромбовидной ямки, являющейся дном четвертого мозгового желудочка (Зеленевский, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2015).

Мозжечок имеет одинаковую функцию у всех классов позвоночных, что свидетельствует о его важности для всех биологических видов, имеющих головной мозг (Аникин, И. А., Бабияк, В. И., Воронов, В. А., Конеченкова, Н. Е., Пашинин, А. Н., 2012). Он является важнейшим центром равновесия и координации как произвольных, так и непроизвольных движений на этапах их планирования и осуществления (Калиниченко, С. Г., Мотавкин, П. А., 2005). Огромный мозжечок млекопитающих возник из-за необходимости анализа сенсомоторной информации и координации движения (Савельев, В. С., 2005).

У животных макроскопическое строение мозжечка зависит от вида, возраста, пола и степени сложности движений тела. Так, масса мозжечка у кролика составляет $1,54 \pm 0,07$ г, у собаки – $8,38 \pm 0,22$ г, а у свиньи – $13,45 \pm 0,41$. При относительной массе $0,02 \pm 0,001\%$, $0,03 \pm 0,005\%$ и $0,01 \pm 0,003\%$ соответственно (Горальский, Л. П., Солимчук, В. М., 2015). Абсолютная масса мозжечка у быка домашнего составляет $72,59 \pm 0,94$ г (Солимчук, В. М., 2016).

В пособиях по анатомии человека содержится противоречивая информация. Одни авторы указывают, что масса мозжечка у человека составляет приблизительно 150 г (Pirnik, Z., Kiss, A., 2002). Другие считают, что его масса колеблется в пределах от 120 до 160 г (Сапин, М. Р., Билич, Г. Л., 2002) или от 120 до 150 г (Синельников, Р. Д., Синельников, Я. Р., 1994). Некоторые авторы вообще не упоминают при описании мозжечка человека о его массе (Привес, Н. Г., Лысенков, Л. К., 1985; Привес, Н. Г., Лысенков, Л. К., 1989).

По данным Ипастовой, И. Д. (2014), мозжечок белый крысы занимает 13,0% от общего объема головного мозга. Его масса составляет 14,0% от массы мозга и 0,11% от массы тела. Напротив, Западнюк, И. П. (1983), Рыжавский, Б. Я., Васильева, Е. В., Соколова, Т. В. (2003), Евсюков, О. Ю. (2013) утверждают, что масса мозжечка у белых крыс составляет 12,0% от массы головного мозга и колеблется в пределах 1,9-2,8 г.

Большое число исследователей считают, что разница в строении, размерах и массе мозжечка зависит от пола, особенностей его кровоснабжения, возраста, кра ниометрических показателей и размера тела (Соловьев, С. В., 2001, 2002, 2005; Гавриленко, О. О., 2010; Гунас, I. В., Гавриленко, О. О., Рудий, Ю. Й., 2011; Хубутя, Б. И., Соловьев, С. В., Герасин, С. П., 2011; Степаненко, А. Ю., 2011, 2013, 2014; Соловьев, С. В., Рунков, В. П., 2005; Raz, N. [et al.], 2001; Doyon, J. [et al.], 2002; Hutchinson, S. [et al.], 2003; Chung, S. C. [et al.], 2005; Fan, L. [et al.], 2010). С возрастом у человека наблюдается постепенное снижение абсолютной массы мозжечка (Степаненко, А. Ю., 2011). В период от 20 до 80 лет его линейные параметры

постепенно уменьшаются (Соловьев, С. В., 2006). Также на массу мозжечка оказывает влияние возрастное изменение длины тела. При этом, чем больше длина тела, тем меньше снижается масса мозжечка в возрастном аспекте (Степаненко, А. Ю., Куш, С. А., 2013).

Вероятно, возрастное изменение массы и размеров мозжечка происходит в связи с внутритканевыми преобразованиями. Так, по данным Гундаревой, О. П., Маслова, Н. В. (2013) и Janmaat, S., Akwa, Y., Doulazmi, M. (2011) с возрастом у крыс существенно снижается плотность клеток-зерен и клеток Пуркинье. Также наблюдается уменьшение размеров нейронов, в основном за счет уменьшения объема цитоплазмы и дендритной короны.

Исследуя возрастную динамику развития мозжечка белой крысы, некоторые исследователи пришли к выводу, что с возрастом его объем уменьшается, преимущественно за счет белого вещества (Chen, S., Hillman, D. E., 1989; Sullivan-Jones, P. [et al.], 1994; Lu, M. H., Tange, N., Ali, S. F., 2000).

У быка домашнего мозжечок имеет шаровидную форму и достигает размера 5,6×6,4 см, его масса составляет 10,0-11,0% от массы мозга (Прусаков, А. В., 2013).

У крысы мозжечок располагается в задней части черепа на дорсальной поверхности головного мозга (Paxinos, G., Watson, C., 2004; Pijpers, A., Voogd, J., Ruigrok, T. J., 2005). Он не прикрыт полушариями большого мозга и отделен от них посредством четкой поперечной щели (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Хейнс, Д., 2008; Маркевич, Н. А., Калюжка, В. Ю., Плеханова, В. А., 2013; Иванов, С. А., 2014; Paxinos, G., 2004; Pijpers, A., 2005).

Мозжечок млекопитающих, располагается над продолговатым мозгом. Двумя продольными бороздами он делится на центрально расположенный червячок и два полушария (Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001; Савельев, С. В., 2005; Казакова, С. С., 2009; Аникин, И. А., Бабияк, В. И., Воронов, В. А., Конеченкова, Н. Е., Пашинин, А. Н., 2012; Гусев, Д. В., 2013; Иванов, С. А., 2014; Муллакаев, О. Т., Харитонов, М. В., Ситдииков, Р. И., Тяглова, И. Ю., 2014; Зеленевский, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005).

Рамер, А., Парсонс, Т. (1992) утверждают, что на долю полушарий у млекопитающих, в отличие от птиц, приходится большая часть общего объема мозжечка. Савельев, В. С. (2015) утверждает, что у приматов и хищных полушария мозжечка имеют больший размер чем червячок. При этом у сумчатых, грызунов и насекомоядных размер червя не уступает каждому из полушарий.

Среди всех структур центральной нервной системы мозжечок имеет наиболее сложную пространственную конфигурацию, связанную с организацией белого вещества, являющегося структурной основой его коры (Синельников, Р. Д., Синельников, Я. Р., 1996). На продольном разрезе мозжечка белое вещество располагается центрально и образует восемь ветвей. Они образуют основу десяти классических долек червя и полушарий (Степаненко, А. Ю., 2011). Серое вещество мозжечка располагается снаружи, образуя его кору (Сидорова, К. А., Татарникова, Н. А., Кочетова, О. В., 2013). У большинства позвоночных животных и человека соотношение белого и серого веществ в составе мозжечка примерно равно 1,0:1,5-2,0 (Wilson, L. V., Tregellas, J. R., Hagerman, R. J. [et al.], 2009; Rasser, P. E., Wilson, L. V., Schall, U. [et al.], 2010).

За счет такой организации серого и белого веществ в составе мозжечка его продольные срезы имеют вид ветвистого дерева – «дерева жизни» (Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2015).

Борозды I порядка подразделяют червячок и полушария мозжечка на десять долек. Последние объединяются в доли мозжечка: переднюю (I-V), среднюю (VI-VIII) и заднюю (IX-X). За счет наличия глубоких борозд на поверхности мозжечка находится небольшое количество коры. Большая ее часть скрыта в глубоких складках (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Morzban, H., Hawkes, R., 2011; Armstrong, C., Hawkes, R., 2014).

Отдельные дольки функционально связаны с движением какой-либо части тела. Так, у жирафа долька, отвечающая за движение шеи, сильно развита, а у кита она редуцирована (Ленченко, Е. М., 2009). Форма долек червя определяет форму долек полушарий мозжечка (Калиниченко, С. Г., Мотавкин, П. А., 2005). Одна из

долек полушарий мозжечка имеет вид придатка и получает название клочок (Зеленевский, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005).

Передняя, средняя и задняя доли червячка формируют верхушку шатра, являющуюся крышей четвертого мозгового желудочка. От краниального конца червячка к четверохолмию тянется роstralный мозговой парус, а от каудального конца к продолговатому мозгу задний мозговой парус (Зеленевский, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005).

Иванов, С. А. (2014) установил, что у белой крысы, вглубь от борозд I порядка отходят более мелкие борозды II порядка, образующие извилины I и II порядков соответственно. На 1 мм² насчитывается около 12 извилин, напоминающих по форме усеченный конус. Каждая из них состоит из сильно развитого серого вещества и центрально расположенной тонкой полоски белого. Таким образом, площадь серого вещества относительно всей извилины составляет 92,0%. На наличие борозд I и II порядка на поверхности мозжечка белой крысы указывают и зарубежные авторы (Pijpers, A., 2007).

На развертках поверхности все части мозжечка выглядят как непрерывная и однородная структура. То есть полушария и червячок – это не что иное, как анатомические складки единой поверхности мозжечка. За счет такого строения площадь поверхности мозжечка может достигать огромных размеров. Таким образом, у человекообразных обезьян и некоторых копытных размеры поверхности борозд и извилин мозжечка больше чем поверхность коры больших полушарий, а у остальных высших млекопитающих сопоставима с ней (Савельев, В. С., 2005). Поверхность коры мозжечка у быка домашнего достигает 130 см², что составляет около 30,0% от поверхности коры больших полушарий (Прусаков, А. В., 2013).

Кора мозжечка млекопитающих однотипна по строению и состоит из трех слоев – наружного молекулярного, среднего ганглионарного и внутреннего зернистого (Хенс, Д., 2008; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 2009; Казакова, С. С., 2009; Сусленко, С. А., 2009; Бархатова, В. П., 2010; Горальский, Л. П., Солимчук, В. М., 2015; Sillitoe, R. V., Joyner, A. L., 2007; Apps, R., Hawkes, R., 2009; Voogd, J., 2012).

Молекулярный слой представлен корзинчатыми и звездчатыми нейронами. Звездчатые нейроны преимущественно располагаются в верхних двух третях слоя. Корзинчатые лежат в его нижней трети (Калиниченко, С. Г., 2003; Орлянская, Т. Я., 2004). Ганглионарный слой состоит из крупных клеток Пуркинье, расположенных в один слой и равно удаленных друг от друга. Зернистый слой представлен мелкими клетками-зернами, имеющими овальную форму. Они имеют округлые тела со слабо выраженной цитоплазмой и крупными ядрами (Терезанов, О. Ю., 2006). Некоторые авторы выделяют в составе зернистого слоя отдельную группу клеток, выявленных гистохимическим методом. К ним относят клетки Лугаро, канделябровые клетки, униполярные кисточковые клетки и клетки Гольджи (Melik-Musyan, A. B., Fanardzhyan, V. V., 2004; Mugnaini, E., Sekerkova, G., Martina, M., 2011; Kim, J., Sekerkova, G., Mugnaini, E. [et al.], 2012).

Слои коры мозжечка у различных животных имеют различную степень развития. Так, у крысы молекулярный и зернистый слои имеют одинаковую толщину, а расположенный между ними ганглионарный слой очень тонкий (Иванов, С. А., 2014). Наибольшее развитие молекулярного слоя наблюдается у быка домашнего, а наименьшее у свиньи и собаки. Зернистый слой лучше всего развит у свиньи и хуже у овцы. Толщина ганглионарного слоя имеет промежуточное значение. Лучше всего он выражен у свиньи, а хуже у овец (Солимчук, В. М., 2016).

Егоровой, М. В., Шубиной, О. С. (2016) было установлено, что у белых крыс молекулярный слой достигает в толщину $320,3 \pm 7,17$ мкм, толщина слоя грушевидных нейроцитов составляет $47,1 \pm 0,60$ мкм, а зернистый слой достигает $620,2 \pm 29,66$ мкм.

В глубине мозжечка млекопитающих серое вещество образует четыре ядра. К ним относятся медиальное (ядро шатра), переднее промежуточное (у человека пробковидное), заднее промежуточное (у человека шаровидное) и латеральное (у высших позвоночных зубчатое) (Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001; Аникин, И. А., Бабияк, В. И., Воронов, В. А., Конеченкова, Н. Е., Пашинин, А. Н., 2012). При этом медиальное ядро по сути – гомолог одноименного ядра птиц. Промежуточное

ядро гомологично дорсальной части, а латеральное – вентральной части латерального ядра птиц. У приматов латеральное ядро мозжечка достигает наибольших размеров и имеет сложную форму. При этом другие ядра характеризуются меньшим развитием (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999). Зубчатое (латеральное) ядро мозжечка является придаточным центром двигательных импульсов (Зеленевский, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005). Оно играет важную роль в непрерывности и целостности проводящих путей мозжечка (Шиян, Д. Н., 2016).

Проводящие пути, соединяющие мозжечок с остальными участками центральной нервной системы, сосредоточены в его ножках (Аникин, И. А., Бабияк, В. И., Воронов, В. А., Конеченкова, Н. Е., Пащинин, А. Н., 2012). У млекопитающих они формируют три пары ножек – передние (ростральные), средние (латеральные) и задние (каудальные). Передние в основном состоят из эфферентных волокон, соединяющих мозжечок со средним мозгом. Средние в своем составе имеют волокна, идущее из коры большого мозга в мозжечок. Задние содержат волокна, идущие в спинной мозг (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992; Савельев, В. С., 2005). Передние ножки мозжечка проходят под каудальными холмами четверохолмия к ножкам большого мозга. Боковые ножки следуют от мозжечка к мозговому мосту. Каудальные ножки тянутся от мозжечка назад в сторону спинного мозга (Зеленевский, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005).

С продолговатым мозгом и четверохолмием мозжечок соединяется посредством каудального и рострального мозговых парусов, образованных мягкой оболочкой (Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. В., 2015).

Таким образом, проанализировав вышесказанное, можно прийти к выводу, что у млекопитающих ромбовидный мозг состоит из заднего и продолговатого мозга. Задний мозг включает мозжечок, четвертый мозговой желудочек и мозговой мост. Отсутствие последнего отмечается у птиц. При этом мозжечок млекопитающих имеет сильно развитые полушария в отличие от слабо развитых клочков, свойственных птицам. Эволюционное развитие мозжечка млекопитающих связано с их

приспособлением к среде обитания, требующей постоянного поддержания мышечного тонуса и регуляции расположения центра тяжести тела. Однако животные в процессе domestikации сталкивались с более мягкими условиями обитания нежели чем их дикие сородичи. Вероятно, данные обстоятельства наложили свой отпечаток непосредственно на строение мозжечка, и в целом на строение ромбовидного мозга домашних животных в сравнении с их дикими сородичами. Данные изменения не описаны в литературных источниках и нуждаются в изучении.

1.3.2 Строение большого мозга млекопитающих

Большой мозг состоит из среднего, промежуточного и конечного мозга (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999; Зеленецкий, Н. В., Соколов, В. И., 2001; Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001; Шевченко, Б. П., 2003; Зеленецкий, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В. Ю., 2006; Антипова, Л. В., Слободяник, В. С., Сулейманов, С. М., 2007; Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., Панов, В. П., Семак, А. Э., 2008; Зеленецкий, Н. В., Васильев, А. П., Логинова, Л. К., 2008; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2015; Duce, K. M., Sack, W. O., Wensing, C. J. C., 1987; Klaus-Dieter Budras, Robert, E., 2003).

Средний мозг в своем составе содержит пластинку четверохолмия, ножки большого мозга и покрывку ножек большого мозга (чепец). Сверху его прикрывают полушария большого мозга, а его задняя граница проходит по переднему краю моста. Полость среднего мозга образует мозговой (Сильвиев) водопровод. В стенке водопровода залегает центральное серое вещество покрывки, образующее ядра. Белое вещество располагается снаружи (Шевченко, Б. П., 2003; Зеленецкий, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В. Ю., 2006; Зеленецкий, Н. В., Васильев, А. П., Логинова, Л. К., 2008; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленецкий,

Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2015; Klaus-Dieter Budras, Robert, E., 2003). Масса среднего мозга составляет 5,0-6,0% от общей массы мозга (Прусаков, А. В., 2013).

Пластинка четверохолмия образует крышу среднего мозга и лежит над мозговым водопроводом между мозжечком и зрительными буграми. Холмы передней зоны связаны с сетчаткой глаза. Появление задних холмов у млекопитающих обусловлено развитием слухового аппарата. Они содержат ядра, в которых локализованы подкорковые центры слуха и равновесия. Уровень развития холмов соответствует степени развития органов чувств. По их соотношению можно судить о степени развития одного из органов чувств. Так, у хищных и копытных сильнее развиты передние холмы. Для китообразных, рукокрылых и утконоса характерно большее развитие задних холмов (Савельев, С. В., 2005).

При участии соответствующих центров четверохолмия осуществляется поворот глаз и головы в сторону зрительных и поворот ушей и головы в сторону звуковых раздражителей. У домашних животных четверохолмие имеет меньшие размеры по сравнению с их дикими сородичами (Ленченко, Е. М., 2009).

Ростральные и каудальные холмы отделены друг от друга поперечной и срединной бороздами. В ростральной части последней располагается эпифиз, а к каудальной части прикрепляется уздечка рострального мозгового паруса (Зеленецкий, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005).

Ножки большого мозга имеют вид толстых белых валиков. Образованы проводящими путями, идущими из коры полушарий, и лежат между зрительными трактами и мозговым мостом. В их составе можно выделить собственно ножки и покрывку ножек (чепец). Между ними лежит черное вещество – центр регуляции двигательных реакций при жевании и проглатывании (Шевченко, Б. П., 2003; Зеленецкий, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В. Ю., 2006; Зеленецкий, Н. В., Васильев, А. П., Логинова, Л. К., 2008; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2015; Klaus-Dieter Budras, Robert, E., 2003).

Покрышка ножек большого мозга – чепец – включает около 13 ядер. Самыми крупными из них: красное ядро; ядро глазодвигательного нерва; парасимпатические ядра Якубовича; ядра блокового и тройничного нервов. Помимо этого, через весь чепец проходит ретикулярная формация (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999; Зеленецкий, Н. В., Соколов, В. И., 2001; Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001; Шевченко, Б. П., 2003; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В. Ю., 2006; Ленченко, Е. М., 2009; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2015; Duse, K. M., Sack, W. O., Wensing, C. J. C., 1987; Klaus-Dieter Budras, Robert, E., 2003).

Промежуточный мозг у млекопитающих скрыт под полушариями переднего мозга. Он выполняет преимущественно нейроэндокринные функции и регулирует половую активность (Савельев, В. С., 2005). Также он является связующим звеном между стволом головного мозга и высшими отделами коры. Промежуточный мозг располагается между полосатыми телами и средним мозгом. В его составе можно различить три части: эпиталамус, таламус и гипоталамус, между которыми заключен третий мозговой желудочек. В связи с тем, что большая часть промежуточного мозга скрыта под полушариями, на цельном препарате головного мозга он недоступен для обозрения, а в области основания мозга можно видеть только его вентральную часть – гипоталамус (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В. Ю., 2006; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2015). В среднем масса промежуточного мозга составляет 8,0-9,0% от массы большого мозга (Прусаков, А. В., 2013).

Эпиталамус (надбугорье) – дорсальная часть промежуточного мозга. Составляет из сосудистой покрышки третьего желудочка, эпифиза и уздечки. Сосудистая покрышка образована складкой мягкой оболочки, которая через межжелудочковые отверстия проникает в боковые желудочки как их сосудистые сплетения. Уздечка

– два непарных тяжа белого цвета, тянущиеся от переднего конца эпифиза до дорсомедиального края зрительного бугра соответствующей стороны. В составе уздечек залегают уздечковые ядра (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В. Ю., 2006; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2015).

Эпифиз (шишковидное тело, пинеальная железа) – непарное образование треугольно-овальной формы, слегка уплощенное краниодорсально (Зверева, Е. Е., 2015).

Таламус – самый крупный отдел промежуточного мозга. Он представлен парными зрительными буграми, которые имеют эллипсоидную форму и дорсолатеральной поверхностью вдаются в боковые желудочки. В составе зрительных бугров насчитывается около 40 ядер серого вещества, разграниченных тонкими прослойками белого (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992; Обухов, Д. К., 1999; Зеленецкий, Н. В., Соколов, В. И., 2001; Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001; Шевченко, Б. П., 2003; Зеленецкий, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2015). Ядра собирают информацию от различных рецепторов. В них происходит первоначальный анализ и синтез различных сенсорных импульсов (Ленченко, Е. М., 2009).

Гипоталамус (подбугорье) – важнейший центр вегетативной нервной системы, регулирующий нейральным и эндокринным путями кровяное давление, водный и жировой обмены, теплоотдачу и постоянство внутренней среды (Ленченко, Е. М., 2009). Он является ключевым организующим звеном нейроэндокринной системы и обеспечивает прямую эндокринную регуляцию функций аденогипофиза, а опосредованно через него и периферических эндокринных желез (Угрюмов, М. В., 1999; Jackson, I., Muller, G. P., 1982).

Гипоталамус состоит из зрительного перекреста, серого бугра, воронки, сосцевидного тела и гипофиза. Зрительный перекрест образован волокнами зрительных нервов. Серый бугор имеет вид плоского возвышения, лежащего между ножками мозга позади зрительного перекреста. Его стенка образована пластинкой белого вещества и содержит ядра серого. Ниже серого бугра лежит бухта воронки, ниже которой лежит тонкостенная воронка. К последней прикрепляется гипофиз. Сосцевидное тело у всех домашних животных (кроме собаки) – непарное образование. Находящееся в его составе серое вещество группируется в множество ядер. Гипофиз – важная железа внутренней секреции. Состоит из трех долей. В центре гипофиза располагается полость, сообщающаяся с полостью третьего мозгового желудочка (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В. Ю., 2006; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2015).

По данным Шевченко, Б. П. (2008) гипофиз (питуитарная железа) у быка домашнего имеет овоидную форму. Он достигает в длину 1,0 см и 1,5 см в поперечном сечении. У беременных животных гипофиз увеличивается в размерах. В составе гипофиза можно выделить четыре части. Первая – передняя доля – аденогипофиз. Вторая – бугорная часть – простирается вдоль передней и боковых поверхностей ножек гипофиза. Третья – промежуточная – узкая, тянется вдоль заднего края щели, отделяющей переднюю долю от задней. Четвертая – задняя доля – нейрогипофиз.

Конечный мозг состоит из полушарий, разделенных дорсально продольной щелью. В глубине последней полушария соединяются мозолистым телом, передней и задней спайками, а также спайкой свода. Каждое полушарие состоит из плаща, обонятельного мозга, полосатого тела и бокового желудочка (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В.

Ю., 2006; Ленченко, Е. М., 2009; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленеvский, Н. В., Зеленеvский, К. Н., 2015).

В среднем масса конечного мозга составляет у быка домашнего 250-300 г, а у свиньи 60-80 г, что составляет 62,0-66,0% от общей массы головного мозга (Прусаков, А. В., 2013).

В процессе эволюции наблюдается увеличение полушарий переднего мозга млекопитающих в ростокаудальном направлении. Увеличение их в латеральном направлении незначительно. Исключением из этого правила являются китообразные. У них наблюдается увеличение головного мозга в латеральном направлении. В результате этого у данной группы животных особенного развития достигли височные доли (Савельев, С. В., 2005).

Структурные элементы в составе полушарий располагаются приблизительно симметрично. Каждое имеет двигательный, слуховой, зрительные и другие центры и является зеркальным отражением друг друга (Ленченко, Е. М., 2009).

Плащ состоит из белого и серого веществ. Серое располагается на поверхности, образуя кору полушария, являющуюся высшем отделом центральной нервной системы (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В. Ю., 2006; Ленченко, Е. М., 2009; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленеvский, Н. В., Зеленеvский, К. Н., 2015).

В составе коры сосредоточены двигательные центры органов тела и мозговые отделы анализаторов. В них происходит анализ и синтез информации, поступающей из внешней и внутренней сред, и вырабатываются соответствующие ответные реакции (Ленченко, Е. М., 2009).

Поверхность коры увеличивается за счет извилин, разделенных бороздами и щелями. Наиболее крупной бороздой является Сильвиева. Она проходит по латеральной поверхности коры. Глубина, форма и протяженность борозд очень изменчивы и зависят от уровня организации животного. Наиболее крупные борозды под-

разделяют кору на пять долей: лобную, височную, теменную, затылочную и обонятельную. Последняя формирует обонятельный мозг (Савельев, С. В., 2005; Ленченко, Е. М., 2009).

Поясная борозда, также, как и Сильвиева, является постоянной. Она достаточно глубокая и берет свое начало в каудальной части полушария, следует ростромедиально и поднимается на дорсальную поверхность головного мозга в составе крестовидной борозды. Ее ростральная часть – генуальная борозда подразделяет поясную извилину на дорсальную и вентральную части, а сама огибает колесо мозолистого тела. Над генуальной располагается, идущая ей параллельно, эктогенуальная борозда (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Курбанова, М. М., 2000; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2003).

У яйцекладущих однопроходных млекопитающих наблюдается разная степень развития коры. Так, у утконоса полушария лиссэнцефальны, то есть не имеют борозд и извилин. Напротив, у ехидны поверхность полушарий несет сильно развитые извилины, разделенные глубокими бороздами. По строению мозг ехидны сходен с мозгом крупных кенгуру и широконосых обезьян, но отличается от мозга насекомоядных и грызунов. У насекомоядных и мелких сумчатых конечный мозг лиссэнцефальный. При этом для хищных сумчатых и сумчатых медведей характерно наличие одиночных извилин. Максимального развития борозды и извилины получили у китообразных. Так, при одинаковой массе тела мозг дельфина имеет в двое больше борозд чем мозг человека. У крупных животных большая часть коры переднего мозга занята моторными и сенсорными полями. При этом размер ассоциативных полей увеличивается пропорционально размерам мозга. Поэтому наличие крупного мозга у китообразных и хоботных не является свидетельством их высокого интеллекта (Савельев, С. В., 2005).

Толщина коры большого мозга колеблется в пределах 1,5-3,5 мм. У насекомоядных, рукокрылых, зайцеобразных и грызунов поверхность полушарий гладкая. У ластоногих, хоботных, хищных и копытных она несет борозды и щели, между которыми образуются извилины, имеющие преимущественно продольное

направление. Наибольшей извилистостью обладает кора приматов. У них на долю извилин приходится 85,0-95,0% площади полушарий (Ленченко, Е. М., 2009).

Формирование борозд и извилин начинается в эмбриональный период и продолжается после рождения. Первоначально закладываются первичные, а затем вторичные и третичные борозды и извилины. На индивидуальном уровне, а также на уровне отрядов, семейств, родов и видов животных наблюдаются весомые различия в рисунке борозд (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999).

В период постнатального онтогенеза происходит неравномерное развитие коры. Так, у белой крысы в первый день жизни масса полушарий составляет 32,4% от общей массы мозга. Далее в процессе жизнедеятельности данный показатель изменяется незначительно и колеблется в пределах 36,0-38,0%. У белых крыс динамика изменений коры мозга имеет общие черты с ее изменениями у человека. Так, толщина коры у крыс, интенсивно увеличивается от 1 до 5-дневного возраста. В период от 1 до 14-дневного возраста толщина коры увеличивается в 2,9 раза. В последующем у 30-40 дневных крыс рост коры незначителен (Рыжавский, Б. Я., Литвинцева, Е. М., Ткач, О. В., Рудман, Ю. Ю., 2014).

У детей в возрасте от одного до трех лет происходит утолщение коры полушарий большого мозга на 75,0-83,0%. Таким образом, у них толщина коры составляет 86,0% от толщины коры взрослого человека (Цехмистренко, Т. А., Васильева, В. А., 2001). У детей в возрасте от четырех до семи лет наблюдается снижение темпа роста коры (Sowell, E. R., Thompson, P. M., Leonard, C. M. et al, 2004). В период с пяти до семи лет толщина коры больших полушарий у детей ежегодно увеличивается на 0,4-1,5 мм. В возрасте 8-11 лет наблюдается уменьшение толщины коры. При этом возраст начала ее сужения зависит от степени развития умственных способностей (Shaw, P., Greenstein, D., Lerch, J. et al., 2006). В период от 13 до 16 лет толщина коры и ее слоев не изменяется (Цехмистренко, Т. А., Черных, Н. А., Шеховцев, Н. А., 2010).

У млекопитающих неокортекс содержит пирамидальные клетки, отсутствующие у других позвоночных животных, и имеет шестислойное строение (Семченко, В. В., 1980; Акулинин, В. А., Сергеев, А. В., Степанов, С. С., Мыщик, А. В., Понкратова, Т. Ю., Хонин, Г. А., 2015; Ерениев, С. И., Семченко, В. В., Степанов, С. С., 2018). Самый наружный – молекулярный слой – содержит редкие клеточные тела. Наружный гранулярный слой представлен небольшими плотно расположенными клеточными телами. Наружный пирамидальный слой (слой наружных пирамид) представлен пирамидальными нейронами. Внутренний гранулярный слой состоит из плотно расположенных пирамидальных и не пирамидальных клеток. Пирамидальный слой представлен клетками округлой формы, посылающими волокна пирамидальным клеткам (Савельев, С. В., 2005; Ленченко, Е. М., 2009). Такие же данные были получены Шубиной, О. С., Тельцовым, Л. П., Комусовой, О. И. (2015) при исследовании неокортекса белых крыс.

Шулунова, А. Н., Михайленко, В. В. (2013) отмечают отсутствие у овец в составе коры поясной извилины внутреннего зернистого слоя. У овец старше четырех лет также наблюдается отсутствие наружного зернистого слоя. По данным Шулуновой, А. Н. (2015) в составе поясной коры головного мозга у данного вида животных можно выделить только четыре слоя – молекулярный, наружный зернистый, малых пирамид и больших пирамид.

Белое вещество лежит под корой и образует ассоциативные (соединяют отдельные участки коры в пределах одного полушария), проекционные (соединяют кору полушарий со стволом головного мозга и со спинным мозгом) и комиссуральные (соединяют участки коры, расположенные в разных полушариях) волокна. Последние формируют мозолистое тело, расположенное между полушариями в глубине продольной щели (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В. Ю., 2006; Ленченко, Е. М., 2009; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2015).

Савельев, С. В. (2005) указывает на отсутствие у однопроходных (яйцекладущих) мозолистого тела. При этом, по его мнению, наличие развитого мозолистого тела является характерной чертой для высших млекопитающих и одним из их принципиальных эволюционных приобретений.

Обонятельный мозг лежит в ростральной части большого мозга и является филогенетически наиболее древней частью переднего мозга. Он состоит из обонятельных луковиц, обонятельных трактов и извилин, обонятельных треугольников, грушевидных долей, аммоновых рогов, свода, а также хвостатых ядер, входящих в состав полосатого тела. Обонятельные луковицы – первичные обонятельные центры. Они имеют вид плоских, загнутых дорсально мозговых отростков, лежащих в обонятельных ямках решетчатой кости. Каждая из них имеет желудочек, связанный с боковым желудочком мозга. Дорсомедиальная часть луковицы построена из серого вещества, а латеральная из белого, формирующего обонятельные тракты. По последним проходят импульсы от обонятельных луковиц к вторичным центрам, расположенным в обонятельных извилинах, обонятельных треугольниках и в грушевидных долях (Шевченко, Б. П., 2003; Зеленецкий, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В. Ю., 2006; Зеленецкий, Н. В., Васильев, А. П., Логинова, Л. К., 2008; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2015; Klaus-Dieter Budras, Robert, E., 2003).

В настоящее время к изучению особенностей строения обонятельной луковицы у человека и животных приковано особое внимание. Данный интерес связан с тем, что они являются основными из структур нейрогенеза в зрелом головном мозге (Лосева, Е. В., Карпун, С. В., 2004; Сосунов, А. А., Челышев, Ю. А., Макханн, Г. и др., 2002; Kukekov, V. G., Laywell, E. D., Suslov, O. et al., 1999; Temple, S., 2001; Cassidy, R., Frisen, J., 2001; Okano, H., 2002; Taupin, P. H., Gage, F. M., 2002).

Курбанова, Г. В., Хайтметова, Н. К. (2014) установили, что обонятельная луковица у козы по сравнению с другими наземными млекопитающими имеет достаточно крупные размеры. Ее вес достигает 0,8 г, длина – 18,0 мм, а ширина 8,0 мм.

Она располагается на базальной поверхности лобных долей переднего мозга и имеет слабо выраженную ножку. Форма обонятельной луковицы прямоугольная, впереди несколько заостренная.

Гиппокамп (морской конек) – высший центр обоняния и вкуса. Представляет собой складку старой коры. Вентрально он переходит в ножку гиппокампа – аммонов рог. Последний серповидно изгибаясь сливается со стенкой грушевидной доли. В основе аммонова рога лежит серое вещество, покрытое тонким слоем белого. Дорсально аммоновы рога соединяются друг с другом тонкой пластиной – комиссурой гиппокампа, лежащей над третьим желудочком (Шевченко, Б. П., 2003; Зеленецкий, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В. Ю., 2006; Зеленецкий, Н. В., Васильев, А. П., Логинова, Л. К., 2008; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2015; Klaus-Dieter Budras, Robert, E., 2003).

Гиппокамп является отделом головного мозга, одна из основных функций которого у животных связана с пространственным поведением. Интенсивный рост данного отдела можно наблюдать в позднем постнатальном онтогенезе. Данный период совпадает с увеличением индивидуального ареала обитания животных (Яскин, В. А., 2011, 2013).

Полосатые тела лежат дорсально от обонятельных треугольников. На продольных разрезах они имеют вид чередующихся полос белого и серого веществ. Полосатые тела содержат хвостатое, чечевицеобразное и миндалевидное ядра (Чумаков, В. Ю., 2006; Зеленецкий, Н. В., Васильев, А. П., Логинова, Л. К., 2008; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2015).

Исходя из вышесказанного, большой мозг млекопитающих по аналогии с птицами состоит из среднего, промежуточного и конечного мозга. Средний мозг млекопитающих, в отличие от птиц, включает в себя четверохолмие, а не двуххолмие. Его наличие у млекопитающих связано с сильным развитием слуховых бугров, отсутствующих у птиц. В состав промежуточного мозга млекопитающих входят те

же отделы, что и у птиц. Конечный мозг состоит из полушарий, соединенных мозолистым телом, отсутствующим у птиц, а также передней и задней спайками и спайкой свода. Каждое полушарие состоит из плаща, обонятельного мозга, полосатого тела и бокового желудочка. При этом структуры обонятельного мозга и боковые желудочки у млекопитающих получают большее развитие чем у птиц. Плащ, покрывающий полушария большого мозга, в связи с развитием неокортекса, приобретает складчатость. У разных видов животных борозды на его поверхности имеют разную степень развития. Литературные источники по данной проблеме содержат обобщенные сведения и бедны данными о топографии борозд и извилин неокортекса у различных биологических видов животных. В связи с этим возникает необходимость уточнения наличия и топографии борозд на поверхности плаща у различных животных в пределах биологических отрядов, подотрядов и семейств. Эти данные необходимы для понимания изменений неокортекса и головного мозга в целом в процессе эволюции видов.

1.3.3 Артериальное русло головного мозга млекопитающих

1.3.3.1 Основные источники кровоснабжения головного мозга млекопитающих

Большое число исследователей, занимающихся напрямую или косвенно проблемой мозгового кровообращения, сходится во мнении, что головной мозг у млекопитающих и человека получает кровь из двух относительно самостоятельных источников. Первым источником являются внутренние сонные артерии, образующие каротидный бассейн. Вторым источником представлен ветвями позвоночных артерий, образующий вертебробазилярный бассейн (Речкалов, А. А., 2006; Елубаева, А. М., Курманбаева, М. Ж., Тулекукенова, Г. К., 2011; Иванов, Д. В., Доль, А. В., Павлова, О. Е., Аристамбекова, А. В., 2013; Puchades-Orts, A., Nombella-Gomez, M., Ortuno-Pacheco, G., 1981; Hillen, B., 1991; Ocal, M.K., Ozer M.K., 1992; Majewska-Michalska,

Е., 1998; Ashwini, C. A., Shubha, R. and Jayanthi, K. S., 2008; Aydin, A., 2008, Aydin, A., Ozkan, Z. E., Yulmaz, S., Ilgun, R., 2009).

У различных видов животных оба источника получают неодинаковое развитие. Так, на долю внутренней сонной артерии у рукокрылых приходится около 4,0%, у некоторых грызунов – до 45,0%, у насекомоядных до 50,0% от общего объема крови, направляющегося в головной мозг. У более высокоорганизованных животных таких как зайцеобразные эта доля составляет 55,0-57,0%, а у хищных около 60,0-70,0% (Алиев, Н. И., Шадлинский, В. Б., Наджафов, Дж. А., 2008).

У примитивных млекопитающих таких как обыкновенная белка, морская свинка, нутрия и дикобраз (Алиев, Н. И., Шадлинский, В. Б., Наджафов, Дж. А., 2008), красная белка (Aydin, A., 2008), европейский суслик (Aydin, A., Ozkan, Z. E., Yulmaz, S., Ilgun, R., 2009) и шиншилла (Depedrini, J. S., Campos, R., 2003; Kuchinka J., 2015), позвоночная артерия является единственным источником кровоснабжения головного мозга.

Дмитриева, В. Г. (2009, 2011), исследуя общую сонную артерию и ее ветви у нутрии, не упоминает о наличии внутренней сонной артерии.

У дикого европейского кролика (Brudnicki, W., 2000), зайца-русака (Brudnicki, W., Kirkilo-Stacewicz, K., Skoczylas, B., Nowicki, W., Jablonski, R., Brudnicki, A. & Wach, J., 2015) в кровоснабжении головного мозга принимают участие оба источника. При этом общий ствол базилярной артерии имеет большую емкость чем у обеих внутренних сонных артерий.

У морской свинки и собаки вертебробазиллярный бассейн снабжает кровью 2/3 головного мозга (Majewska-Michalska, E., 1998). По данным Ocal, M. K., Ozer, M. K. (1992) у морской свинки большую часть крови к головному мозгу доставляют позвоночные и внутренние офтальмические артерии, при этом внутренние сонные артерии получают очень слабое развитие.

У монгольской песчанки в кровоснабжении мозга принимают участие оба источника. При этом, каротидная система снабжает кровью преимущественно передний и промежуточный мозг, а вертебробазилярная – средний и задний мозг (Klachinka, J., Nowak, E., Szczurkowski, A., Kuder, T., 2008).

Маркелова, М. В. (2008) установила, что у человека между обеими системами существует филогенетическая связь, направленная на сохранение адекватного мозгового кровотока. Так, снижение диаметра позвоночных артерий всегда сопровождается увеличением диаметра сонных.

Внутренняя сонная артерия у плацентарных по происхождению отличается от аналогичной артерии пресмыкающихся и птиц. На это указывает тот факт, что она не является древним источником кровоснабжения головного мозга, как считалось раньше, а формируется на более позднем этапе развития (Алиев, Н. И., Шадлинский, В. Б., Наджафов, Дж. А., 2008).

На ее протяжении можно выделить шейную, каменистую, пещеристую и мозговую части. Две последние принимают участие в кровоснабжении головного мозга. Пещеристая часть проходит в составе сонной борозды по боковой поверхности клиновидной кости через пещеристый синус твердой оболочки (Пажинский, Л. В., Гайворонский, И. В., Гайворонский, А. И., Боля, К. В., 2007; Козлов, В. И., 2013). У собаки встречаются пещеристые синусы двух типов – с замкнутой и незамкнутой формами. При замкнутой форме пещеристый синус получает наибольшее развитие (Чалый, В. А., 2008). В составе синуса пещеристая часть внутренней сонной артерии делает два поворота после, чего прободает твердую оболочку позади канала зрительного нерва и переходит в мозговую часть (Пажинский, Л. В., Гайворонский, И. В., Гайворонский, А. И., Боля, К. В., 2007; Козлов, В. И., 2013).

Скоростные показатели кровотока во внутренних сонных артериях правой и левой сторон достоверно не отличаются (Прыгова, Ю. А., Савельева, Л. А., Богомякова, О. В., Тулупов, А. А., 2012).

Линейная скорость кровотока в них прогрессивно снижается от периода раннего детства к старческому. Объемная скорость кровотока снижается от юношеского периода к пожилому у мужчин и старческому у женщин (Железкова, А. А., Скоробогатов, Ю. Ю., Филатова, О. В., 2010).

Позвоночная артерия является ветвью подключичной артерии. Она состоит из четырех частей: предпозвоночной (до вступления в поперечный канал), позвоночной (в составе поперечного канала), атлантной (проходит в поперечном отростке и по дорсальной дуге атланта) и внутричерепной (располагается в пределах задней черепной ямки). В кровоснабжении головного мозга принимают участие две последние части (Пажинский, Л. В., Гайворонский, И. В., Гайворонский, А. И., Боля, К. В., 2007).

Шевченко, Б. П. (2008) в составе позвоночной артерии у быка домашнего выделяет три морфофункциональных сегмента: вертебральный (располагается в составе поперечного канала); внутрипозвоночный (проходит в составе твердой оболочки спинного мозга); внутричерепной (проходит в твердой оболочке базилярной поверхности продолговатого мозга, между венами затылочного и базилярного синусов).

В 85,0% случаев у человека позвоночная артерия погружается в поперечный канал на уровне шестого шейного позвонка. В 19,0% случаев это происходит на уровне пятого, а в 6,0% на уровне третьего-четвертого шейных позвонков. При отсутствии одной из позвоночных артерий, вторая компенсаторно расширяется и выполняет функцию двух. В норме диаметр просвета левой позвоночной артерии несколько меньше чем правой (Куртусунов, Б. Т., Асфандияров, Р. И., Валяева, Л. Я., Азарян, С. А., 2009).

Вертебральный участок позвоночной артерии – сложная конструкция, которая формируется под влиянием тесных взаимоотношений с костно-хрящевыми компонентами, а также спинномозговыми нервами и позвоночной веной. При этом наружный диаметр данного участка сосуда имеет тенденцию к постепенному

уменьшению в краниальном направлении (Лабзин, В. И., Шакало, Ю. А., Марущенко, Г. Н., 2013).

Предпозвоночная часть у человека по ходу образует штопорообразные завитки, а позвоночная часть в составе поперечного канала имеет различную извилистость и образует от одного до пяти изгибов (Куртусунов, Б. Т., 2010). За счет такого строения происходит гашение гидродинамического удара в бассейне позвоночных артерий (Асфандияров, Р. И., Куртусунов, Б. Т., 2009; Куртусунов, Б. Т., Асфандияров, Р. И., Валяева, Л. Я., Азарян, С. А., 2009; Ebraheim, N., Ahmad, M., Neck, V., 1998).

У человека участок позвоночной артерии от поперечного отростка второго шейного позвонка до отверстия атланта делает ряд изгибов (Лабзин, В. И., Шакало, Ю. А., Марущенко, Г. Н., 2013).

У быка домашнего в области затылочного отверстия позвоночная артерия анастомозирует с мышцелковой. В итоге этого слияния образуется крупнопетлистая сеть. Ее сосуды имеют извилистый ход и образуют ячейки разного размера. Данная сеть рострально анастомозирует с эпидуральной сетью (Шевченко, Б. П. 2008).

Атлантную часть позвоночной артерии окружает атланта-окципитальный венозный синус. Предположительно данное образование функционально сравнимо с пещеристым синусом, в составе которого проходит внутренняя сонная артерия (Верещагин, Н. В., 1980). На наличие данного синуса указывают и зарубежные авторы (Arnautovic, K. I., Al-Mefty, O., Pait, T. G., Krisht, A. F., Husain, M. M., 1997; Abd El-Bary, T. H., Dujaovny, M., Ausman, J. A., 2010).

Андреева, И. В., Виноградов, А. А., Фоминых, Т. А., Машихина, Л. А. (2016) установили, что диаметр и длина атланта-окципитального синуса напрямую зависят от длины атлантной части позвоночной артерии и, особенно, от числа и степени выраженности ее изгибов. При наибольшей длине и наибольшем количестве изгибов позвоночной артерии они наблюдали наименьшие размеры атланта-окципитального синуса.

С возрастом можно наблюдать постепенное увеличение наружного диаметра внутричерепной части позвоночной артерии. В основном это происходит за счет утолщения ее стенки (Фомкина, О. А., 2011).

Подвергнув анализу вышеизложенные литературные данные, можно прийти к выводу что головной мозг у млекопитающих получает кровь из двух относительно самостоятельных источников. Первым источником являются внутренние сонные артерии, образующие каротидный бассейн. Вторым источником представлен ветвями позвоночных артерий, образующий вертебробазилярный бассейн. При этом у различных видов животных оба источника получают неодинаковое развитие. Литературные сведения о степени участия в кровоснабжении головного мозга животных каротидного и вертебробазилярного бассейнов скудны и подчас носят противоречивый характер. В связи с этим данная проблема требует дальнейшего изучения, полученные в результате, которого данные помогут пролить свет не только на эволюцию кровеносной системы, но и на эволюцию головного мозга.

1.3.3.2 Особенности образования источников кровоснабжения головного мозга парнокопытных

Внутренняя сонная артерия у жвачных функционирует только у молодняка. С возрастом наблюдается ее редукция из-за сужения разорванного отверстия (Шевченко, Б. П., 2008). Вместо нее в кровоснабжении головного мозга у взрослых особей принимает участие ветви, отходящие от верхнечелюстной артерии, образующие чудесную артериальную сеть (Мануйлов, Э. А., 2001; Яблоньски, Р., 2011). Их можно разделить на ростральные и каудальные. Ростральные ветви в количестве пяти берут начало от наружной глазничной артерии и проникают в полость черепа через круглоглазничное отверстие. В диафрагме турецкого седла они образуют трехмерную структуру, формирующую ростральную часть эпидуральной чудесной сети. Каудальные ветви также отходят от верхнечелюстной артерии. Они прони-

кают в полость черепа через овальное отверстие и в области диафрагмы седла делятся дихотомически. Образованная ими структура соответствует каудальной части эпидуральной сети. Две-три ветви, отходящие от ростральной части эпидурального чудесного сплетения, формируют вокруг зрительного перекреста разреженную сеть. Последняя дает начало внутренней глазничной артерии (Шевченко, Б. П., 2008; Малофеев, Ю. М., Бассауэр, Г. М., 2012).

Однако редукция внутренней сонной артерии у парнокопытных часто является неполной. Так, у маралов и козы зааненской породы она имеет вид тонкого сосуда, участвующего в образовании чудесной артериальной сети (Малофеев, Ю. М., Бассауэр, Г. М., 2012; Выдрин, М. И., Зеленецкий, Н. В., 2012). На ее долю в образовании сети во время плодного периода у быка домашнего приходится 23,0%, а у маралов 41,0%. В постнатальный период ее участие в образовании чудесных артериальных сетей у данных животных снижается до 9,2% и 1,4% соответственно (Мануйлов, Э. А., 2001).

Благодаря сплетению артериальных и венозных сосудов на базальной поверхности головного мозга образуется уникальный биологический теплообменник, поддерживающий постоянство температуры головного мозга. Последнее обстоятельство обуславливает отсутствие возникновения у жвачных солнечного удара (Шевченко, Б. П., 2008).

У быка домашнего, маралов и верблюдов эпидуральная чудесная сеть основания головного мозга дает начало мозговым сонным артериям. Последние по аналогии с внутренними сонными артериями образуют на базальной поверхности мозга вместе с базилярной артерией Виллизиев круг. При этом степень развития мозговых сонных артерий превосходит развитие базилярной (Шевченко, Б. П., 2008; Мануйлов, Э. А., 2011; Малофеев, Ю. М., Бассауэр, Г. М., 2012; Kiełtyka-Kurc, A., Frąckowiak, H., Zdun, M., Nabzdyk, M., Kowalczyk, K., Tołkacz, M., 2014).

Аналогичное устройство артериального кровоснабжения головного мозга можно наблюдать у домашней козы (Brudnicki, W., 2000), яка (Ding, Y., Shao, B., Wang, J., 2007), у овцы и свиньи (Ashwini, C. A., Shubha, R. and Jayanthi, K. S., 2008).

Подвергнув анализу вышесказанное, можно прийти к выводу что внутренняя сонная артерия у большинства жвачных функционирует только у молодняка. С возрастом наблюдается ее редукция из-за сужения разорванного отверстия. Вместо нее в кровоснабжении головного мозга у взрослых особей принимает участие ветви, отходящие от верхнечелюстной артерии. Источники кровоснабжения головного мозга на его базальной поверхности участвуют в образовании чудесной артериальной сети, расположенной в составе твердой оболочки в области диафрагмы турецкого седла. Данная сеть у парнокопытных дает начало мозговым сонным артериям. Последние по аналогии с внутренними сонными артериями образуют на базальной поверхности мозга вместе с базилярной артерией Виллизиев круг. Однако литературные источники содержат противоречивые данные, касающиеся степени развития чудесных артериальных сетей основания головного мозга у представителей отряда парнокопытных как в пределах подотрядов, так и в пределах родов, семейств и отдельных биологических видов. С нашей точки зрения данная проблема требует дальнейшего изучения.

1.3.3.3 Система артериального анастомоза основания головного мозга (Виллизиев круг)

Каротидный и вертебробазилярный бассейны кровоснабжения головного мозга на его базальной поверхности образуют артериальный анастомоз основания головного мозга – Виллизиев круг (Popescu, P., Rajtova, V., Horak, J., 1990; Ocal, M. K., Erden, H., Ogut, I., Kara, M. E., 1999; Hartkamp, M. J., van der Grond, J., van Everdingen, K. J. et al., 1999; Brudnicki, W., 2000; Kurtul, I., Dursun, N., Ozgel, O., 2002; Hoksbergen, A., Legemate, D., Casati, G. et al., 2003; Depedrini, J. S., Campos, R., 2003; Kurtul, I., Aslan, K., Ozcan, S., Aksoy, G., 2003; Kapoor, K., Kak, V. K., Singh, B., 2003; Chuang, Y. M., Liu, C. Y., Pan, P. J., Lin, C. P., 2007; Bugnicourt, J. M., Picard, C., Peltier, J., Godefray, O., 2009).

Первое упоминание о *circulus arteriosus cerebri* – «Виллизиевом круге» – появилось в труде английского ученого Томаса Уиллиса (латинизир. – Виллизий) – «*Cerebri anatome*» в 1664 году (Киселев, В. В., Кутя, С. А., 2015).

За счет образования замкнутой системы благодаря наличию данной структуры и развитию коллатералей между обоими бассейнами недостаток кровоснабжения в одной из магистралей компенсируется другими (Прыгова, Ю. А., Савельева, Л. А., Богомякова, О. В., Тулупов, А. А., 2012; Ashwini, C. A., Shubha, R. and Jayanthi, K. S., 2008). В физиологических условиях, за счет одинакового давления в системе Виллизиева круга, кровь из внутренней сонной артерии одной стороны не поступает в полушарие противоположной. Нарушение кровотока в одном из источников компенсируется за счет коллатерального кровотока (Елубаева, А. М., Курманбаева, М. Ж., Тулекукенова, Г. К., 2011).

В норме не наблюдается статистически значимых отличий кровотока по сосудам левой и правой сторон, что указывает на важность симметричного кровоснабжения, необходимого для нормального метаболизма и функционирования головного мозга (Борисенко, М. В., Станкевич, Ю. А., Шрайбман, Л. А., Богомякова, О. Б., Тулупов, А. А., 2013).

Наиболее ярко компенсаторная способность Виллизиева круга описана в работе Елубаевой, А. М., Курманбаевой, М. Ж., Тулекукеновой, Г. К. (2011), которые наблюдали врожденное отсутствие внутренней сонной артерии у ребенка при сохранении жизнеспособности.

При окклюзии одной из сонных артерий ток крови наблюдается как в правой, так и в левой средних мозговых артериях, что объясняется перераспределением ее потока через сосуды Виллизиева круга, возникающее в качестве компенсаторной реакции (Борисенко, М. В., Станкевич, Ю. А., Шрайбман, Л. А., Богомякова, О. Б., Тулупов, А. А., 2013; Li, L., Ke, Z., Tong, K. Y., Ying, M., 2010). При отсутствии в составе Виллизиева круга одного из элементов гемодинамические характеристики кровотока в нем могут существенно изменяться. Однако его замкнутость является не обязательной в условиях нормы (Moore, S., David, T., 2008).

У человека в 60,0% случаев встречается классический вариант замыкания переднего полукольца Виллизиева круга. Классический вариант замыкания заднего полукольца с наличием обеих задних соединительных артерий встречается чаще, но имеет половой диморфизм. Так, у мужчин он встречается в 87,6% случаев, а у женщин в – 80,7%. При этом ветви переднего полукольца имеют меньшую изменчивость, чем заднего (Гладилин, Ю. А., 2004).

Наиболее ярко половой диморфизм массы мозга наблюдается при типичном строении Виллизиева круга. В этом случае головной мозг мужчин на 118,82 г тяжелее женского. Также, люди с типичным строением Виллизиева круга обладают большей длиной тела (Гладилин, Ю. А., 2004).

У макаки-резус, собаки и кролика Виллизиев круг аналогичен по строению с человеком. Однако ростральные мозговые артерии у них сливаются, образуя единый сосуд (Karoo, K., Kak, V. K., Singh, B., 2003). Форма Виллизиева круга у козы домашней приближается к восьмерке (Brudnicki, W., 2000).

У верблюда и ламы можно наблюдать удвоение и даже утроение сосудов, отходящих от Виллизиева круга. Такие изменения могут быть несимметричными и обуславливать асимметрию в кровоснабжении органа (Kiełtyka-Kurc, A., Frąckowiak, H., Zdun, M., Nabzdyk, M., Kowalczyk, K., Tołkacz, M., 2014).

У каирской мыши имеется три морфологические формы строения Виллизиева круга: 1 – полная незамкнутость круга с передней и задней сторон; 2 – частичная незамкнутость в области аборальной петли; 3 – полная замкнутость круга. Это противоречит привычному типу строения данного анастомоза, свойственному для грызунов и, в особенности, лабораторной мыши. Поэтому данная особенность строения Виллизиева круга специфична именно для каирской мыши (Szczyrkowski, A., Kuchinka, J., Nowak, E., Kuder, T., 2007).

Ростральная петля Виллизиева круга у красной белки отдает последовательно парные средние мозговые, передние мозговые артерии и артерии полосатого тела (Aydin, A., 2008). У суслика европейского она дает начало парным сред-

ним и передним мозговым артериям, артериям мозговых оболочек и передним решетчатым артериям (Aydin, A., Ozkan, Z. E., Yulmaz, S., Igun, R., 2009). У дикого европейского суслика она отдает ростральную артерию сосудистого сплетения, внутреннюю глазничную и среднюю мозговую артерии (Brudnicki, W., 2000). У верблюдов и лам от ростральной петли Виллизиева круга берут начало средние мозговые артерии, ростральные артерии сосудистых сплетений и ростральные мозговые артерии, а также ветви, образующие артериальное сплетение в области зрительного перекреста. Последнее анастомозирует с сосудистой сетью основания мозга (Kiełtyka-Kurs, A., Frąckowiak, H., Zdun, M., Nabzdyk, M., Kowalczyk, K., Tołkacz, M., 2014). У собаки ростральная петля Виллизиева круга последовательно отдает парные среднюю мозговую, ростральную мозговую, внутреннюю глазничную и ростральную решетчатую артерии (Kurtul, I., Dursun, N., Ozgel, O., 2002).

Самой крупной из ветвей ростральной петли Виллизиева круга является средняя мозговая артерия, питающая кору и белое вещество большей части полушария большого мозга (Николенко, В. Н., Фомкина, О. А., Кириллова, И. В., Иванов, Д. В., 2009; Mohr, J., Grotta, J., Wolf, Ph., Moskowitz, M., Mayberg, M., Kummer, R. V., 2011). У человека она является непосредственным продолжением внутренней сонной артерии. Наилучшим типом ветвления для нее с математической точки зрения является рассыпной (Низамов, Ф. Х., 2016). Объемный кровоток и скорость кровотока в правой средней мозговой артерии несколько выше чем в левой (Борисенко, М. В., Станкевич, Ю. А., Шрайбман, Л. А., Богомякова, О. Б., Тулупов, А. А., 2013). У здоровых людей скорость кровотока по средним мозговым артериям с возрастом снижается (Щуров, В.А., 2016).

В составе средней мозговой артерии можно выделить четыре сегмента: 1 – клиновидный (от начала основного ствола до первого бифуркационного деления, лежит каудальнее клиновидного гребня в клиновидной части цистерны латеральной ямки большого мозга); 2 – островковый (лежит в промежутке между первым и последующими делениями, его ветви проходят над порогом островка и заканчива-

ются в циркулярной борозде); 3 – оперкулярный (начинается от уровня циркулярной борозды и заканчивается на поверхности латеральной борозды, его ветви тесно прилежат друг к другу и проходят над поверхностью лобной, теменной и височной покрышек); 4 – корковый (берт начало от поверхности латеральной борозды и распределяется своими ветвями над полушарием большого мозга) (Крылов, В. В., Природов, А. В., Добровольский, Г. Ф., 2005; Lang, J., 1995).

У дикого европейского кролика средняя мозговая артерия в большинстве случаев отдает соответствующим отделам полушарий три фронтальные, три теменные и две височные ветви (Brudnicki, W., 2000). У шиншиллы ростральная мозговая артерия отдает артерию обонятельной луковицы, ростральную медиальную межполушарную и переднюю решетчатую артерии (Depedrini, J. S., Campos, R., 2003). У быка домашнего ростральная решетчатая артерия является ветвью ростральной артерии мозга (Kurtul, I., Aslan, K., Ozcan, S., Aksoy, G., 2003). Ростральная и средняя артерии мозга, отходящие от передней части Виллизиева круга у яка, являются основными источниками кровоснабжения большого мозга (Ding, Y., Shao, B., Wang, J., 2007).

От аборальной петли Виллизиева круга у красной белки отходят парные передняя и задняя артерии сосудистых сплетений, а также задняя мозговая артерия. При этом в связи с отсутствием внутренней сонной артерии у данного вида животных границей между ростральной и аборальной петлями Виллизиева круга служит место отхождения внутренней глазничной артерии (Aydin, A., 2008). У суслика европейского от аборальной петли общим стволом отходит каудальная мозговая артерия и каудальная артерия сосудистого сплетения. Краниальная артерия сосудистого сплетения отходит рядом со средней мозговой артерией. Последняя разграничивает Виллизиев круг на ростральную и аборальную петли (Aydin, A., Ozkan, Z. E., Yulmaz, S., Ilgun, R., 2009). У быка домашнего аборальная петля отдает каудальную мозговую артерию, а также ростральную артерию мозжечка (Kurtul, I., Aslan, K., Ozcan, S., Aksoy, G., 2003).

По данным Kurtul, I., Dursun, N., Ozgel, O. (2002) двумя наиболее крупными ветвями аборальной петли Виллизиева круга у собаки являются каудальная мозговая и ростральная мозжечковая артерии.

У собаки, кролика, козы и овцы задняя мозговая артерия отдает ростральную мозжечковую артерию (Karoor, K., Kak, V. K., Singh, B., 2003). Напротив, Kurtul, I., Dursun, N., Ozgel, O. (2002) указывают на то, что ростральная артерия мозжечка у собаки является самостоятельной ветвью каудальной соединительной артерии.

Исходя из источников литературы, каротидный и вертебробазилярный бассейны на базальной поверхности головного мозга образуют артериальный анастомоз основания головного мозга – Виллизиев круг. За счет образования замкнутой системы, благодаря наличию данной структуры и развитию коллатералей между обоими бассейнами, недостаток кровотока в одной из магистралей компенсируется другими. Литературные данные о синтопии и месте отхождения основных артериальных сосудов, берущих начало от системы артериального анастомоза основания головного мозга животных, крайне противоречивы. В связи с этим возникает необходимость изучения топографических особенностей данных сосудистых магистралей, питающих определенные отделы головного мозга, а также определения их возможной изменчивости при сохранении адекватного мозгового кровотока.

1.3.3.4 Система базилярной артерии

Базилярная (основная) артерия мозга образуется путем слияния ветвей позвоночных артерий (Селянский, В. М., 1980, 1986; Западнюк, И. П., 1983; Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984; Привес, Н. Г., Лысенков, Л. К., 1985; Рамер, А., Парсонс, Т., 1992; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999; Зеленецкий, Н. В., Соколов, В. И., 2001; Шевченко, Б. П., 2003; Зеленецкий, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В. Ю., 2006; Антипова, Л. В., Слободяник, В. С., Сулейманов,

С. М., 2007; Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., Панов, В. П., Семак, А. Э., 2008; Зеленецкий, Н. В., Васильев, А. П., Логинова, Л. К., 2008; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2015; Dyce, K. M., Sack, W. O., Wensing, C. J. C., 1987; Klaus-Dieter Budras, Robert, E., 2003).

У человека данные ветви посылают аборально передние спинномозговые артерии. В результате на вентральной поверхности продолговатого мозга образуется бульбарное артериальное кольцо ромбовидной формы – «круг Захарченко». Последнее обеспечивает кровоснабжение продолговатого мозга (Кутя, С. А., Киселев, В. В., Пикалюк, В. С., Мороз, Г. А., Кривенцов, М. А., 2016).

В строении базилярной артерии прослеживается половой диморфизм. Так, толщина ее стенки на 13,3% и общая прочность на 31,5% у мужчин больше чем у женщин (Фомкина, О. А., Николенко, В. Н., 2009).

У жвачных животных ее начальный участок имеет меньший диаметр чем конечная часть, вливающаяся в Виллизиев круг. У свиньи данная артерия имеет примерно одинаковый калибр по всей длине (Ashwini, C. A., Shubha, R. and Jayanthi, K. S., 2008).

У всех млекопитающих базилярная артерия отдает артериальные ветви мозговому мосту и продолговатому мозгу. Помимо последних у красной белки (Aydin, A., 2008), шиншиллы (Depedrini, J. S., Campos, R., 2003) и дикого европейского кролика (Brudnicki, W., 2000) она отдает ростральную и каудальную артерии мозжечка. У яка базилярная артерия отдает артерии продолговатого мозга и мозгового моста, а также артерии мозжечка и каудальные мозговые артерии (Ding, Y., Shao, B., Wang, J., 2007). Отхождение каудальных мозговых артерий от базилярной также характерно для овцы, козы и свиньи (Ashwini, C. A., Shubha, R. and Jayanthi, K. S., 2008). У суслика европейского каудальные мозжечковые артерии берут свое начало от ветвей позвоночных артерий до их слияния в базилярную артерию. От базилярной артерии у данного вида животных берут начало средняя и ростральная артерии мозжечка (Aydin, A., Ozkan, Z. E., Yilmaz, S., Ilgun, R., 2009). У лошади от базилярной артерии берут начало каудальные мозжечковые артерии (Sara O. S. Moraes,

Carlos A. dos Santos-Sousa, Marcelo S. Gomes, Paulo O. Scherer, Marcelo Abidu-Figueiredo, 2014). Такое же отхождение каудальных артерий мозжечка наблюдается и у коровы (Kurtul, I., Aslan, K., Ozcan, S., Aksoy, G., 2003).

У кобыл базилярная артерия имеет большую длину чем у жеребцов (Sara O. S. Moraes, Carlos A. dos Santos-Sousa, Marcelo S. Gomes, Paulo O. Scherer, Marcelo Abidu-Figueiredo, 2014). У котов она несколько длиннее чем у кошек (Gomes, M. S., Hernandez, J. M. F., Alonso, L. S., Abidu-Figueiredo, M., 2012).

Проанализировав вышеизложенное, можно прийти к выводу, что базилярная (основная) артерия мозга у млекопитающих образуется путем слияния ветвей позвоночных артерий. У всех видов млекопитающих данная артерия отдает артериальные ветви мозговому мосту и продолговатому мозгу. Однако вышеперечисленные литературные данные крайне противоречивы в отношении места отхождения от базилярной артерии артерий мозжечка, а также в отношении их числа и степени развития. Известно, что развитие органа напрямую зависит от его кровоснабжения. Поэтому при оценке степени развития мозжечка и ромбовидного мозга в целом необходимы данные, касающиеся степени развития его основных артериальных магистралей. Эти вопросы требуют детального изучения.

1.4 Гистоструктура источников кровоснабжения головного мозга и сосудов его артериального русла

В строении стенки кровеносных сосудов у птиц, в отличие от более низко организованных животных, по аналогии с млекопитающими можно выделить три четко обособленные оболочки – интиму, медию и адвентицию. У птиц и млекопитающих по степени развития медию артерии подразделяются на мышечного, эластического и смешанного типов (Фоменко, Л. В., Хонин, Г. А., 2016).

Основными источниками кровоснабжения головного мозга у птиц и большинства млекопитающих являются парные позвоночные и внутренние сонные ар-

терии. У быка домашнего и большинства жвачных в процессе постнатального онтогенеза происходит редукция внутренней сонной артерии, а ее функцию на себя берут ветви, отходящие от верхнечелюстной артерии.

Внутренние сонные, позвоночные и верхнечелюстные артерии по типу строения своей стенки относятся к артериям смешанного типа (Козлов, Н. А., Яглов, В. В., 2007).

Внутренняя оболочка артерий смешанного (мышечно-эластического) типа – интима – состоит из эндотелия, лежащего на базальной мембране, подэндотелиального соединительнотканного слоя и внутренней эластической мембраны. Последняя лежит на границе со средней оболочкой и характеризуется четкой выраженностью (Данилов, Р. К., 2006; Ленченко, Е. М., 2009). Подэндотелиальный слой толстый. Наибольшей толщины он достигает в местах ветвления сосудов (Васильев, Ю. Г., Трошин, Е. И., Яглов, В. В., 2013).

Средняя оболочка – медиа – состоит из примерно равного количества гладких мышечных клеток и спирально ориентированных эластических мембран, между которыми располагается небольшое количество коллагеновых волокон (Фоменко, Л. В., Хонин, Г. А., 2014). В составе наружной оболочки – адвентиции – можно выделить два слоя. Первый – внутренний – содержит отдельные пучки гладкомышечных клеток. Второй – наружный – состоит из соединительнотканых клеток, а также продольно и косо ориентированных пучков коллагеновых и эластических волокон. Благодаря такому строению артерии смешанного типа могут сильно сокращаться, участвуя тем самым в регуляции кровотока. Помимо этого, они обладают высокими эластическими свойствами (Данилов, Р. К., 2006; Ленченко, Е. М., 2009).

Вследствие отсутствия кровяного давления и сокращения сосуда во время смерти внутренняя оболочка артерий на тканевых срезах обычно имеет волнообразный вид (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

Внутренняя эластическая мембрана в составе артерий смешанного типа толще, прочнее и отчетливее выражена, чем остальные эластические элементы

(Ленченко, Е. М., 2009). Практически во всех артериальных сосудах она имеет фенестры, обеспечивающие диффузию веществ, питающих клетки в глубине сосудистой стенки (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

Существует зависимость толщины стенки сонной артерии от длины и формы шеи. Так, у лиц с длинной и узкой шеей наблюдается наименьшая толщина всех ее трех оболочек. При этом соотношение количества гладких миоцитов к эластическим волокнам у них наибольшее. Сонные артерии у лиц с короткой и широкой формой шеи обладают наибольшей толщиной всех слоев стенки. Однако их средняя оболочка характеризуется наименьшим соотношением гладкомышечных клеток к эластическим волокнам. У лиц обладающих промежуточной формой шеи данные показатели имеют промежуточное значение (Шестакова, Л. А., Кан, И. В., Самотесов, П. А., Левенец, А. А., Жуков, Е. Л., Русских, А. Н., Шабоха, А. Д., Шнякин, П. Г., Залевский, А. А., Шеховцова, Ю. А. 2013; Кан, И. В., Левенец, А. А., Самотесов, П. А., 2014).

Внутренняя сонная артерия собаки характеризуется большей толщиной адвентициальной оболочки чем у общей и наружной сонных артериях. Интима каротидных артерий представлена слоем эндотелиальных клеток и внутренней эластичной мембраной. Средняя оболочка относительно однородна. Ее гладкомышечные клетки, соединительные волокна и мембраны имеют поперечное, продольное и косое направления (Orsi, M. A., Domeniconi, F. R., Artoni, B. S. M. & G. Filho, J., 2006).

Работы зарубежных ученых указывают на то, что возрастные изменения толщины стенок сонных артерий обусловлены генетически (Duggirala, R., Villalpando, C. G., O'Leary, D. H., Stern, M. P., Blangero, J., 1996; Zannad F., Visvikis S., Gueguen R., Sass C., Chapet O., Herbeth B. et al., 1998). С возрастом объем эластических волокон в составе стенки артериальных сосудов уменьшается, а коллагеновых и ретикулярных элементов увеличивается, что приводит к снижению ее эластических свойств (Ефимов, А. А., 2011).

Артериальная сеть головного мозга представлены сосудами системы Виллизиева круга. По строению они относятся к артериям мышечного типа. Сосуды мягкой оболочки головного мозга отделены от нервных клеток и волокон физическим барьером, образованным тонким слоем отростков нейроглиальных клеток. Этот барьер отделяет центральную нервную систему от крови (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

Артерии мышечного типа (так называемые органические артерии) могут быть крупного, среднего и малого диаметров. За счет своего строения они способны выполнять не только транспортную, но и распределительную функцию, регулируя потоки крови. За счет преобладания в составе меди гладкой мышечной ткани, они способны поддерживать нагнетание крови, что важно для органов, расположенных на отдалении от сердца (Данилов, Р. К., 2006; Веремеева, С. А., Сидорова, К. А., 2017).

Часто сосуды мышечного типа называют резистивными, так как они способны создавать сопротивление движущемуся потоку крови (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

В составе интимы артерий мышечного типа можно различить эндотелиальный и подэндотелиальный слои, а также внутреннюю эластическую мембрану. Подэндотелиальный слой представлен рыхлой соединительной тканью и состоит из продольно ориентированных коллагеновых и эластических волокон, а также малодифференцированных клеток, имеющих звездчатую форму (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004). В мелких артериях подэндотелиальный слой и внутренняя эластическая мембрана развиты слабо. Поэтому последняя на срезах мелких артерий практически не видна. На срезе крупных сосудов она имеет четко выраженную форму и представлена в виде извитой блестящей окончатой эластической мембраны (Ленченко, Е. М., 2009).

В средней оболочке сосудов мышечного типа гладкие миоциты располагаются по полой спирали. Направление последней в одноименных артериях правой и левой сторон туловища и конечностей проходит симметрично (Ленченко, Е. М.,

2009). В комплексе с радиально и дугообразно расположенными эластическими волокнами миоциты средней оболочки создают единый пружинящий каркас. Последний препятствует спаданию артерий, тем самым обеспечивая их зияние и непрерывность кровотока (Данилов, Р. К., 2006). Такое строение при растяжении придает сосуду эластичность, а при сдавливании упругость (Ленченко, Е. М., 2009). Упорядоченное расположение фибриллярных структур и миоцитов обеспечивает одновременное удлинение и расширение сосуда, а также изменение его внутрстеночного напряжения (тонуса) (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004).

В локализации гладких миоцитов, в составе интимы артерий мышечного типа, прослеживается видовая специфичность. Так, у быка домашнего наблюдается их спиральное расположение, у кошки они образуют циркулярный и продольный слои (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004).

В составе средней оболочки артерий мышечного типа может насчитываться до 40 слоев мышечных клеток (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

На границе между средней и наружной оболочками в артериях мышечного типа располагается наружная эластическая мембрана. Она состоит из продольно расположенных и переплетающихся друг с другом эластических волокон, которые иногда приобретают вид сплошной мембраны. Обычно она тоньше внутренней и не всегда хорошо выражена (Ленченко, Е. М., 2009; Ефимова, А. М., Бушукина, О. С., 2018). Наличие наружной и внутренней эластических мембран характерно для плотоядных; у других сельскохозяйственных животных вместо наружной мембраны располагается сеть эластических волокон (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004).

Наружная оболочка артерий содержит сосуды и нервы. Она представлена рыхлой неоформленной соединительной тканью, волокна которой преимущественно располагаются в косом и продольном направлениях. Между волокнами лежит небольшое количество жировых и адвентициальных клеток (Ленченко, Е. М., 2009).

Сосуды сосудов достигают лишь поверхностных слоев меди. Поэтому ее внутренняя часть и интима, получают питательные вещества и кислород за счет их

диффузии из просвета самой артерии и из сосудов адвентиции (Васильев, Ю. Г., Трошин, Е. И., Яглов, В. В., 2013).

По мере уменьшения диаметра артерий и приближения их к терминальному руслу все оболочки постепенно истончаются. Уменьшается толщина подэндотелиального слоя и внутренней эластической мембран. Постепенно уменьшается количество мышечных клеток и эластических волокон (Ленченко, Е. М., 2009).

В строении артерий головного мозга, в отличие от артерий других органов, присутствует ряд существенных особенностей. Так, в артериях мозга отсутствует наружная эластическая мембрана (Ефимов, А. А., 2008). Напротив, внутренняя эластическая мембрана отчетливо выражена (Ленченко, Е. М., 2009).

Толщина эндотелия сосудов мягкой оболочки головного мозга в 5-7 раз больше чем в капиллярах (Жулев, Н. М., Пустозеров, В. Г., Жулев, С. Н., 2002).

В местах деления сосудов Виллизиева круга обнаруживаются интимальные подушки, образованные в результате гиперплазии интимы (Медведев, Ю. А., Забродская, Ю. М., 2000; Севрюгина, Г. А., Буторина, И. С., 2009). Они представляют собой своеобразные мышечно-эластические утолщения. Чаще всего эти образования имеют вид холмика на продольном срезе сосуда, выступающего в просвет сосуда и состоят из слоев эластических волокон, между которыми лежат гладкомышечные клетки (Трушель, Н. А., Пивченко, П. Г., 2011). Наибольшей высоты подушки достигают в области латерального угла бифуркации артерии в составе просвета более крупной по своему диаметру ветви (Павленко, А. С., Леошко, А. Д., Трушель, Н. А., 2013).

Интимальные подушки в области бифуркаций сосудов, образующих Виллизиев круг, появляются сразу после рождения. Чаще всего их можно наблюдать в местах деления внутренней сонной артерии. В возрасте 8-10 лет их можно наблюдать во всех разветвлениях круга. С возрастом происходит их утолщение и идущее параллельно с этим истончение участка мышечной оболочки сосуда, расположенного под ними. Важную роль в развитии этих процессов играет гемодинамический фактор (Трушель, Н. А., Пивченко, П. Г., Мельников, И. А., 2012; Трушель, Н. А.,

Пучков, А. Ф., Жердецкая, Н. А., 2013). Образование утолщений интимы в области ветвления сосудов с возрастом можно отнести к нормальным возрастным изменениям (Трушель, Н. А., Пучков, А. Ф., Жердецкая, Н. А., 2013).

Некоторые исследователи считают, что данные сосудистые «подушки» появляются на пятом-шестом месяце внутриутробного развития и являются физиологическими образованиями, обеспечивающими регуляцию мозгового кровотока (Мотавкин, П. А., Черток, В. М., 1980).

По данным Федорченко, Н. П., Федорченко, Н. Н. (2009) они возникают в результате гемодинамического фактора. При этом происходит повреждение эндотелия, что способствует проникновению в интиму компонентов крови. Данное обстоятельство приводит к образованию интимальных подушек.

Исходя из вышесказанного, можно сделать вывод, что в строении стенки кровеносных сосудов у птиц, в отличие от более низко организованных животных, по аналогии с млекопитающими можно выделить три четко обособленные оболочки – интиму, медию и адвентицию. У птиц и млекопитающих по степени развития медию артерии подразделяются на сосуды мышечного, эластического и смешанного типов. Участвующие в кровоснабжении головного мозга животных внутренние сонные, позвоночные и верхнечелюстные артерии по типу строения своей стенки относятся к артериям смешанного типа. При этом сосуды системы Виллизьева круга по строению своей стенки относятся к артериям мышечного типа.

Однако в кровоснабжении головного мозга млекопитающих принимают участие артерии, берущие начало из двух взаимосвязанных источников, имеющих различное происхождение – каротидное и вертебробазиллярное. При этом степень их участия в кровоснабжении головного мозга у разных видов животных неодинакова. Данное обстоятельство должно обуславливать возникновение особенностей в строении стенки данных коллекторов, обуславливающие создание оптимального кровотока. В связи с вышесказанным возникает необходимость изучения гистологических особенностей строения источников кровоснабжения головного мозга и сосудов его артериального русла domesticированных животных и их диких сородичей.

1.5 Гемомикроциркуляторное русло головного мозга

Кровеносные сосуды проникают в центральную нервную систему через специальные тоннели – периваскулярные пространства, покрытые мягкой мозговой оболочкой. Последняя исчезает до того, как кровеносные сосуды превращаются в капилляры (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

С уменьшением калибра артерий, образующие их оболочки истончаются, и они переходят в артериолы, дающие начало гемомикроциркуляторному руслу. Последнее состоит из пяти звеньев, для которых характерна последовательность расположения. Они представлены артериолами, прекапиллярами, капиллярами, посткапиллярами и венулами (Данилов, Р. К., 2006; Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009; Васильев, Ю. Г., Трошин, Е. И, Яглов, В. В., 2013; Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2014).

На артериолы и прекапилляры ложится основная функция по диффузии кислорода. Посткапилляры и венулы осуществляют отток жидкостей из тканей, а также на них ложится задача обмена многими высокомолекулярными веществами (Васильев, Ю. Г., Трошин, Е. И, Яглов, В. В., 2013).

Артериолы – мелкие сосуды, диаметр которых не превышает 100 мкм. В составе их стенки сохраняются три оболочки свойственные артериям, хотя они значительно истончаются (Данилов, Р. К., 2006; Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009; Васильев, Ю. Г., Трошин, Е. И, Яглов, В. В., 2013; Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2014). При этом соотношение между толщиной их стенки и просветом сохраняется одинаковым и составляет 1:1 (Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2014).

Толщина стенки артериолы позволяет осуществлять диффузию веществ, обеспечивающую не только их транспорт к оболочкам самого сосуда, но и к окружающим тканям (Васильев, Ю. Г., Трошин, Е. И, Яглов, В. В., 2013).

Эндотелий артериол является продолжением эндотелия артерий. Его клетки имеют удлинённую по ходу сосуда форму. Под эндотелиальным слоем лежат про-

дольно ориентированные перициты и адвентициальные клетки. Эндотелиоциты характеризуются хорошо развитым цитоскелетом и лежат на непрерывной базальной мембране (Васильев, Ю. Г., Трошин, Е. И, Яглов, В. В., 2013).

Средняя оболочка артериолы образована 1-2 слоями циркулярно расположенных миоцитов (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004; Данилов, Р. К., 2006; Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009; Васильев, Ю. Г., Трошин, Е. И, Яглов, В. В., 2013). Между ней и внутренней оболочкой располагаются остатки внутренней эластической мембраны (Васильев, Ю. Г., Трошин, Е. И, Яглов, В. В., 2013). Последняя отсутствует в мелких артериолах (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

Гладкие миоциты средней оболочки артериол имеют непосредственные контакты с эндотелиоцитами, которые осуществляются благодаря наличию перфораций во внутренней эластической мембране и в базальной мембране эндотелия. За счет этого происходит передача сигналов от эндотелиоцитов, воспринимающих изменение концентрации биологических веществ в потоке крови, регулирующих тонус артериол, на гладкие миоциты. За счет этого механизма осуществляется основная функция артериол – регулирование притока крови в основное звено микроциркуляторного русла – гемокапилляры (Данилов, Р. К., 2006).

В составе артериол отсутствует наружная эластическая мембрана (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009). Их адвентициальная оболочка представлена тонкой прослойкой рыхлой соединительной ткани с единичными фибробластами (Васильев, Ю. Г., Трошин, Е. И, Яглов, В. В., 2013).

Прекапилляры – тонкие микрососуды диаметр которых колеблется в пределах 10-15 мкм. Они являются производными деления артериол и переходят в гемокапилляры. Их стенка состоит из эндотелия, лежащего на базальной мембране, одиночно расположенных гладких миоцитов и адвентициальных клеток (Данилов, Р. К., 2006; Васильев, Ю. Г., Трошин, Е. И, Яглов, В. В., 2013; Зеленовский, Н. В., Зеленовский, К. Н., 2014). В их стенке отсутствуют эластические элементы (Зеленовский, Н. В., Зеленовский, К. Н., 2014).

В соустьях артериол и прекапилляров имеются сфинктеры, состоящие из нескольких миоцитов. Последние регулируют приток крови к отдельным группам гемокapилляров. При отсутствии функциональной нагрузки большая часть их закрыта (Данилов, Р. К., 2006; Зеленеvский, Н. В., Зеленеvский, К. Н., 2014).

Гемокapилляры – самые мелкие (терминальные) сосуды гемомикроциркуляторного русла, по которым происходит транспорт крови из артериального звена в венозное. Они играют роль гистогематического барьера, а на их уровне происходит большинство обменных процессов. По строению они подразделяются на капилляры соматического, фенестрированного и синусоидного типов (Данилов, Р. К., 2006; Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009; Ленченко, Е. М., 2009; Васильев, Ю. Г., Трошин, Е. И, Яглов, В. В., 2013; Зеленеvский, Н. В., Зеленеvский, К. Н., 2014). Для тканей центральной нервной системы характерны капилляры соматического типа (Данилов, Р. К., 2006; Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009; Зеленеvский, Н. В., Зеленеvский, К. Н., 2014). Анастомозируя друг с другом они образуют капиллярные сети (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004; Козлов, Н. А., Яглов, В. В., 2007). В обеспечении питательными веществами и кислородом одного нейрона головного мозга принимает участие до семи капилляров (Зеленеvский, Н. В., Зеленеvский, К. Н., 2014).

Их диаметр зависит от размера эритроцитов и у млекопитающих он составляет примерно 4 – 6 мкм (Васильев, Ю. Г., Трошин, Е. И, Яглов, В. В., 2013). Как правило просвет капилляра образован замыканием двух эндотелиоцитов (Зеленеvский, Н. В., Зеленеvский, К. Н., 2014).

В капиллярах соматического типа эндотелиоциты за счет плотных контактов образуют сплошную выстилку, а их базальная мембрана непрерывна (Зеленеvский, Н. В., Зеленеvский, К. Н., 2014). Такое строение необходимо для надежности гематоэнцефалического барьера (Данилов, Р. К., 2006).

Эндотелиальные клетки вытягиваются по длине капилляра и имеют очень тонкие периферические безъядерные участки. Поэтому при световой микроскопии поперечных срезов сосуда различима только область расположения ядра клетки.

При электронной микроскопии можно выявить неровности на внутренней поверхности мембраны эндотелиальной клетки. Плазмолемма образует различные по форме и высоте выступы, микроворсинки и клапанообразные структуры (Козлов, Н. А., Яглов, В. В., 2007).

Основная масса органелл сосредотачивается вокруг ядра эндотелиоцита. Цитоплазма периферической зоны эндотелиоцитов содержат микрофиламенты, обуславливающие их сократительную способность. Благодаря способности быстро набухать и затем, отдавая жидкость, уменьшаться по высоте эндотелиоциты могут изменять диаметр просвета капилляра (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004; Козлов, Н. А., Яглов, В. В., 2007).

Между листками базальной мембраны можно встретить перициты, имеющие крупные ядра и внутриклеточные филоменты (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014).

В составе центральной нервной системы капилляры полностью покрыты выростами отростков нейроглиальных клеток (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

Посткапилляры формируются в результате слияния капилляров. Они имеют диаметр в пределах от 11 до 25 мкм. Их стенка состоит из эндотелиоцитов, базальной мембраны и тонкой периваскулярной оболочки, а просвет замыкается тремя и более эндотелиоцитами. Дистальные участки посткапилляров содержат гладкие миоциты имеющие спиральную или продольную ориентацию (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014). В их стенке часто встречаются перициты, а выстилающий их эндотелий имеет фенестры (Данилов, Р. К., 2006). Соединения между эндотелиоцитами в посткапиллярах самые проницаемые в составе сосудов гемомикроциркуляторного русла. Средняя оболочка посткапилляров может содержать только сократимые перициты (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

Венулы являются конечным звеном терминального русла. Их внутренняя оболочка представлена эндотелиальными клетками, лежащими на толстой базальной мембране. Средняя оболочка состоит из пучков гладких миоцитов. Наружная оболочка в основном представлена коллагеновыми волокнами. Как правило венулы

сопровождают артериолы. При этом с артериолами они имеют одинаковую по толщине стенку при значительно большем просвете. Помимо этого, в составе венул имеются двухкормашковые клапаны (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014). Внутренний рельеф их эндотелия неровный за счет микроворсинок и отростков. Эндотелиальные клетки венул выше чем в других отделах микроциркуляторного русла и содержат слабее развитый цитоскелет. Контакты между ними простые типа «встык». В составе стенки венул отсутствуют гладкие миоциты. Веноулы, отводя кровь от тканей, выполняют отточно-дренажную функцию. Вместе с венами они способны к депонированию крови (Данилов, Р. К., 2006).

Проанализировав вышеизложенное, можно прийти к выводу что в образовании гемомикроциркуляторного русла головного мозга принимают участие пять звеньев – артериола, прекапилляр, капилляр, посткапилляр и веноула. При этом капилляры в тканях центральной нервной системы представлены капиллярами соматического типа. В капиллярах данного типа эндотелиоциты, за счет плотных контактов, образуют сплошную выстилку, а их базальная мембрана непрерывна. Такое строение необходимо для надежности гематоэнцефалического барьера. Однако помимо тканей мозга гемомикроциркуляторное русла также встречается в сплетениях желудочков. Образующие его структуры участвуют в образовании гематоликворного барьера. Оба барьера обеспечивают нормальное функционирование головного мозга. Однако в литературных данных отсутствует сравнительный анализ их строения у птиц и млекопитающих.

1.6 Ликворная система головного мозга и гематоликворный барьер

Ликворная система – совокупность структур, обеспечивающих секрецию, циркуляцию и отток цереброспинальной жидкости (ликвора). Анатомически она представлена системой желудочков (полостей) мозга, Сильвиевым (мозговым) во-

допроводом, спинномозговым каналом, субарахноидальными пространствами головного и спинного мозга, а также сосудистыми сплетениями (телами) желудочков мозга (Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006).

Четвертый мозговой желудочек у млекопитающих лежит между мозжечком и продолговатым мозгом. Его свод образован мозговыми парусами и червячком мозжечка, а боковые стенки ножками мозжечка. В формировании его дна участвует дорсальная поверхность продолговатого мозга и мозгового моста, образующие ромбовидную ямку (Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001; Зеленецкий, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005).

Четвертый желудочек мозга у птиц имеет аналогичное расположение (Богословская, Л. С., 1971, 1980; Лебедев, М. И., 1971; Селянский, В. М., 1980, 1986; Бракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984; Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Обухов, Д. К., 1999; Воронов, Л. Н., 2003; Савельев, С. В., 2005; Сусленко, С. А., 2009; Мадонна, С. В., 2014; Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015). В образовании его дна у птиц также принимает участие ромбовидная ямка. Боковые стенки образуются ножками мозжечка. Дорсально между долями червячка располагается слепое выпячивание четвертого желудочка – мозжечковый карман. Рострально четвертый мозговой желудочек соединяется с полостью третьего желудочка, а абдорсально – с полостью центрального канала спинного мозга. Стенки четвертого мозгового желудочка у птиц выстланы клетками эпендимы (Mestres, P., Rascher, K., 1994).

Ромбовидная ямка млекопитающих несет на своем дне два срединных возвышения. На каждом из них, на уровне латеральной ножки мозжечка, лежит лицевой холмик, где залегают ядра лицевого и отводящего нервов. На заднем конце срединное возвышение несет поле подъязычного нерва с одноименным ядром. Латерально от него лежат ядра IX и X пар черепных нервов, формирующие серые крылья. Каудальные концы последних формируют писчее перо. За боковыми ножками мозжечка лежат вестибулярные поля, содержащие вестибулярные и улитковые ядра VIII пары черепных нервов (Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленецкий,

Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005). Полость четвертого мозгового желудочка соединяется с субарахноидальным пространством через два боковых и одно среднее отверстие. При этом боковые отверстия лежат в стенках боковых карманов, а среднее располагается в дорсокаудальной стенке (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014). В образовании сосудистого сплетения четвертого желудочка мозга принимает участие каудальный мозговой парус (Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2013).

Мозговой (Сильвиев) водопровод млекопитающих располагается в составе среднего мозга и образует его полость. За счет его наличия соединяются полости третьего и четвертого желудочков мозга (Зеленевский, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В., 2005). Мозговой водопровод у птиц проходит по аналогии с млекопитающими в составе среднего мозга. Он представляет собой широкую полость, лежащую между ножками мозга и двухолмием (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984; Mestres, P., Rascher, K. 1994).

Третий желудочек лежит между зрительными буграми в составе промежуточного мозга и имеет кольцевидную форму. Он сообщается с мозговым водопроводом и боковыми желудочками мозга (Зеленевский, Н. В., Щипакин, М. В., 2018). У птиц третий желудочек мозга по аналогии с млекопитающими входит в состав промежуточного мозга (Mestres, P., Rascher, K. 1994).

Сосудистая крышка третьего мозгового желудочка у птиц (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992) и млекопитающих входит в состав эпиталамуса (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999; Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Чумаков, В. Ю., 2006; Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2011; Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2015).

Боковые желудочки мозга у млекопитающих парные, лежат в полушариях большого мозга. Они имеют форму щелей, лежащих дорсально от зрительного бугра и хвостатого ядра. Полости боковых желудочков продолжаются роstralно, как роstralные рога и соединяются с полостями обонятельных лукович. Их вен-

тральные карманы следуют вдоль аммоновых рогов в грушевидные доли (Зеленевский, Н. В., Щипакин, М. В., 2018).

В образовании дна бокового желудочка мозга у млекопитающих принимает участие дорсальный отдел аммонова рога (Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006). В составе бокового желудочка можно выделить четыре отдела – дорсальный, вентральный, ростральный и аборальный. Сосудистая покрышка третьего желудочка образована удвоением мягкой мозговой оболочки, расположенной между зрительными буграми и ножками свода с аммоновыми рогами. Средняя часть сосудистой покрышки формирует сосудистое сплетение третьего желудочка мозга, а ее боковые части проникают в полости боковых желудочков, образуя их сплетения. Последние имеют шнуровидную форму и губчатое строение (Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2013).

Медиально и вентрально от головки хвостатого ядра лежит межжелудочковое (Монроево) отверстие. Оно соединяет полости боковых желудочков мозга друг с другом и с полостью третьего желудочка мозга (Климов, А. Ф., Акаевский, А. И., 2013).

У птиц боковые желудочки парные и слабо развиты (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 2010; Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015). У серой вороны они лежат в области теменных долей мозга (Константинов, Л. В., Обухов, Д. К., 1999). Боковые желудочки мозга сообщаются с полостями обонятельных луковиц (Сусленко, С. А., 2009; Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., 2015).

Ликвор – естественная гуморальная среда центральной нервной системы. Он играет важнейшую роль в регуляции нейроэндокринных взаимодействий и в поддержании гомеостаза (Пикалюк, В. С., Бессалова, Е. Ю., Ткачик, В. В., 2010). Наряду с кровью и межклеточной жидкостью ликвор является одной из трех составляющих внутренней среды головного мозга. Он выполняет защитную функцию, являясь гидравлической подушкой, предохраняющей головной и спинной мозг от механических воздействий. Также он выполняет барьерную, трофическую

и транспортную функции. За счет его наличия поддерживается постоянство осмотического давления в тканях центральной нервной системы (Скрипченко, Н. В., Алексеева, Л. А., Железникова, Г. Ф., 2011).

Образование ликвора в сосудистых сплетениях желудочков мозга осуществляется за счет сочетания осмотической ультрафильтрации из кровеносных капилляров мозга и сплетений, а также диффузного и активного транспорта (Конопелько, Г. Е., 2000).

Сосудистые покрывки желудочков мозга – производные мягкой мозговой оболочки. В их состав входит большое количество кровеносных сосудов и нервных окончаний (Гасанова, И. Х., 2011). На раннем этапе нейрогенеза основной функцией сосудистых сплетений является трофическая. На данной стадии они обеспечивают питательными веществами интенсивно растущий мозг (Белопасов, В. В., Сентюрова, Л. Г., Васильева, В. В., 2002). Также они выполняют такие важные функции как: поддержание постоянства внутричерепного давления; механическая и иммунобиологическая защита мозга; поддержание гомеостаза головного мозга и доставка к нему биологически активных веществ (Москаленко, Ю. Е., 2002).

Сосудистое сплетение имеет дольчатое строение. Внутренний сосудистый слой покрыт непрерывным слоем эпителиальных клеток, имеющих происхождение от желудочковой эпендимы. Последняя является биологическим субстратом ликвороэнцефалического барьера (Кошак, К. В., 2009).

Ворсины сосудистого сплетения крыс имеют листовидную форму. В основе ворсины лежит петлеобразно изогнутый капилляр. Последний выстлан эндотелиальными клетками, окруженными рыхло расположенными коллагеновыми волокнами (Гасанова, И. Х., Куница, В. Н., Гасанли, З. Х., Мясникова, О. Н., Аллахвердиев, Э. Г., 2018).

Сосудистые сплетения покрывает однослойный кубический эпителий, образованный сосудистыми эпендимоцитами. Последние представляют собой клетки нейроглии (Шувалова, М. С., 2017).

Эпителиоподобные клетки нейроглии – эпендимоциты выстилают полости желудочков мозга и спинномозгового канала. В составе центральной нервной системы они выполняют опорную, секреторную и разграничительную функции. Их тела имеют вытянутую форму, а апикальная поверхность покрыта ресничками. Биевание последних способствует циркуляции ликвора. Во многих отделах головного мозга реснички могут редуцироваться после рождения (Бабик, Т. М., 2002; Дарий, А., 2010).

Сосудистое сплетение млекопитающих включает три отдела. Первый представлен сосудистым сплетением боковых желудочков, второй – сплетением III желудочка, третий – сплетением IV желудочка мозга (Скрипченко, Н. В., Алексеева, Л. А., Железникова, Г. Ф., 2011).

В среднем количество ликвора составляет 10,0% от массы головного мозга. Его обновление осуществляется каждые шесть часов, а циркуляция происходит непрерывно по схеме: боковые желудочки – III желудочек – мозговой водопровод – IV желудочек – цистерны мозга – субарахноидальное пространство головного и спинного мозга. Отток ликвора осуществляется через пахионовы грануляции в венозные синусы и через периневральные пространства черепных и спинномозговых нервов в лимфатическую систему. Также возможна резорбция ликвора эпендимой желудочков и сосудистыми сплетениями (Скрипченко, Н. В., Алексеева, Л. А., Железникова, Г. Ф., 2011).

Функциональное состояние сосудистых сплетений определяет и отражает изменения ликвородинамики и состояние кровоснабжения головного мозга при различных патологических состояниях (Коржевский, Д. Э., 2002). В основе таких тяжелых заболеваний как гидроцефалия, шизофрения, эпилепсия и болезнь Альцгеймера лежит атрофия эпителия сплетений. Нормальное функционирование центральной нервной системы невозможно без продукции, депонирования, перемещения и реабсорбции ликвора, так как он создает для нее специфическую среду. Нарушение параметров последней приводит к тяжелым заболеваниям и даже гибели (Nakim, R., Black, P. M., 1998; Philippon, J., Carpentier, A., Brunelle, F. et al., 2001).

Помимо сосудистых сплетений в образовании ликвора принимают участие нейроны головного мозга и нейроглия (Конопелько, Г. Е., 2000).

По данным Шуваловой, М. С. (2017) приток артериальной крови к сосудистым сплетениям желудочков мозга у крысы осуществляется по передней нижней и задней нижней мозжечковым, а также задней мозговой и передней ворсинчатой артериям. Отток венозной крови осуществляется по верхней и нижней ворсинчатым венам, которые несут кровь в базальную и большую мозговую вены.

Множественно ветвясь приносящие артерии сплетений образуют сеть широких синусоидных капилляров (Weiger, T., Lametschwandner, A., Hodde, K. S., Adam, H., 1986).

Эпителиоциты сосудов сплетений лежат на непрерывной плотной базальной мембране и характеризуются наличием диафрагмированных пор (около 80 нм), а также микропиноцитозных везикул (Васина, Л. В., Власов, Т. Д., Петрищев, Н. Н., 2017).

Кровеносные капилляры ворсин сосудистых сплетений состоят из фенестрированного эндотелия, перицитов, базальной мембраны и расположенных поблизости гладкомышечных клеток (Carney, J. A., 1990; Bucholz, R. D., Pittman, T., 1991). Последние имеют корзинчатую форму и способны своими сокращениями влиять на регуляцию кровотока (Коржевский, Д. Э., 2002).

Барьер кровь/цереброспинальная жидкость в отличие от гематоэнцефалического барьера обладает рядом значительных анатомо-физиологических различий. Во-первых, в образующих его сосудах слой эпителиальных клеток более плотный. Во-вторых, слой эндотелиоцитов имеет малые поры, диаметром до 20 А. В-третьих, имеется незначительное количество транспортных систем, что объясняет преимущественную однонаправленность данного барьера (Головченко, Ю. И., Трещинская, М. А., 2008; Wakai, S., Hirokawa, N., 1981).

Проанализировав вышесказанное можно прийти к выводу что ликворная система животных – совокупность структур, обеспечивающих секрецию, циркуля-

цию и отток цереброспинальной жидкости (ликвора). Анатомически она представлена системой полостей мозга, Сильвиевым (мозговым) водопроводом, спинномозговым каналом, субарахноидальными пространствами головного и спинного мозга, а также сосудистыми телами желудочков мозга. Литературные данные, касающиеся топографии и степени развития полостей мозга у животных часто противоречивы. В особенности это касается птиц. В связи с вышесказанным, по нашему мнению, они требуют уточнений.

К структурам, образующим гематоликворный барьер, относятся эндотелиоциты, соединенные при помощи плотных контактов и выстилающие звенья гемомикроциркуляторного русла, расположенная под ними базальная мембрана, перициты, а также клетки эпителия, покрывающего сосудистые тела с подлежащей под ними базальной мембраной. Однако в литературных источниках отсутствует описание морфологических изменений структурных элементов гематоэнцефалического барьера в период их физиологической активности.

1.7 Структура гематоэнцефалического барьера

В основе большого числа патологий органов и тканей человека и животных лежат структурные изменения, связанные с их гистогематическими барьерами (Дроздова, Л. И., Татарникова, Н. А., 2003; Дроздова, Л. И., 2004, 2011, 2016; Дроздова, Л. И., Сидорова, К. А., Кочетова, О. В., Татарникова, Н. А., Костяева, Е. А., Штенцова, И. В., Созинов, Д. Ю., Беккер, А. А., 2007).

Основной функцией гематоэнцефалического барьера является поддержание гомеостаза головного мозга. Он отвечает за защиту мозга от циркулирующих в крови микроорганизмов, токсинов, а также клеточных и гуморальных факторов, которые воспринимают его ткани как чужеродные (Гольдштейн, Н. И., Гольдштейн, Р., Тертеров, Д., Каменский, А. А., Ковалев, Г. И., Золотарев, Ю. А., Авакян, Г. Н., Тертеров, С., 2012). За счет наличия данного барьера обеспечивается иммунологическая обособленность мозга (Лебедев, В. В., 2006). Его нарушение

приводит к поражениям нервной системы различной степени тяжести (Дроздова, Л. И., Ерман, Б. А., Зайцева, Л. Н., Тулакина, Л. Г., 1999; Дроздова, Л. И., Садовников, Н. В., 2006; Татарникова, Н. А., Кочетова, О. В., Сидорова, К. А., 2007; Образцова, Р. Г., Волкова, Л. И., Дроздова, Л. И., 2008; Ohtsuki, S., 2004). Функции данного барьера это: локальное управление гемодинамикой в соответствии с потребностями тех или иных анатомических областей мозга; метаболическое обеспечение; защита от нейротоксических веществ (Моргун, А. В., 2012).

Гематоэнцефалический барьер отсутствует в некоторых структурах головного мозга. Вместо него данные структуры обладают гематоликворным барьером. К ним относятся сосудистые сплетения, эпифиз, гипофиз и серый бугор (Лебедев, В. В., 2006).

Также гематоэнцефалический барьер, за счет наличия на поверхности клеточной мембраны эндотелиоцитов большого количества ферментов, выполняет функцию метаболического (ферментативного, энзиматического) барьера (Chat, M., Bayol-Denizot, C., Suleman, G., Roux, F., Minn, A., 1998).

Гематоэнцефалический барьер развит в прекапиллярах, капиллярах и посткапиллярах (Чехонин, В. П., Баклаушев, В. П., Юсубалиева, Г. М., Волгина, Н. Е., Гурина, О. И., 2012; Дроздова, Л. И., Мадонова, С. В., 2015). Во всех отделах нервной системы, кроме гипоталамо-гипофизарной области, строение гематоэнцефалического барьера одинаково (Малахов, В. А., Лычко, В. С., Грецких, К. В., 2014). В основе его работы лежит сниженная проницаемость, характерная для капилляров нервной ткани. Главным структурным компонентом данного барьера являются замыкающие соединения, обеспечивающие непрерывность соединения эндотелиальных клеток капилляра (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

Анатомические структуры гематоэнцефалического барьера не только защищают мозг, но и обеспечивают его жизнедеятельность, принося питательные вещества и выводя продукты обмена (Моргун, А. В., 2012). К этим структурам относятся функционально и анатомически связанные друг с другом эндотелиоциты капилля-

ров головного мозга, астроциты, нейроны и перициты. Данные структурные элементы участвуют в образовании гематоэнцефалического барьера у большинства позвоночных (Pardridge, W. M., 2005; Bundgaard, M., Abbott, N. J., 2008).

Эндотелиоциты трофических сосудов тканей центральной нервной системы по строению относятся к соматическому типу (Garlanda, C., Dejana, E., 2007). Они связаны плотными щелевидными контактами и лежат на непрерывной базальной мембране (Васина, Л. В., Власов, Т. Д., Петрищев, Н. Н., 2017). Транспортная активность эндотелия закономерно возрастает от артерий мягкой оболочки головного мозга до мелких артерий и артериол паренхимы головного мозга (Жулев, Н. М., Пустозеров, В. Г., Жулев, С. Н., 2002).

В основном базальная мембрана эндотелиоцитов состоит из коллагена IV типа и белков внеклеточного матрикса. Ее толщина колеблется в пределах 40-50 нм, поэтому она различима только под электронным микроскопом. Со стороны мозга базальная мембрана покрыта плазматической мембраной отростков астроцитов (Hawkins, B. T., Davis, T. P., 2005).

Эндотелиоциты выполняют многочисленные функции. Помимо барьерной функции они участвуют в иммунных реакциях, ангиогенезе, регуляции тонуса сосудов и поддержании гомеостаза. Данные функции осуществляются при участии биологически активных веществ (Васина, Л. В., Власов, Т. Д., Петрищев, Н. Н., 2017). Низкая проницаемость эндотелиальных клеток капилляров тканей центральной нервной системы обусловлена отсутствием фенестр, наличием плотных контактов, а также немногочисленным содержанием пиноцитозных пузырьков (Дроздова, Л. И., Маданова, С. В., 2015; Sedlakova, R., Shivers, R. R., Del Maestro, R. F., 1999; Hawkins, B. T., Davis, T. P., 2005). За счет инвагинации цитоплазмы одной клетки в другую, при образовании плотных контактов, обеспечивается механическое связывание, а также обмен веществ между ними (Sasaki, A., Hirato, J., Nakazato, Y., Ishida, Y., 1988). Частично низкую проницаемость обуславливают расширенные участки отростков нейроглиальных клеток, окружающие капилляры (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

Методом растворной электронной микроскопии было установлено, что внутренняя поверхность эндотелия имеет многочисленные складки и углубления, а также разнообразные по форме микроскопические выросты. За счет таких образований создается сложный рельеф люминальной (внутренней) поверхности сосудов. Такой рельеф увеличивает поверхность соприкосновения эндотелия с кровью, что необходимо для снабжения эндотелиоцитов кислородом и питательными веществами (Данилов, Р. К., 2006).

Эндотелиоциты капилляров центральной нервной системы по сравнению с эндотелиоцитами других органов содержат в 5-6 раз больше митохондрий и имеют низкий уровень пиноцитозной активности. Вместе с базальной мембраной они формируют гематоэнцефалический барьер, к которому со стороны тканей мозга прилегают клетки перициты и астроциты (Васина, Л. В., Власов, Т. Д., Петрищев, Н. Н., 2017). Также для них характерно наличие плотных контактов, соединяющих мембраны соседних клеток, типа «замок-молния», а также отсутствие фенестр (Wolburg, H., Neuhaus, J., Kniesel, U. et al., 1994; Joo, F., 1996; Weiss, N., Miller, F., Cazaubon, S., Couraud, P. O., 2009; Banks, W. A., Erickson, M. A., 2010).

В мембранах эндотелиальных клеток имеется большое количество каналов, проницаемых для молекул воды. Благодаря им вода может свободно диффундировать между тканями мозга и кровеносной системой (Nico, B., Frigeri, A., Nicchia, G. P., Quondamatteo, F., Herken, R., Errede, M., Ribatti, D., Svelto, M., Roncali, L., 2001). Пассивный транспорт через мембраны эндотелиоцитов гематоэнцефалического барьера осуществляется по такому же принципу, как и в эндотелиальных клетках других органов (Fagerholm, U., 2007). Наличие плотных контактов между эндотелиоцитами делает невозможным межклеточный пассивный транспорт. При этом блокируется межклеточный транспорт между кровеносным руслом и тканями мозга в обоих направлениях (Pardridge, W. M., 2005).

Боковые стенки эндотелиоцитов объединяются друг с другом за счет большого количества трансмембранных белков. Они участвуют в образовании межклеточных контактов и делают возможным межклеточный транспорт и обмен веществ

(Cecchelli, R., Berezowski, V., Lundquist, S., Culot, M., Renftel, M., Dehouck, M. P., Fenart, L., 2007).

Перициты ранее назывались по имени их первооткрывателя клетками Руже (Dore-Duffy, P., 2008). Они покрывают более 20,0% поверхности эндотелия (Pardridge, W. M., 2005). В основном эти мелкие клетки овальной формы располагаются в местах межклеточных контактов между эндотелиоцитами (Lai, C. H., Kuo, K. H., 2005). Они способны регулировать функции эндотелия, а также имеют способность к сокращению и обладают макрофагальной активностью. Благодаря способности к сокращению, перициты способны изменять просвет капилляров, регулируя местный кровоток. Их макрофагальная активность обуславливается наличием в их цитоплазме лизосом (Rucker, H. K., Wynder, H. J., Thomas, W. E., 2000).

Перициты отделены за счет базальной мембраны от эпителиоцитов и отростков астроцитов. Однако их выступы могут проходить через мембрану. Они окружают все микрососуды головного мозга и играют определенную роль в неоангиогенезе (Balabanov, R., Dore-Duffy, P., 1998). Контакты между перицитами и эндотелиоцитами аналогичны эндотелио-эндотелиальным – «плотным контактам». В капиллярах мозга каждая вторая-четвертая эндотелиальная клетка имеет контакт с перицитом (Рябухин, И. А., Дмитриева, Т. Б., Чехонин, В. П., 2003). Благодаря наличию контактов между ними они способны опосредованно влиять на митотическую активность и фенотип друг друга (Stewart, P. A., Hayakawa, K., 1994).

Связь между эндотелиоцитами и перицитами осуществляется тремя типами контактов: щелевидными, фокальными адгезиями и инвагинациями мембраны. Щелевидные соединения проницаемы для ионов и небольших молекул. Фокальные адгезии обеспечивают прочную механическую связь. За счет инвагинации мембраны одной клетки в другую обеспечивается не только механическая связь, но и межклеточный обмен (Rucker, H. K., Wynder, H. J., Thomas, W. E., 2000).

Интересным фактом является то, что гибель перицитов приводит к формированию эндотелиальной гиперплазии, микроаневризм и микрокровоизлияний в ткани мозга (Begley, D. J., 2004).

Астроциты – крупные нейроглиальные клетки, имеющие отростчатую форму. Со стороны мозговой ткани они своими пластинчатыми окончаниями выстилают 99,0% капилляров (Johanson, C. E., 2004). Их основная задача – обеспечение нейронов питательными веществами и поддержание электролитного баланса во внеклеточном пространстве (Abbott, N. J., Rönnbäck, L., Hansson, E., 2006). Они выделяют биологически активные вещества, влияющие на проницаемость эндотелия (Abbott, N. J., 2002). Также они синтезируют большую часть холестерина, необходимого клеткам мозга. Холестерин неспособен проникать через гематоэнцефалический барьер и входит в состав миелина (Björkhem, I., Meaney, S., 2004).

Таким образом, исходя из вышесказанного, гематоэнцефалический барьер развит в прекапиллярах, капиллярах и посткапиллярах головного мозга. К образующим его структурам относятся функционально и анатомически связанные друг с другом эндотелиоциты капилляров головного мозга, астроциты, нейроны и перициты. Данные структурные элементы участвуют в образовании гематоэнцефалического барьера у большинства позвоночных. Однако в литературных источниках отсутствуют данные о сравнительном анализе структур гематоэнцефалического барьера птиц и млекопитающих. При этом нет описания морфологических изменений структурных элементов гематоэнцефалического барьера в период их физиологической активности.

2. СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Материал и методы исследования

Работа выполнена на базе кафедры анатомии животных федерального государственного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургская государственная академия ветеринарной медицины» в период с 2008 по 2019 гг. Материалом для исследования послужил кадаверный материал взрослых животных, не страдавших при жизни заболеваниями центральной нервной системы. Исследование провели на достаточной по числу группе животных обоих полов, включающую: куриц кросса белый ломан, выращенных в условиях вивария ФГБОУ ВО «СПбГАВМ»; кроликов породы немецкий великан, полученных из частного фермерского хозяйства Республики Карелия; лошадей, доставленных из частных конюшен для вскрытия и изготовления анатомических препаратов; домашних свиней породы ландрас, полученных из свиноводческого комплекса «Идаванг Агро» д. Нурма, Тосненского района Ленинградской области; кабанов центральноеврапейских, полученных из охотхозяйств Республики Карелия; коров черно-пестрой породы, полученных из СПК «Пригородный» Всеволожского района Ленинградской области; коз зааненской породы, полученных из ЗАО «Приневское» Ленинградской области; овец романовской породы, полученных из овцеводческого крестьянско-фермерского хозяйства (КФХ) «Базаева» д. Красная гора Мошинского района Новгородской области; собак и кошек полученных из клиники ФГБОУ ВО «СПбГАВМ»; рысей евразийских полученных из зверосовхоза «Салтыковский» Московской области. При проведении исследования не использовали кошек породы мей кун. Подопытных собак разделяли по размеру в соответствии с классификацией Российской кинологической федерации на крупных (немецкая овчарка), средних (английский бульдог) и мелких (такса).

Таким образом, исследование морфологии и васкуляризации головного мозга животных проводилось в пределах двух биологических классов – птицы и млекопитающие. Данный набор объектов для исследования выбран нами не случайно. Во-первых, из всех представителей современной фауны, только птицы и млекопитающие являются теплокровными (пойкилотермными) животными. Данное обстоятельство должно накладывать определенный отпечаток на строение их кровеносной системы в целом и на строение кровеносного русла их головного мозга, в частности, а, следовательно, и на его морфологию. Во-вторых, выбранные нами представители классов птиц и млекопитающих являются наиболее распространенными домашними животными. Большинство из них обладает хозяйственной ценностью, а некоторые являются ценными промысловыми животными.

Морфологию и васкуляризацию головного мозга птиц изучали в пределах отряда курообразных у курицы домашней на примере курицы кросса белый ломан. Морфологию и васкуляризацию головного мозга отряда зайцеобразных изучали на примере кролика породы немецкий великан, а отряда непарнокопытных на примере лошади домашней. Морфологию и васкуляризацию головного мозга животных, относящихся к отряду парнокопытных изучали в пределах двух подсемейств – нежвачные и жвачные. Нежвачных изучали на примере представителей семейства свиней, а жвачных на примере представителей семейства полорогих. Так, морфологию и васкуляризацию головного мозга семейства свиней изучали у свиньи домашней, на примере свиньи породы ландрас и у центральноевропейского кабана. Морфологию и васкуляризацию головного мозга жвачных изучали в пределах трех видов: бык домашний – на примере черно-пестрых коров; овца домашняя – на примере овцы романовской породы; коза домашняя – на примере козы зааненской породы. Изучение морфологии и васкуляризации головного мозга у отряда хищных проводили в пределах двух семейств – псовые и кошачьи. Изучение морфологии и васкуляризации головного мозга собаки домашней проводили на примере собак крупных (немецкая овчарка), средних (английский бульдог) и мелких (такса) пород. Изучение морфологии и васкуляризации головного мозга кошачьих проводили

на примере семейства малых кошек в пределах двух родов – кошки и рыси. В качестве представителя рода кошек использовали кошку домашнюю. В качестве представителя рода рысей использовали рысь евразийскую. Характеристика исследуемого материала приведена в таблице 1. Всего нами было исследовано 526 животных.

Возраст исследуемых животных определяли по ветеринарным и бонитеровочным картам и с устных указаний владельцев. Массу трупов, доставленных на кафедру анатомии животных ФГБОУ ВО «СПбГАВМ» целиком, определяли при помощи электронных настольных весов DIGI DS-1100. При этом трупы крупных животных взвешивали частями.

Морфологию головного мозга и его полостей изучали на выделенных фиксированных в 4,0% растворе формальдегида препаратах. Для извлечения головного мозга первоначально отделяли от туловища животного голову и шею, поперечным сечением по шестому межпозвоночному диску. Далее удаляли верхнюю стенку черепной полости. Для этого делали глубокий циркулярный разрез кожи и подкожной клетчатки верхней части головы, после чего при помощи пилы отделили крышу черепной полости. Для лучшей инфильтрации формальдегида в ткани мозга удаляли твердую оболочку с его дорсальной поверхности. Далее препараты для уплотнения тканей помещали в 4,0% раствор нейтрального формальдегида. Время данной фиксации зависело от величины объекта и в среднем составляло от 15 до 30 дней. После фиксации извлекали головной мозг. Для этого первоначально освобождали от мягких тканей кости боковых и задней стенок полости черепа. Данные кости удаляли механическим путем, разделяя их на мелкие осколки. Далее от препарата по височно-нижнечелюстному суставу отделяли нижнюю челюсть вместе с органами межчелюстного пространства.

Таблица 1 - Характеристика исследованного материала по видам животных и методам исследований

Изучаемое животное	Вид исследования								Итого
	Анатомическое препарирование и морфометрия	Инъекция сосудов и препарирование	Вазорентгенография	Инъекция сосудов и изготовление коррозионных препаратов	Гистологический метод исследования	Электронно-микроскопический метод исследования	Изготовление коррозионных препаратов полостей мозга	Магниторезонансная томография	
Курица домашняя	5	5	5	5	5	2	5	-	32
Кролик домашний	5	7	5	5	5	-	5	-	32
Лошадь домашняя	5	5	5	5	5	-	5	-	30
Свинья домашняя	9	10	10	5	5	-	6	-	45
Кабан центральноевропейский	5	5	5	5	5	-	3	-	28
Бык домашний	7	7	5	5	5	2	4	-	35
Коза домашняя	5	8	7	5	5	-	3	-	33
Овца домашняя	5	7	6	5	5	-	3	-	31
Собаки крупных пород	9	11	11	10	5	-	3	5	54
Собаки средних пород	11	13	12	9	5	-	3	5	58
Собаки мелких пород	13	10	10	10	5	-	5	5	58
Кошка домашняя	15	17	10	9	5	-	3	7	66
Рысь евразийская	5	5	6	3	3	-	2	-	24
Итого	99	110	97	81	63	4	49	22	526

При помощи лучковой пилы осуществляли два распила, проходящих по срединной плоскости. Первый распилом разделяли на две симметричные части тела затылочной и клиновидной костей. Второй распил осуществляли по линии между носовыми костями по небному шву до продырявленной пластины решетчатой кости.

Далее разделить правую и левую половины препарата, аккуратно отделяя от продырявленной пластинки обонятельные луковицы чтобы не допустить повреждения их тонких стенок. Особое внимание уделяли гипофизу, перед полным извлечением мозга рассекали диафрагму седла, чтобы не допустить его отрыва.

Массу головного мозга и его частей у изучаемых животных определяли с помощью электронных лабораторных весов CAS MWP-1500. Линейные размеры головного мозга и его частей определяли при помощи электронного штангенциркуля Stainless hardened с шкалой деления 0,05 мм.

Изучение топографии борозд и извилин полушарий конечного мозга, наружного рельефа поверхности головного мозга и его линейных размеров проводили по фиксированным препаратам мозга, а также по слепкам, полученным с использованием запатентованной нами методики – «Способ изготовления рельефных слепков коры и ствола головного мозга животных (включая вымерших)» – регистрационный номер 2673386 от 9.10.2017.

Степень развития головного мозга у изучаемых животных оценивали по выраженности его структур, а также путем расчета индекса церебрализации, предложенного Рогинским, Я. Я., Левиным, М. Г. (1978). Последний рассчитывается по формуле:

$$\text{ИЦ} = \frac{E^2}{M},$$

где ИЦ – индекс церебрализации;

E – масса мозга, г;

M – масса тела, г.

Данный индекс отражает степень развития головного мозга относительно массы тела. По сути он является произведением абсолютной массы мозга на относительную и позволяет сравнить животных по степени развития их головного мозга. При подсчете данного индекса для исследованных животных мы использовали средние значения массы их головного мозга и тела.

Помимо этого, для оценки предполагаемой степени развития интеллекта у исследуемых нами животных, мы использовали коэффициент энцефализации, предложенный Джерисоном, Г. (1973). Коэффициент энцефализации (индекс энцефализации; EQ) – мера относительного размера мозга, определяющаяся как отношение фактической массы мозга к средней прогнозируемой массе тела для млекопитающего данного размера.

Расчет данного коэффициента проводили по формуле:

$$EQ = \frac{m}{0,12M^{2/3}},$$

где EQ – коэффициент энцефализации;

m – масса мозга, г;

M – масса тела, г.

Данный коэффициент призван приблизительно характеризовать степень развития интеллекта животного. Он находит широкое применение в такой области как когнитивная этология.

Артериальное русло головного мозга птицы и источники его образования изучали с применением разработанной нами инъекционной методики изучения артериального русла птиц (Прусаков, А. В., Щипакин, М. В., Вирунен, С. В., Бартенева, Ю. Ю., Васильев, Д. В., 2017). Доступ к аорте осуществляли с вентральной стороны тела. Для этого труп укладывали на спину, сагиттальным разрезом рассекали кожный покров в области кия, оголяя с обеих сторон большие грудные мышцы и мышцы живота. Через прокол за последним ребром, в области соединения его позвоночного и стернального участков, вводили брашну пуговичных ножниц. Двумя разрезами, идущими параллельно позвоночному столбу, рассекали

справа и слева ребра, а также коракоидные кости и ключицы, после чего удалить грудину с покрывающими ее мышцами. Проведя такую манипуляцию, мы получали доступ ко всем органам полости тела, включая сердце. Вскрыв сердечную сорочку, аккуратно оттягивали сердце вместе с сосудами каудально и катетеризировали начальный участок аорты. При разработанном нами доступе травмируются только поверхностная и глубокая грудные, а также межреберные артерии. Перечисленные сосуды в процессе инъекции без труда можно легировать при помощи гемостатических зажимов. Для инъекции применяли общепринятые массы, которые используются при изучении сердечно-сосудистой системы млекопитающих. Однако в связи с тем, что стенки артерий у птиц намного тоньше чем у млекопитающих их готовили более жидкой консистенции. Так, при использовании метода вазорентгенографии, мы в общепринятую массу, состоящую из 1 часть свинцового сурика, 8 частей скипидара живичного и 2 частей глицерина, для ее разжижения добавляли еще 3 части скипидара. При использовании методики изготовления коррозионных препаратов мы смешивали компоненты пластмассы «Редонт-03» и «Редонт-колир» – порошок и растворитель не в соотношении 1,0:1,5, как это принято при исследовании кровеносной системы млекопитающих, а в соотношении 1,0:2,0. О качестве заполнения сосудистой системы передней части тела и головного мозга судили по степени заполнения массой небной артерии.

Артериальное русло головного мозга и источники его образования млекопитающих исследовали с применением разработанной инъекционной методики помертного анатомического изучения артериальной системы головного мозга у животных (Прусаков, А. В., 2016; Грибова, А. А., Прусаков, А. В., 2016). Для этого первоначально отделяли от туловища голову вместе с шеей путем поперечного сечения по шестому межпозвоночному диску. Полученные таким образом препараты разогревали на водяной бане в течение 4-5 часов при температуре 45-50°C. Последующие манипуляции по подготовки материала к инъекции делали крайне быстро, чтобы не допустить его охлаждения.

Далее проводили двухстороннюю катетеризацию общих сонных артерий. Последние у изучаемых нами животных располагались с латеральной стороны трахеи в сопровождении вагосимпатического ствола. Для данной цели использовали катетеры с диаметром 2-3 мм. Катетер вводили в просвет общей сонной достаточно глубоко – примерно до середины шеи. После введения, его легировали вместе со стенкой сосуда и подшивали к окружающим тканям.

Далее осуществляли промывку сосудистого русла от сгустков крови. Для данной процедуры использовали 0,5% теплый раствор нашатырного спирта. Процесс промывки считали завершенным при истечении из рассеченных яремных вен прозрачной жидкости, не содержащей сгустков крови.

После промывки для предотвращения вытекания инъекционной массы перекрывали просвет крупных сосудов, поврежденных при отсечении головы и шеи. Так, ветви глубокой и поперечной шейных артерий, а также позвоночные артерии легировали. Для перекрытия просвета позвоночных артерий и сосудов сети спинного мозга в связи с их топографией проводили тампонирование начальных участков позвоночного и правого и левого поперечных каналов серой негигроскопической ватой.

При инфузии, массу, для более полного заполнения сосудистого русла, вводили поочередно через катетеры правой и левой сторон.

При применении методики вазорентгенографии использовали массу, приготовленную по прописи: 1 часть сурика марки М-5, 8 частей скипидара живичного и 2 части глицерина марки Д-98. Также использовали инъекционную массу, разработанную нами и защищенную патентом на изобретение – «Способ изготовления рентгеноконтрастной массы для вазорентгенографии при посмертных исследованиях животных» – регистрационный номер 2530159 от 12.08.2013. В ее состав входят 45,0% свинцовых белил, 45,0% живичного скипидара и 10,0% порошка медицинского гипса. Для получения на рентгеновском снимке точной и полной картины сосудистое русло заполняли дважды. Первую порцию массы делали более жидкой

консистенции для заполнения мелких сосудов, а вторую более густой. Вторую порцию подавали под большим давлением, чем первую, чтобы первая порция массы полностью заполнила все мелкие сосуды. Препараты после инъекции, для коагуляции массы и одновременного фиксирования тканей помещали в 4,0% раствор формальдегида на пять суток. Также данная фиксация необходима для облегчения извлечения головного мозга и осуществления серии сечений его тканей, необходимых для получения вазорентгенограмм без наложения рентгеновских теней парных сосудов противоположных сторон. Для лучшей фиксации головного мозга периодически проводили инъекцию 4,0% раствора формальдегида в полость центрального канала спинного мозга и подбололочные пространства. После фиксации проводили трепанацию черепа и извлекали головной мозг.

Рентгенографию проводили на извлеченных препаратах головного мозга, а также на его препаратах, подготовленных по разработанной и запатентованной нами методике «Способ двухсторонней ангиографии органов головы, головного мозга и шеи животных» регистрационный номер 2662189 от 30.11.2017.

Рентгенографию проводили при следующих технических условиях: сила тока – 50 мА, напряжение на трубке – 35 кВ, фокусное расстояние до 50-60 см, экспозиция – до 1,5-3,0 сек. Для снимков использовали пленку «Kodak». Экспонированную пленку обрабатывали в проявителе «Рентген-2» и фиксировали в растворе «БКФ-2» по общепринятой методике.

При применении методики изготовления коррозионных препаратов, для изучения морфологии сосудистого русла головного мозга и путей его образования, в качестве инъекционной массы использовали пластмассу для изготовления ортодонтических протезов «Редонт-03» и ее модификацию «Редонт-колир». Обе пластмассы идентичны по своему составу и представляют собой мономер холодной полимеризации на основе сополимера акриловой группы типа порошок-жидкость. В наборе «Редонт-колир» имеются красители (красный, желтый, синий) за счет купажирования которых можно получать препараты различных цветов с разной интенсивностью окраски. Для инъекции сосудистого русла порошок с жидкостью разводили в

пропорции 1,0:1,5. Благодаря хорошей текучести данная масса способна заполнять мельчайшие кровеносные сосуды вплоть до терминальных звеньев гемомикроциркуляторного русла. Инъецированные препараты помещали на 48 часов в холодильную камеру с температурным режимом $+4^{\circ}\text{C}$. За данный промежуток времени пластмасса «Редонт» полностью застывает, а исследуемый материал не успевает подвергнуться разложению. По истечении полимеризации приступали к коррозионной обработке препаратов. Для ее облегчения и ускорения, полученные препараты проваривали на медленном огне в течение трех-четырёх часов. Коррозионную обработку проводили в водном растворе гидроокиси калия (разведение 1:2) в течении 4-5 суток. В процессе обработки осуществляли периодическую промывку препаратов в проточной воде для лучшего очищения полимерного отпечатка сосудов от лизированных тканей. Конечным итогом обработки являлся химический лизис тканей. В результате от препарата оставался лишь полимерный отпечаток сосудистого русла. Путем снижения концентрации раствора щелочи в процессе обработки можно достигнуть сохранения костной ткани, что важно при установлении топографии отдельных артерий. В связи с тем, что используемая нами пластмасса не дает усадки и не деформируется в процессе полимеризации, мы смогли провести достоверное измерение диаметра просвета сосудов экстрамурального сосудистого русла головного мозга при помощи электронного штангенциркуля Stainless hardened с ценой деления 0,05 мм.

Изучение особенностей строения полостей мозга осуществляли по разработанной нами универсальной методике (Прусаков, А. В, Зеленовский, Н. В., 2018). Инъекцию полостей мозга проводили через канюлю, вправленную в срединную апертуру IV мозгового желудочка. Данная апертура является естественным анатомическим отверстием, которое соединяет IV мозговой желудочек с подпаутинным пространством. В качестве инъекционной массы использовали пластмассу «Редонт-03» и ее аналог «Редонт-колизр». Приготовление инъекционной массы, инъекцию и дальнейшую обработку инъецированных препаратов осуществляли по схожей методике, которую использовали при изготовлении коррозионных препаратов

артериального русла головного мозга. Однако в связи с достаточной непрочностью мозговой ткани после проварки головного мозга мы не делали коррозионную обработку препаратов в растворе щелочи, а просто удалить ее со слепка полостей мозга вручную. Также систему полостей головного мозга изучали на живых животных с использованием магнитно-резонансной томографии. Последнюю проводили на высокопольном магнитно-резонансном томографе 1.5 T General Elektrik. Для визуализации желудочков мозга проводили внутривенное введение йодсодержащего рентгеноконтрастного препарата омнипак 300. Обработку полученных данных с целью определения основных морфометрических параметров проводили с применением компьютерной программы RadiAnt DICOM Viewer (64-bit).

Фотосъемку полученных результатов исследования осуществляли на цифровую фотокамеру SONY Cyber-shot DSC-H300.

Гистологическому исследованию подвергали основные артериальные сосуды, питающие головной мозг. У курицы, домашних жвачных, домашней свиньи и кабана отбирали кусочки от конечной части мозговых сонных и средней части базилярной артерий. У кролика, лошади, собаки, кошки и рыси евразийской отбирали кусочки от конечной части внутренних сонных и средней части базилярной артерий. Фиксацию материала осуществляли в 4,0% растворе нейтрального формальдегида в течение 24 часов (Гущин, Я. А., Мужикян, А. А., 2014). Далее отобранные пробы по общепринятой методике заливали в парафин (Мужикян, А. А., Макарова, М. Н., Гущин, Я. А., 2014).

Затем изготавливали срезы толщиной 5-7 мкм, которые окрашивали гематоксилином и эозином, трихромом по Массону и по Ван-Гизон. Анализ гистологических препаратов проводился при помощи светооптического микроскопа Carl Zeiss Axio Scope A1 (Германия) при увеличении 25, 50, 100, 200 и 400. Микрофотографирование проводили при помощи цифровой фотокамеры AxioCam ICs 1. Морфометрические измерения проводили вручную при помощи программного обеспечения AxioVision Rel. 4.8. (Германия).

Для проведения электронно-микроскопического исследования структур гематоэнцефалического барьера отбирали образцы нервной ткани из полушарий большого мозга и ствола головного мозга курицы домашней, а также из коры полушарий большого мозга и коры полушарий мозжечка быка домашнего. Для электронно-микроскопического исследования сосудистых тел желудочков мозга и структур гематоликворного барьера отбирали фрагменты тканей из средней части бокового желудочка мозга объемом не более 2 мм³. Полученные образцы фиксировали в растворе 2,0% глутарового альдегида на какодилатном буфере (рН 7,2-7,4) в течение 2 часов, отмывали в трех порциях того же буфера. Постфиксировали в 1,0% растворе четырехокси осмия (приготовленном на какодилатном буфере, рН 7,2-7,4) – 1 час. Обезвоживали в спиртах восходящей концентрации и абсолютном ацетоне. Заливку проводили в эпон-812 по общепринятой методике (Уикли, Б., 1975). Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме (ЛКВ-III - Швеция), контрастировали 2,0% водным раствором уранилацетата и раствором цитрата свинца (Reynolds, E. S., 1963). Фотографировали в электронном микроскопе Jem-1011 (JEOL, Япония) при увеличениях 2500-30 000.

Все указанные в диссертационной работе анатомические термины приводили в соответствии с пятой редакцией «Международной ветеринарной анатомической номенклатуры» (Зеленевский, Н. В., 2013). При описании гистоструктуры и ультраструктуры сосудистых компонентов артериального русла головного мозга терминология указывалась в соответствии с «Международной гистологической номенклатурой» (Семченко, В. В., Самусева, Р. П., Моисеева, М. В., Колосова, В. Л., 1999).

Текст диссертационной работы и автореферата оформляли в соответствии с ГОСТ Р 7.0.11 – 2011 «Диссертация и автореферат диссертации. Структура и правила оформления».

2.2 Сравнительная морфология головного мозга животных

Курица (*Gallus gallus*). В строении головного мозга курицы домашней (рисунок 1, 2) прослеживается ряд принципиальных отличий, свойственных для птиц и не имеющих места у млекопитающих (Прусаков, А. В., Зеленовский, Н. В., 20018). Так, у курицы домашней продолговатый мозг широкий и значительно выступает вентрально. На границе со спинным мозгом он слабо изгибается ро-стрально. Мозговой мост отсутствует. В составе мозжечка можно выделить хорошо развитый червячок, изрезанный поперечными бороздами на десять долей. Его передний конец соприкасается с полушариями конечного мозга. По бокам от червячка лежат слабо развитые боковые доли – клочки.

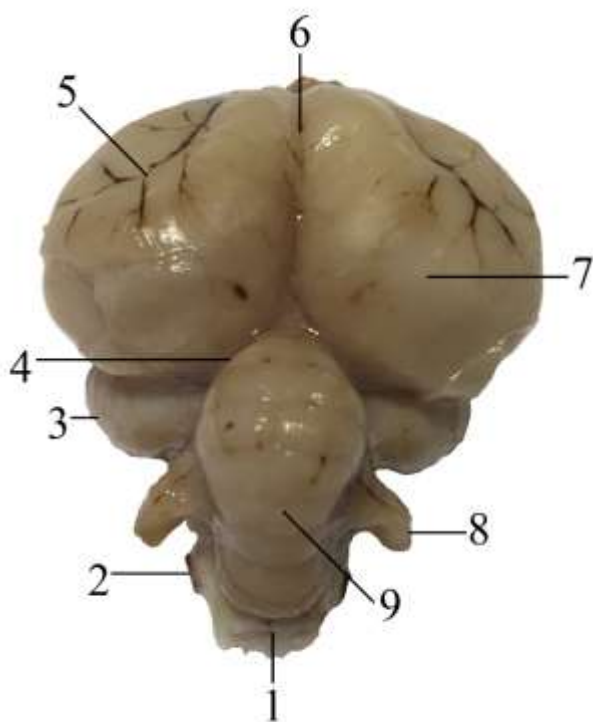


Рисунок 1 – Головной мозг курицы домашней – дорсальная поверхность.

Фотографический снимок макропрепарата:

1 – продолговатый мозг; 2 – место выхода IX, X, XI черепных нервов; 3 – зрительный холм среднего мозга; 4 – поперечная щель; 5 – valescula; 6 – продольная щель; 7 – полушарие конечного мозга; 8 – клочок; 9 – червячок мозжечка.

Средний мозг характеризуется наличием крупного двуххолмия и широкой полости мозгового водопровода. Двуххолмие представлено крупными зрительными холмами при этом слуховые холмы анатомически не развиты. Зрительные холмы в виду сильного развития смещаются за пределы полушарий и хорошо визуализируются со стороны базальной поверхности мозга.

Промежуточный мозг характеризуется отсутствием сосцевидных тел и наличием небольших зрительных бугров, не соединенных друг с другом, между которыми располагается щелевидная полость – третий мозговой желудочек. Воронка, гипофиз и эпифиз развиты хорошо.

В составе конечного мозга курицы домашней можно выделить полушария, обонятельный мозг, полосатые тела и базальные ганглии, а также боковые желу-

дочки. Полушария разделены срединной продольной щелью. Они несколько сдавлены спереди и с боков и имеют форму близкую к капле.

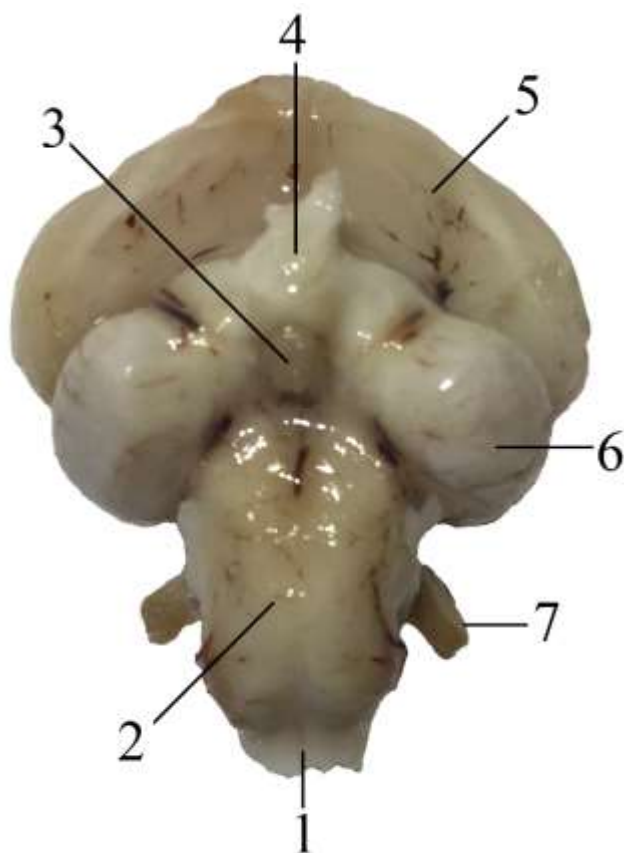


Рисунок 2 – Головной мозг курицы домашней – базальная поверхность. Фотографический снимок макропрепарата:

*1 – спинной мозг; 2 – продолговатый мозг;
3 – гипофиз; 4 – зрительный перекрест;
5 – полушарие конечного мозга;
6 – зрительный холм среднего мозга;
7 – клочок.*

Поверхность полушарий конечного мозга гладкая. Однако на ней можно различить одну пологую борозду

– *valescula*, следующую вдоль латерального края полушария (рисунок 1). Мозолистое тело отсутствует. Основную массу полушарий образуют базальные ганглии. Обонятельные луковицы малы и тесно примыкают к полушариям. Обонятельные тракты и грушевидные доли, выражены очень слабо, так как практически не отделены от остальных частей конечного мозга.

В процессе проведения исследования мы заметили существенную разницу в массе головного мозга до и после фиксации в 4,0% растворе формальдегида. Так, масса фиксированных препаратов увеличивается по сравнению с нативной. Увеличение массы головного мозга мы связываем с замещением в его тканях воды формальдегидом, имеющим по сравнению с ней большую плотность. Так, плотность используемого нами при фиксации тканей мозга 4,0% раствора формальдегида составляла 1,028 г/см³. Поэтому, мы предлагаем для пересчета массы мозга, фиксированного в 4,0% растворе формальдегида, использовать рассчитанный опытным

путем коэффициент пересчета его прижизненной массы равный – 0,896.

Масса головного мозга курицы домашней в среднем составляет $3,12 \pm 0,31$ г. При этом масса большого мозга в среднем равна $2,13 \pm 0,21$ г, а ромбовидного – $0,99 \pm 0,08$ г. Показатели массы головного мозга и его частей курицы домашней приведены в таблице 2.

Таблица 2 – Массовые показатели головного мозга и его частей у изучаемых животных

Вид животного	Общая масса головного мозга (г)	Масса большого мозга (г)	Масса ромбовидного мозга (г)
Курица домашняя	$3,12 \pm 0,31$	$2,13 \pm 0,21$	$0,99 \pm 0,08$
Кролик домашний	$10,85 \pm 1,07$	$8,86 \pm 0,78$	$1,99 \pm 1,83$
Лошадь домашняя	$488,36 \pm 46,79$	$404,59 \pm 39,87$	$83,77 \pm 8,11$
Свинья домашняя	$108,36 \pm 10,72$	$82,24 \pm 8,19$	$26,12 \pm 2,08$
Кабан центральноевропейский	$123,51 \pm 11,96$	$96,11 \pm 9,47$	$27,40 \pm 2,63$
Бык домашний	$438,69 \pm 42,76$	$366,11 \pm 36,13$	$72,58 \pm 7,09$
Коза домашняя	$131,12 \pm 12,87$	$106,53 \pm 10,12$	$24,59 \pm 2,27$
Овца домашняя	$110,87 \pm 10,98$	$91,31 \pm 8,96$	$19,56 \pm 1,89$
Собаки крупных пород	$118,12 \pm 11,77$	$100,36 \pm 9,86$	$17,76 \pm 1,73$
Собаки средних пород	$82,31 \pm 8,09$	$68,42 \pm 6,81$	$13,89 \pm 1,29$
Собаки малых пород	$50,16 \pm 4,97$	$44,11 \pm 4,38$	$6,05 \pm 0,59$
Кошка домашняя	$22,37 \pm 2,13$	$18,11 \pm 1,76$	$4,26 \pm 0,39$
Рысь евразийская	$98,26 \pm 9,36$	$76,43 \pm 7,14$	$21,83 \pm 1,96$

Размер головного мозга курицы домашней коррелирует с размерами черепной полости. Он достигает в длину в среднем $29,62 \pm 2,89$ мм. При этом средняя длина большого мозга составляет $19,05 \pm 1,86$ мм, ширина – $19,86 \pm 1,93$ мм, высота – $12,42 \pm 1,19$ мм. Ромбовидный мозг в среднем достигает длины $13,82 \pm 1,28$ мм, его средняя ширина равна $12,09 \pm 1,17$ мм, а высота – $15,84 \pm 1,48$ мм. Линейные морфометрические показатели головного мозга курицы домашней и его частей приведены в таблице 3.

Таким образом, при средней массе тела $1976,38 \pm 123,44$ г, индекс церебрализации для курицы домашней составляет 0,005. Коэффициент энцефализации для данного вида животных составил 0,166. На большой мозг у курицы домашней в

среднем приходится 68,27%, а на ромбовидный 31,73% от общей массы мозга. Данные о процентном соотношении частей мозга, индексе церебрализации и коэффициенте энцефализации курицы домашней приведены в таблице 4.

Кролик (*Oryctolagus cuniculus*). Головной мозг кролика домашнего устроен в соответствии с общим планом строения головного мозга млекопитающих, однако, отличается примитивностью своего развития. В первую очередь это связано со слабым развитием коры полушарий конечного мозга. Последние имеют относительно небольшие размеры. В передней части они сильно сужены и заострены.

Обонятельные луковицы имеют значительный объем. Мозговой мост выражен нечетко. Мозжечок не имеет компактной формы, уплощен спереди назад и несет относительно небольшие полушария.

В нижней части латеральной поверхности полушария большого мозга (рисунок 3) различима базальная пограничная борозда, состоящая из ростральной и каудальной частей. Границей между ними служит короткая Сильвиева борозда, следующая дорсально. В каудальной части полушария лежит одна сагиттальная борозда. В остальном латеральная и дорсальная поверхности полушария мозга лишены борозд, что характерно для лиссэнцефальных животных. На медиальной поверхности полушария располагаются борозда мозолистого тела и слабо развитая поясная борозда.

Масса головного мозга у кролика домашнего в среднем равна $10,85 \pm 1,07$ г. Большой мозг достигает средней массы $8,86 \pm 0,78$ г, а ромбовидный $1,99 \pm 1,83$ г. Показатели массы головного мозга и его частей кролика домашнего приведены в таблице 2.

Головной мозг кролика домашнего достигает средней длины $39,41 \pm 3,87$ мм. При этом средняя длина большого мозга составляет $28,58 \pm 2,72$ мм, средняя ширина достигает $28,56 \pm 2,78$ мм, а средняя высота – $19,17 \pm 1,84$ мм.

Таблица 3 – Линейные морфометрические показатели головного мозга и его частей у изученных животных

Показатель	Изученное животное					
	Курица домашняя	Кролик домашний	Лошадь домашняя	Свинья домашняя	Кабан центрально- европейский	Бык домашний
Длина головного мозга (мм)	29,62±2,89	39,41±3,87	152,29±15,11	84,92±8,36	96,46±9,58	125,57±11,97
Длина большого мозга (мм)	19,05±1,86	28,58±2,72	104,33±10,06	76,32±7,43	86,67±8,46	88,31±8,62
Ширина большого мозга (мм)	19,86±1,93	28,56±2,78	97,84±9,63	55,86±5,54	63,44±6,12	96,03±9,38
Высота большого мозга (мм)	12,42±1,19	19,17±1,84	66,01±6,52	44,21±4,31	50,19±4,96	62,88±6,14
Длина ромбовидного мозга (мм)	13,82±1,28	15,21±1,46	53,56±5,28	38,43±3,77	43,62±4,29	46,19±4,53
Ширина ромбовидного мозга (мм)	12,09±1,17	21,83±2,09	45,66±4,47	40,52±3,96	46,01±4,55	62,44±6,13
Высота ромбовидного мозга (мм)	15,84±1,48	20,61±1,98	56,78±5,59	36,96±3,57	41,96±4,16	51,76±5,09

Продолжение таблицы 3

Показатель	Изученное животное						
	Коза домашняя	Овца домашняя	Собаки крупных пород	Собаки средних пород	Собаки малых пород	Кошка домашняя	Рысь евразийская
Длина головного мозга (мм)	109,21±10,79	93,58±9,24	92,41±9,13	85,11±8,39	59,08±5,86	51,23±5,07	87,17±8,16
Длина большого мозга (мм)	73,79±7,28	62,36±6,12	84,22±8,37	80,11±7,83	50,36±4,96	39,67±3,87	60,61±5,78
Ширина большого мозга (мм)	65,01±6,43	54,66±5,37	44,94±4,46	49,89±4,91	44,65±4,37	34,16±3,34	53,59±5,02
Высота большого мозга (мм)	44,62±4,38	38,28±3,79	49,88±4,91	41,09±4,61	37,29±3,67	30,11±2,93	38,97±3,71
Длина ромбовидного мозга (мм)	39,96±3,87	33,64±3,26	42,95±4,17	35,11±3,39	19,96±1,93	19,22±1,86	31,63±2,98
Ширина ромбовидного мозга (мм)	47,83±4,71	40,89±3,98	41,27±4,09	40,96±39,87	29,53±2,88	25,11±2,44	40,52±3,94
Высота ромбовидного мозга (мм)	37,58±3,68	31,96±3,14	31,95±3,11	26,17±2,56	25,23±2,49	18,22±1,76	29,97±2,86

Таблица 4 – Морфометрические показатели головного мозга, индекс церебрализации и коэффициента энцефализации у изученных животных

Изучаемое животное	Показатель			
	Индекс церебрализации	Коэффициент энцефализации	Степень развития большого мозга %	Степень развития ромбовидного мозга%
Курица домашняя	0,005	0,166	68,27	31,73
Кролик домашний	0,018	0,261	81,66	13,34
Лошадь домашняя	0,551	0,717	82,85	17,15
Свинья домашняя	0,096	0,369	75,91	24,09
Кабан центральноевропейский	0,131	0,436	77,82	22,18
Бык домашний	0,420	0,620	83,46	16,54
Коза домашняя	0,353	0,824	81,23	18,77
Овца домашняя	0,249	0,691	82,36	17,64
Собаки крупных пород	0,351	0,907	84,96	15,04
Собаки средних пород	0,296	0,910	83,12	16,88
Собаки малых пород	0,305	1,029	87,94	12,06
Кошка домашняя	0,128	0,757	80,96	19,04
Рысь евразийская	0,492	0,545	77,76	22,24

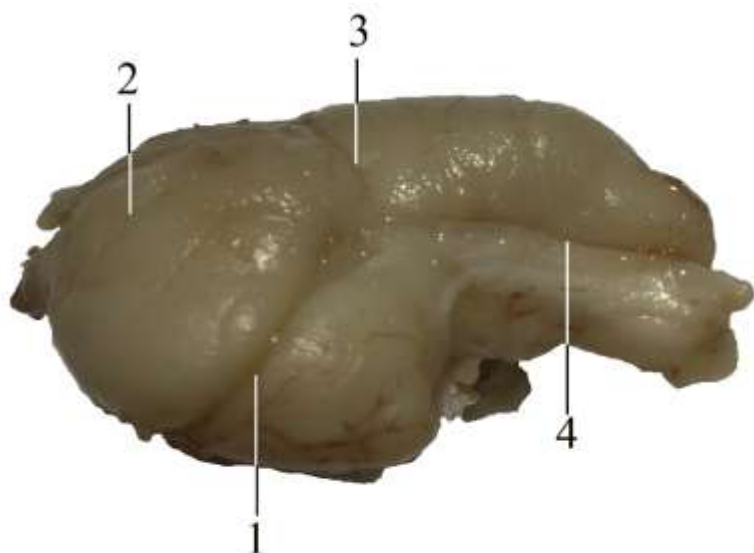


Рисунок 3 – Головного мозга кролика домашнего (латеральная поверхность полушария большого мозга). Фотографический снимок макропрепарата:

1 – каудальная часть базальной борозды; 2 – сагиттальная борозда; 3 – Сильвиева борозда; 4 – роstralная часть базальной борозды.

Длина ромбовидного мозга у кролика домашнего в среднем составляет $15,21 \pm 1,46$ мм, его ширина в среднем равна $21,83 \pm 2,09$ мм, а высота в среднем достигает $20,61 \pm 1,98$ мм. Линейные морфометрические показатели головного мозга кролика домашнего и его частей приведены в таблице 3. Таким образом, при средней массе тела $6523,56 \pm 436,24$ г индекс церебрализации для кролика домашнего составляет 0,018. Коэффициент энцефализации для данного вида животных составил 0,261. На большой мозг в среднем приходится 81,66%, а на ромбовидный 13,34% от общей массы мозга. Данные о процентном соотношении частей мозга, индексе церебрализации и коэффициенте энцефализации кролика домашнего приведены в таблице 4.

Лошадь домашняя (*Equus ferus caballus*). Головной мозг лошади домашней сравнительно длинный и более сжат с боков чем у жвачных животных. Полушария большого мозга в меньшей степени надвигаются на мозжечок, чем у жвачных.

У лошади домашней на медиальной поверхности полушария большого мозга (Прусаков, А. В., 2018) вдоль мозолистого тела проходит его борозда (рисунок 4). Параллельно ей спереди проходит эктогенуальная, а сзади – энтоспленальная борозды. Обе они над мозолистым телом объединяются, переходя друг в друга. Над ними проходит поясная борозда. В ее составе можно выделить борозду валика и борозду колена. В борозду валика вливаются поперечная и венечная борозды, пе-

реходящие с дорсальной поверхности полушария. В задней части полушария, параллельно борозде валика проходит энтосплениальная борозда, а также заметна затылочно-височная борозда.

Дорсальная и латеральная поверхности полушарий большого мозга лошади домашней (рисунок 5) изрезаны множеством змеевидно и угловато идущих, многократно делящихся борозд. Между данными разветвлениями очень сложно заметить ход основных борозд. К последним можно отнести Сильвиеву, эктосильвиеву, надсильвиеву, эктомаргинальную, эктолатеральную, и пресильвиеву борозды.

Сильвиева борозда берет начало от базальной пограничной борозды на уровне зрительного перекреста. На поверхности мозга она делится на каудальную, среднюю и ростральную ветви. Каудальная ветвь является самой короткой. Средняя (верхушечная) ветвь следует дорсально. Ростральная ветвь следует ростродорсально.

Эктосильвиева борозда проходит дорсокаудально от средней и каудальной частей Сильвиевой борозды. Надсильвиева борозда состоит из двух частей – собственно надсильвиевой и диагональной борозд. Первая из них дорсально сопровождает эктосильвиеву борозду и отдает ветви, следующие каудально. Вторая следует за ростральной ветвью Сильвиевой борозды.

Эктомаргинальная борозда следует вдоль продольной щели, расположенной между полушариями. В ее составе можно выделить расположенную рострально – венечную и расположенную каудально – латеральную борозды. Между латеральной и эктосильвиевой бороздами проходит слабая эктолатеральная борозда.

Лобная часть плаща несет на себе пресильвиеву борозду. Дорсально она приближается к венечной борозде. В затылочном отделе полушарий медиально от латеральной борозды и параллельно ей тянется эктолатеральная борозда.

Масса головного мозга у лошади домашней в среднем равна $488,36 \pm 46,79$ г. При этом большой мозг достигает средней массы $404,59 \pm 39,87$ г, а ромбовидный $83,77 \pm 8,11$ г. Показатели массы головного мозга и его частей лошади домашней приведены в таблице 2.

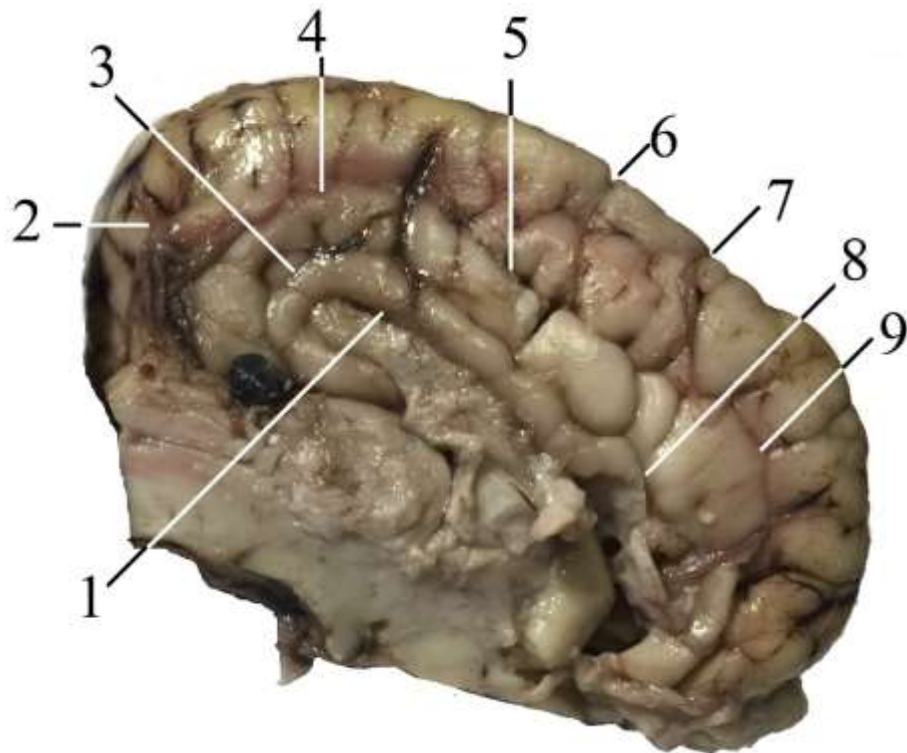


Рисунок 4 – Борозды медиальной поверхности полушарий большого мозга лошади домашней. Фотографический снимок макропрепарата:

1 – борозда мозолистого тела; 2 – затылочно-височная борозда; 3 – энтосплениальная борозда; 4 – борозда валика; 5 – поясная борозда; 6 – поперечная борозда; 7 – венечная борозда; 8 – энтогенуальная борозда; 9 – борозда колена.

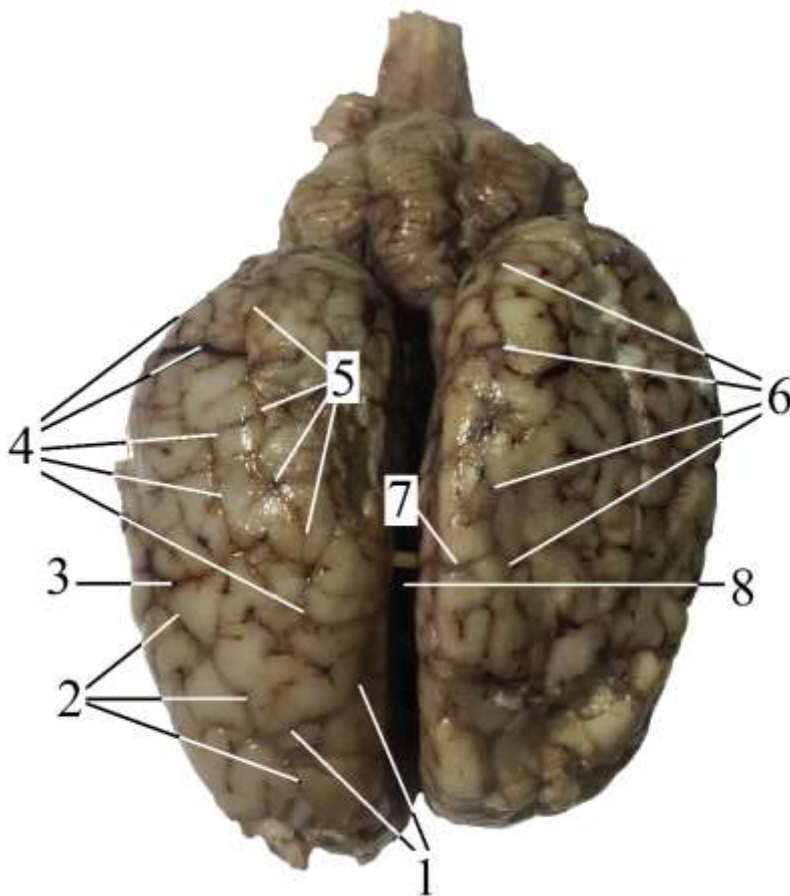


Рисунок 5 – Борозды дорсальной поверхности полушарий большого мозга лошади домашней. Фотографический снимок макропрепарата:

Фотографический снимок макропрепарата:

*1 – венечная борозда;
2 – пресильвиева борозда;
3 – диагональная борозда;
4 – эктосильвиева борозда;
5 – надсильвиева борозда;
6 – латеральная борозда;
7 – поперечная борозда;
8 – продольная щель.*

Головной мозг лошади домашней достигает средней длины $152,29 \pm 15,11$ мм. При этом средняя длина большого мозга составляет $104,33 \pm 10,06$ мм, средняя ширина достигает $97,84 \pm 9,63$ мм, его средняя высота – $66,01 \pm 6,52$ мм. Длина ромбовидного мозга у лошади в среднем составляет $53,56 \pm 5,28$ мм, его ширина в среднем равна $45,66 \pm 4,47$ мм, а высота в среднем достигает $56,78 \pm 5,59$ мм. Линейные морфометрические показатели головного мозга лошади домашней и его частей приведены в таблице 3.

Таким образом, при средней массе тела $432659,36 \pm 29423,46$ г индекс церебрализации для лошади домашней составляет 0,551. Коэффициент энцефализации для данного вида животных составил 0,717. На большой мозг в среднем приходится 82,85%, а на ромбовидный 17,15% от общей массы мозга. Данные о процентном соотношении частей мозга, индексе церебрализации и коэффициенте энцефализации лошади домашней приведены в таблице 4.

Парнокопытные (Artiodactyla), нежвачные (Nonruminantia), семейство свиньи (Suidae). Свинья домашняя (sus scrofa domesticus). Кабан центрально-европейский (sus scrofa).

По полученным данным (Прусаков, А. В., Зеленецкий, Н. В., 2018) головной мозг представителей семейства свиней характеризуется сильным развитием обонятельных трактов. Извилины на поверхности полушарий конечного мозга у представителей данного семейства выражены менее четко чем у хищных. Головной мозг имеет характерный изгиб, направленный дорсально.

У свиньи домашней ход и ветвление борозд на поверхности полушарий большого мозга схож со жвачными и идентичен с кабаном центральноевропейским.

На медиальной поверхности полушария (рисунок 7) располагается борозда мозолистого тела. В передней части полушария параллельно ей проходит генуальная борозда, огибающая колена мозолистого тела. Дорсальнее ее следует энтогенуальная борозда, оканчивающаяся на поперечной борозде. Каудальнее мозолистого тела, за его валиком, параллельно каудальной части борозды мозолистого тела проходит энтосплениальная борозда.

Рисунок 6 – Борозды дорсальной поверхности полушарий большого мозга кабана центральноевропейского. Фотографический снимок макропрепарата:

центральноевропейского. Фотографический снимок макропрепарата:

макропрепарата:

- 1 – венечная борозда;
- 2 – диагональная борозда;
- 3 – роstralная ветвь надсильвиевой борозды;
- 4 – соединительная борозда;
- 5 – дорсальная ветвь надсильвиевой борозды;
- 6 – каудальная ветвь надсильвиевой борозды;
- 7 – энтолатеральная борозда;
- 8 – латеральная борозда;
- 9 – эктолатеральная борозда;
- 10 – каудальная ветвь надсильвиевой борозды;
- 11 – эктосильвиева борозда;
- 12 – Сильвиева борозда;
- 13 – дорсальная ветвь надсильвиевой борозды.

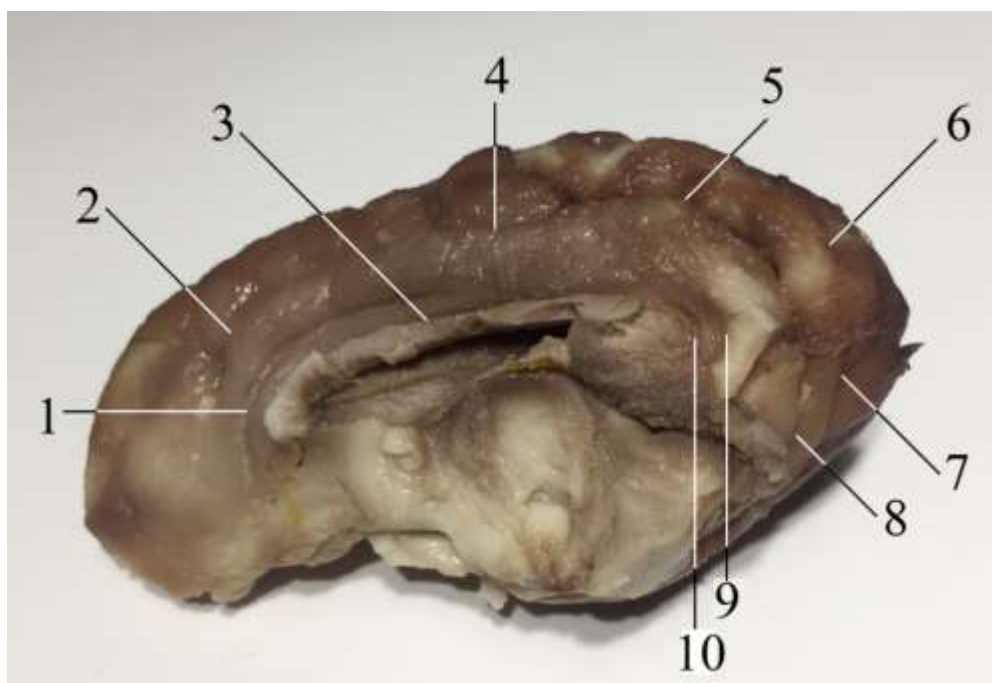
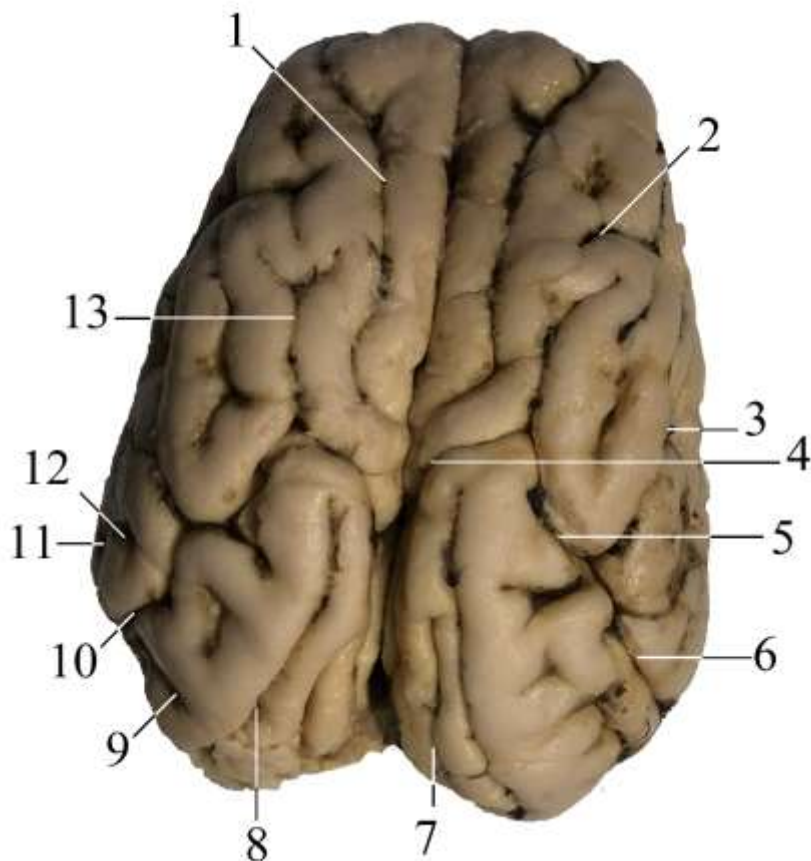


Рисунок 7 – Борозды медиальной поверхности полушарий большого мозга свиньи домашней. Фотографический снимок макропрепарата:

- 1 – генуальная борозда; 2 – энтогенуальная борозда; 3 – борозда мозолистого тела;
- 4 – поперечная борозда; 5 – поясная борозда; 6 – эктомаргинальная борозда;
- 7 – затылочно-височная борозда; 8 – медиальная пограничная щель; 9 – энтоспленальная борозда; 10 – каудальная часть борозды мозолистого тела.

Каудовентральная часть медиальной поверхности полушария, расположенная в области перепончато-мозжечкового намета, несет на себе медиальную пограничную щель и затылочно-височную борозду. Медиальная пограничная щель является каудомедиальной границей грушевидной доли. Затылочно-височная борозда является каудальным продолжением базальной борозды. В дорсальной части полушария выше энтоспленниальной борозды проходит поясная борозда. Над последней проходит эктомаргинальная борозда.

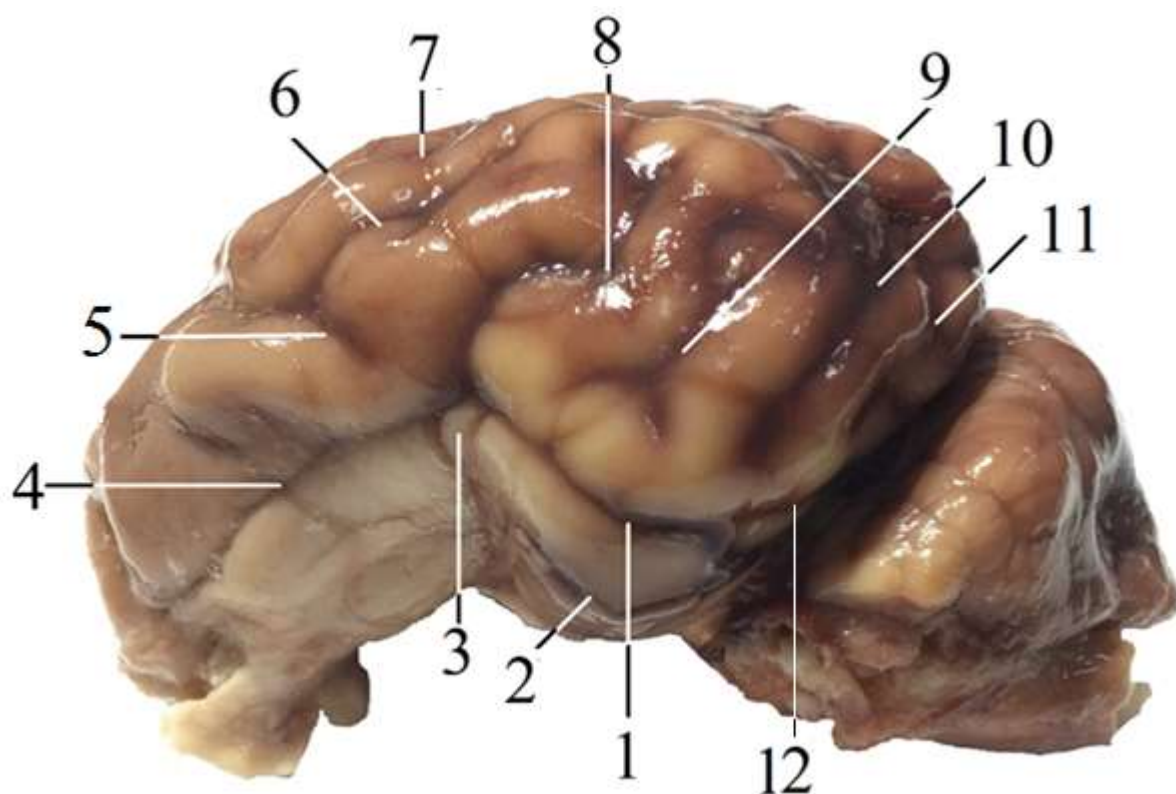


Рисунок 8 – Борозды латеральной и латероventральной поверхностей полушария большого мозга свиньи домашней.

Фотографический снимок макропрепарата:

- 1 – каудальная часть базальной пограничной борозды; 2 – медиальная пограничная борозда;
 3 – островок Рейля; 4 – ростральная часть базальной пограничной борозды;
 5, 6 – диагональная борозда; 7 – ростральная ветвь надсильвиевой борозды;
 8 – Сильвиева борозда; 9 – эктосильвиева борозда; 10 – надсильвиева борозда;
 11 – эктолateralная борозда; 12 – затылочно-височная борозда.*

На латероventральной поверхности полушарий (рисунок 8) располагаются базальная (обонятельная) и медиальная (щель гиппокампа) пограничные борозды.

Латеральная поверхность полушария (рисунок 8) несет на себе постоянные Сильвиеву, эктосильвиеву и надсильвиеву борозды. Сильвиева (латеральная) борозда у свиней, в отличие от жвачных, не разделяется на ветви, а следует дорсально. В ее глубине заметен островок Рейля. Эктосильвиева борозда у свиней следует венотродорсально практически параллельно Сильвиевой борозде. То есть она располагается перпендикулярно по отношению к обонятельной борозде.

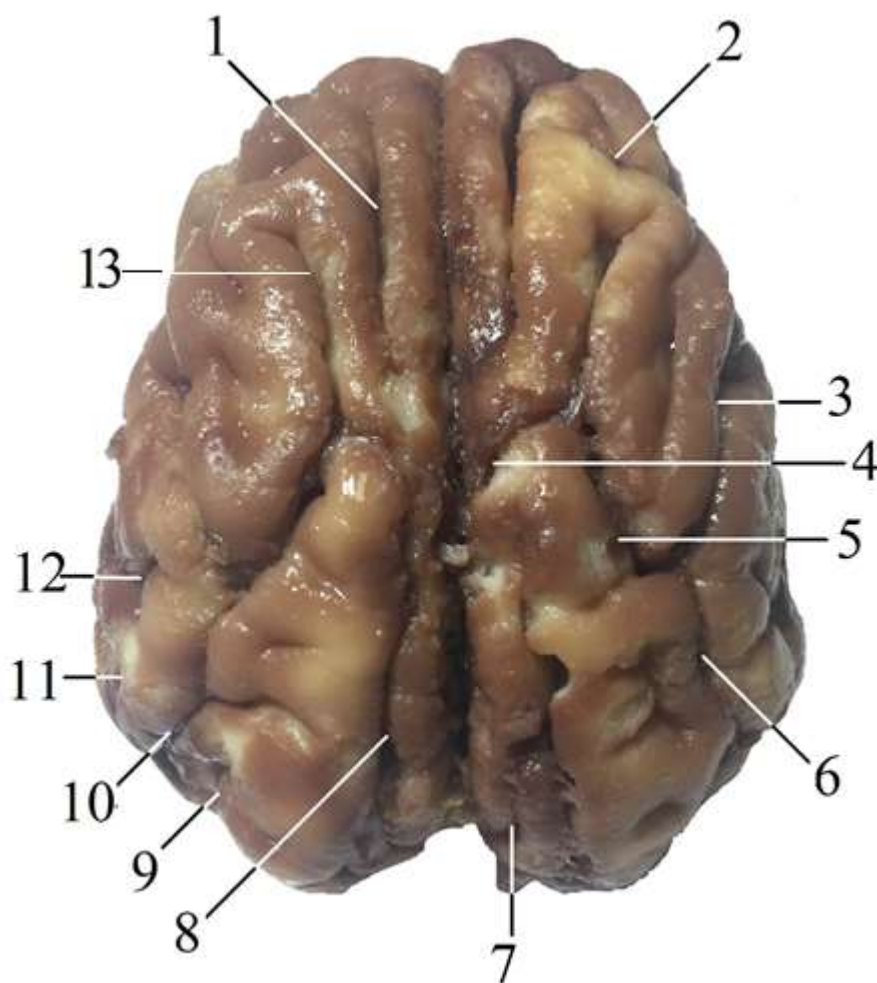


Рисунок 9 – Борозды дорсальной поверхности полушарий большого мозга свиньи домашней. Фотографический снимок макропрепарата:

- 1 – венечная борозда; 2 – диагональная борозда; 3 – ростральная ветвь надсильвиевой борозды;
 4 – соединительная борозда; 5 – дорсальная ветвь надсильвиевой борозды;
 6 – надсильвиева борозда; 7 – эктомаргинальная борозда; 8 – латеральная борозда;
 9 – эктолатеральная борозда; 10 – каудальная ветвь надсильвиевой борозды;
 11 – эктосильвиева борозда; 12 – Сильвиева борозда; 13 – дорсальная часть надсильвиевой борозды.

На дорсальной поверхности полушария (рисунок 6, 9) заметна надсильвиева борозда. Она подразделяется на ростральную, каудальную и дорсальную ветви. При этом каудальная ветвь надсильвиевой борозды следует параллельно эктосильвиевой борозде, а дорсальная проходит медиальнее венечной борозды. Медиальнее каудальной ветви надсильвиевой борозды проходит эктомаргинальная борозда. Между ней и продольной щелью следует латеральная борозда.

Масса головного мозга у свиньи домашней в среднем составляет $108,36 \pm 10,72$ г. При этом большой мозг достигает средней массы $82,24 \pm 8,19$ г, а ромбовидный – $26,12 \pm 2,08$ г. Показатели массы головного мозга и его частей свиньи домашней приведены в таблице 2.

Головной мозг свиньи домашней достигает средней длины $84,92 \pm 8,36$ мм. При этом средняя длина большого мозга составляет $76,32 \pm 7,43$ мм, средняя ширина достигает $55,86 \pm 5,54$ мм, а его средняя высота – $44,21 \pm 4,31$ мм. Длина ромбовидного мозга в среднем составляет $38,43 \pm 3,77$ мм, его ширина в среднем равна $40,52 \pm 3,96$ мм, а высота в среднем достигает $36,96 \pm 3,57$ мм. Линейные морфометрические показатели головного мозга свиньи домашней и его частей приведены в таблице 3.

Таким образом, при средней массе тела $122327,56 \pm 7356,34$ г индекс церебрализации для свиньи домашней составляет 0,096. Коэффициент энцефализации для данного вида животных составил 0,369. На большой мозг в среднем приходится 75,91%, а на ромбовидный 24,09% от общей массы мозга. Данные о процентном соотношении частей мозга, индексе церебрализации и коэффициенте энцефализации свиньи домашней приведены в таблице 4.

Масса головного мозга у кабана центральноевропейского в среднем составляет $123,51 \pm 11,96$ г. При этом большой мозг достигает средней массы $96,11 \pm 9,47$ г, а ромбовидный – $27,40 \pm 2,63$ г. Показатели массы головного мозга и его частей кабана центральноевропейского приведены в таблице 2.

Головной мозг кабана центральноевропейского достигает средней длины $96,46 \pm 9,58$ мм. При этом средняя длина большого мозга составляет $86,67 \pm 8,46$ мм, средняя ширина достигает $63,44 \pm 6,12$ мм, а его средняя высота – $50,19 \pm 4,96$ мм. Длина ромбовидного мозга у кабана центральноевропейского в среднем составляет $43,62 \pm 4,29$ мм, его ширина в среднем равна $46,01 \pm 4,55$ мм, а высота в среднем достигает $41,96 \pm 4,16$ мм. Линейные морфометрические показатели головного мозга кабана центральноевропейского и его частей приведены в таблице 3.

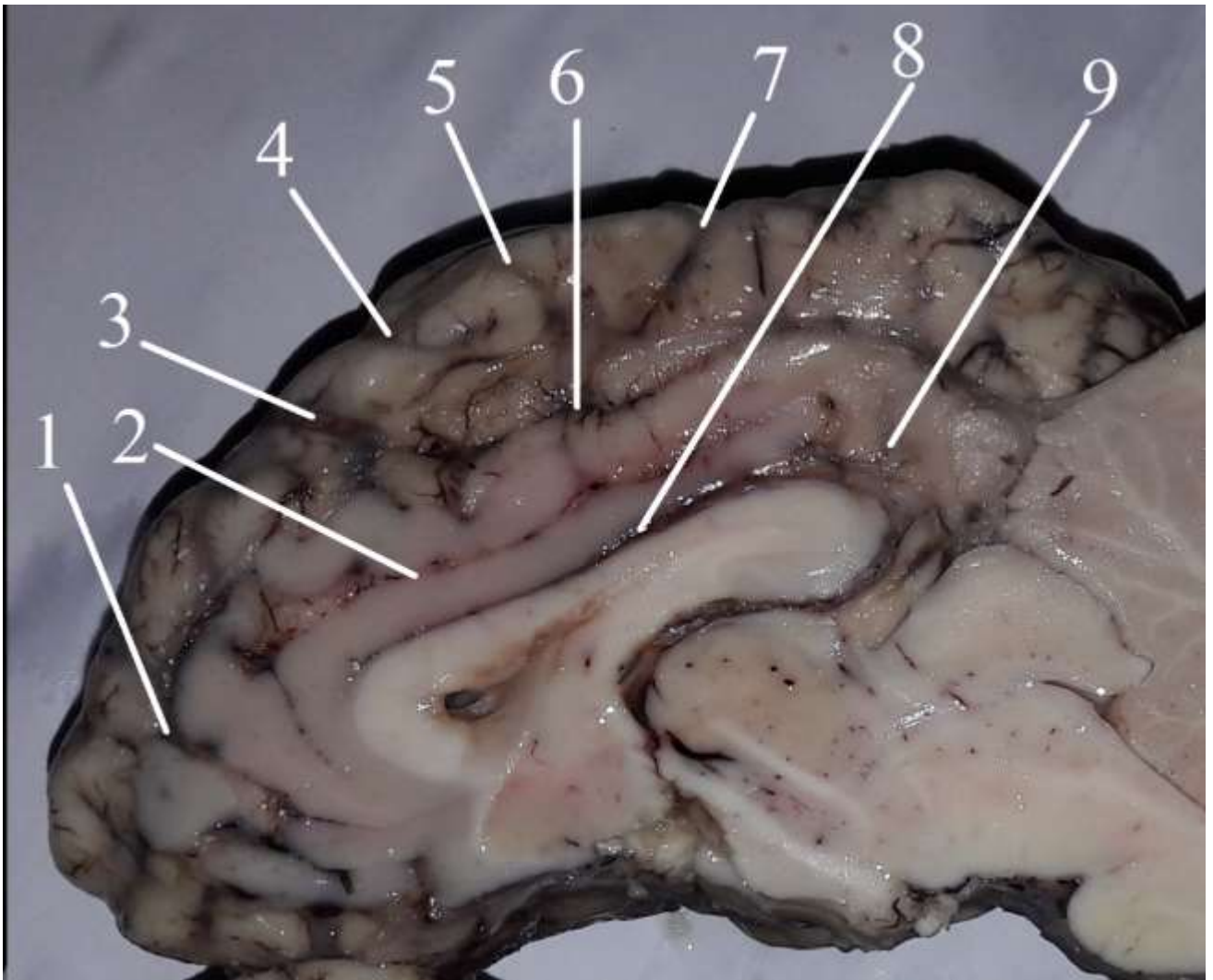


Рисунок 10 – Борозды медиальной поверхности полушарий большого мозга быка домашнего. Фотографический снимок макропрепарата:

1 – энтогенуальная борозда; 2 – генуальная борозда; 3 – крестовидная борозда;

4 – венечная борозда; 5 – латеральная борозда; 6 – поясная борозда;

7 – эндолатеральная борозда; 8 – борозда мозолистого тела; 9 – энтоспленальная борозда.

Таким образом, при средней массе тела $116236,44 \pm 6978,59$ г индекс церебрализации для кабана центральноевропейского составляет 0,131. Коэффициент энцефализации для данного вида животных составил 0,436. На большой мозг в среднем приходится 77,82%, а на ромбовидный 22,18% от общей массы мозга. Данные о процентном соотношении частей мозга, индексе церебрализации и коэффициенте энцефализации кабана центральноевропейского приведены в таблице 4.

Парнокопытные (Artiodactyla), жвачные (Ruminantia), семейство полорогие (Bovidae). Бык домашний (Bos taurus), коза домашняя (Capra hircus), овца домашняя (Ovis aries). У домашних жвачных животных большой мозг сравнительно короткий, широкий и высокий. Его полушария спереди сужены, а сзади значительно расширены. В результате такого строения он приобретает форму, близкую к грушевидной. Полушария большого мозга у жвачных в большей степени надвигаются на мозжечок чем у лошади.

На медиальной поверхности полушарий большого мозга у жвачных (рисунок 10) располагаются две борозды – борозда мозолистого тела и поясная борозда. Борозда мозолистого тела следует вдоль одноименной структуры. Поясная борозда разделяется на ростральную (генуальную или борозду колена) и дорсокаудальную (борозду валика) части. Впереди ростральной части поясной извилины и параллельно ей проходит эктогенуальная борозда.

Каудальнее мозолистого тела и ниже дорсокаудальной части поясной борозды проходит энтосплениальная борозда. Каудовентральная часть медиальной поверхности полушария, расположенная в области перепончато-мозжечкового намента, несет на себе медиальную пограничную щель и затылочно-височную борозду. Медиальная пограничная щель является каудомедиальной границей грушевидной доли. Затылочно-височная борозда является каудальным продолжением базальной борозды.

На латероventральной поверхности полушарий у жвачных (рисунок 11) можно выделить две пограничные борозды. К ним относятся базальная (обонятельная) и медиальная пограничная (щель гиппокампа) борозды.

Базальная пограничная борозда располагается в латеральной части основания головного мозга между обонятельным мозгом и плащом. На уровне Сильвиевой борозды она подразделяется на ростральную и каудальную части. Каудальная часть следует на затылочную долю полушария как затылочно-височная борозда, которая отграничивает друг от друга затылочную и височную доли полушария. Медиальная пограничная борозда служит задней границей грушевидной доли.

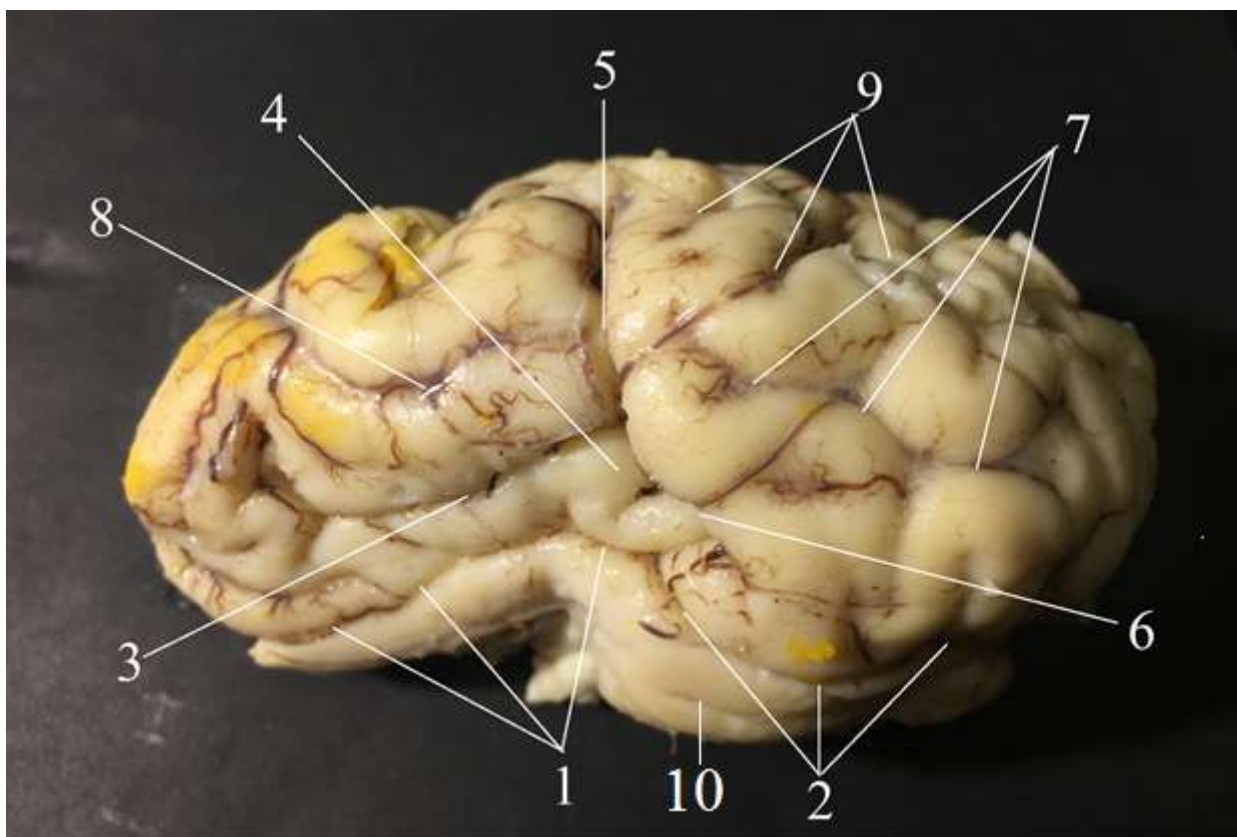


Рисунок 11 – Борозды латеральной и латероventральной поверхностей полушария большого мозга козы домашней. Фотографический снимок с макропрепарата:

*1 – базальная пограничная борозда; 2 – затылочно-височная борозда;
3 – ростральная ветвь Сильвиевой борозды; 4 – островок Рейля; 5 – дорсальная ветвь Сильвиевой борозды; 6 – каудальная ветвь Сильвиевой борозды; 7 – эктосильвиева борозда; 8 – диагональная борозда; 9 – собственно надсильвиева борозда;
10 – медиальная пограничная борозда.*

Латеральная поверхность полушария несет на себе постоянные Сильвиеву, эктосильвиеву и надсильвиеву борозды. Сильвиева борозда берет начало от базальной пограничной борозды в плоскости зрительного перекреста. На поверхности полушария она делится на три ветви – ростральную, среднюю (верхушечную) и ка-

удальную. Ростральная ветвь, является самой длинной и следует параллельно базальной пограничной борозде. Средняя ветвь поднимается дорсально. Каудальная ветвь следует каудовентрально, параллельно начальной части затылочно-височной борозды. В глубине Сильвиевой борозды располагается хорошо различимый участок плаща – островок Рейля.

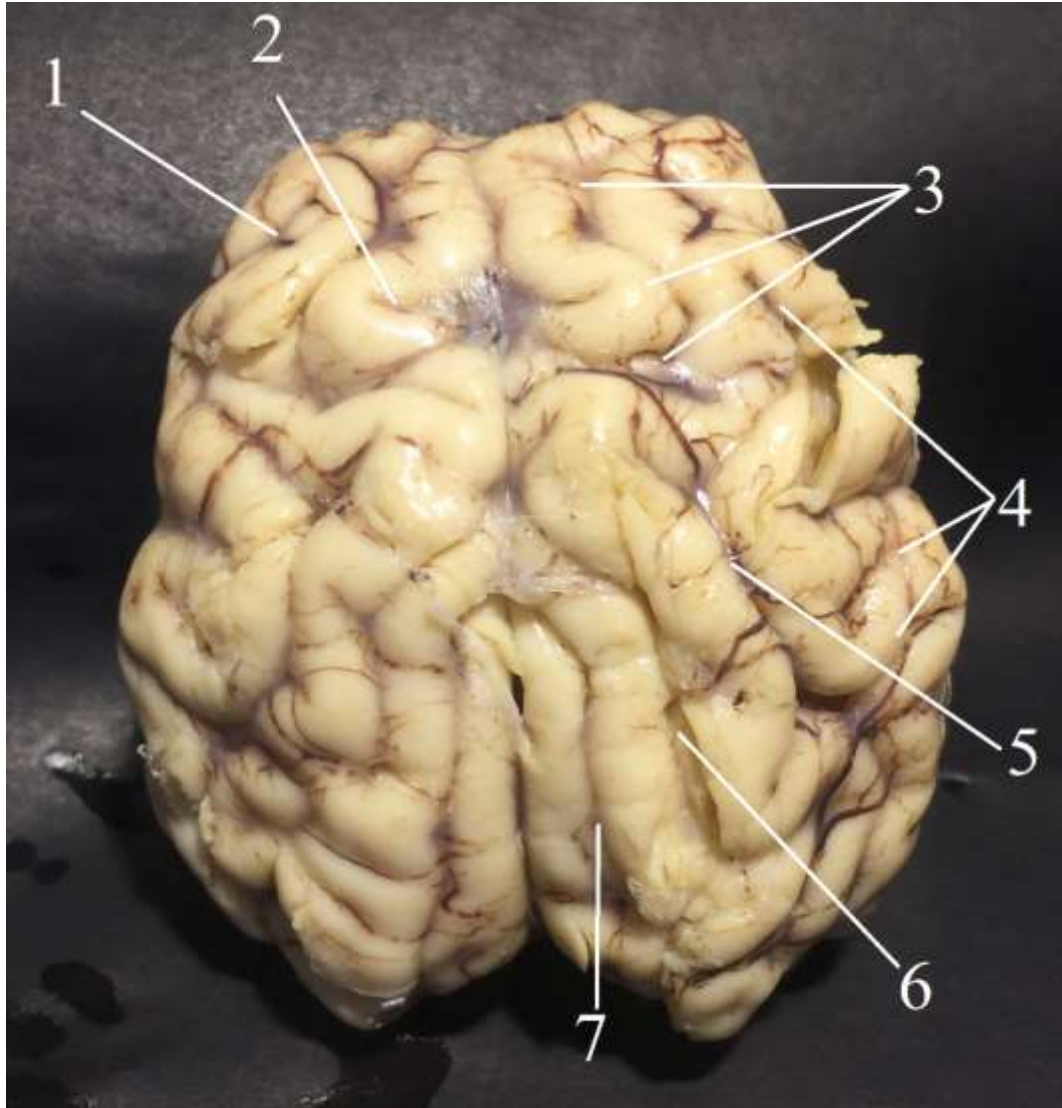


Рисунок 12 – Борозды дорсальной поверхности полушарий большого мозга козы домашней. Фотографический снимок макропрепарата:

1 – пресильвиева борозда; 2 – крестовидная борозда; 3 – диагональная борозда; 4 – эктосильвиева борозда; 5 – собственно надсильвиева борозда; 6 – латеральная борозда; 7 – эктомаргинальная борозда.

Эктосильвиева борозда передней частью располагается каудально за средней ветвью Сильвиевой борозды. Ее задняя часть располагается над каудальной ветвью Сильвиевой борозды.

Надсильвиева борозда состоит из диагональной и собственно надсильвиевой борозд. Диагональная борозда следует параллельно роstralной ветви Сильвиевой борозды, располагаясь от нее дорсально. Собственно надсильвиева борозда проходит параллельно и каудодорсально относительно эктосильвиевой борозды, отдавая на своем пути каудальные ветви.

На дорсальной поверхности полушарий (рисунок 12, 13) параллельно его дорсальному краю проходит эктомаргинальная борозда. Между ней и собственно надсильвиевой бороздой проходит латеральная борозда.

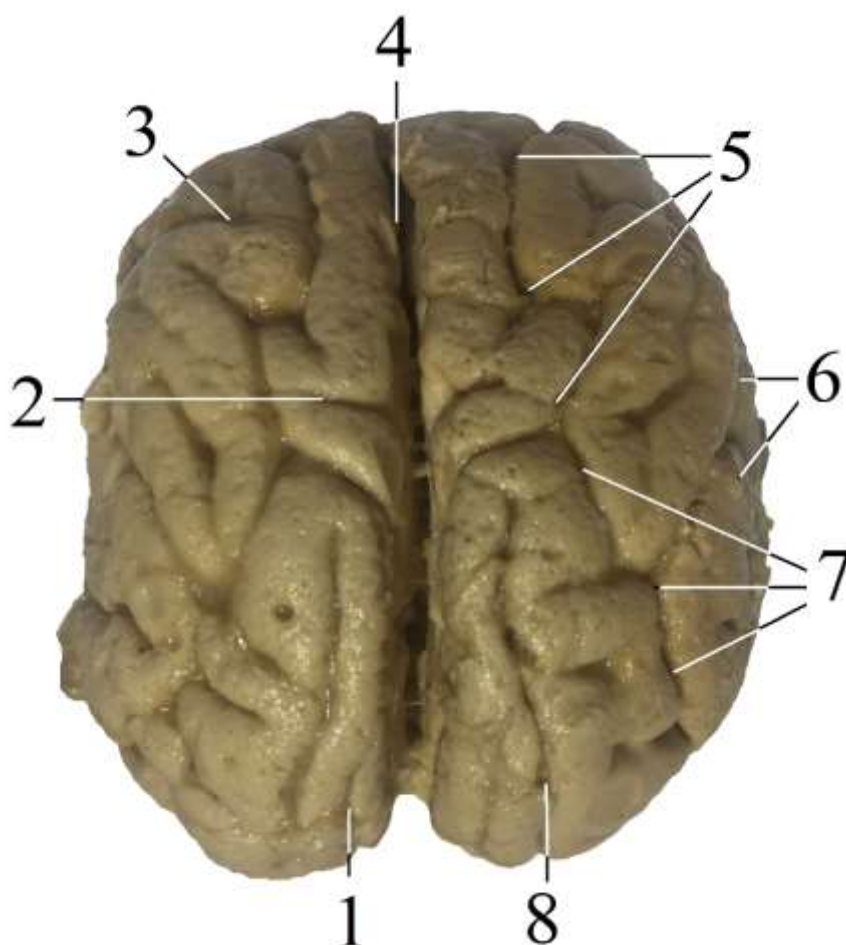


Рисунок 13 – Борозды дорсальной поверхности полушарий овцы домашней.

Фотографический снимок макропрепарата:

- 1 – эктомаргинальная борозда; 2 – крестовидная борозда; 3 – пресильвиева борозда;
4 – продольная щель; 5 – диагональная борозда; 6 – эктосильвиева борозда;
7 – собственно надсильвиева борозда; 8 – латеральная борозда.

В лобном отделе полушарий большого мозга, впереди роstralной ветви Сильвиевой борозды и параллельно ей проходит пресильвиева борозда, которая дорсально примыкает к венечной борозде.

В затылочном отделе полушария, воль его каудального края тянется, переходящая на его медиальную поверхность, энтолатеральная борозда. Медиальнее последней располагается латеральная борозда. Между латеральной и супрасильвиевой бороздами лежит эктолатеральная борозда.

Масса головного мозга у быка домашнего в среднем составляет $438,69 \pm 42,76$ г. При этом большой мозг достигает средней массы $366,11 \pm 36,13$ г, а ромбовидный $72,58 \pm 7,09$ г. Показатели массы головного мозга быка домашнего и его частей приведены в таблице 2.

Головной мозг быка домашнего достигает средней длины $125,57 \pm 11,97$ мм. При этом средняя длина большого мозга составляет $88,31 \pm 8,62$ мм, средняя ширина достигает $96,03 \pm 9,38$ мм, а его средняя высота – $62,88 \pm 6,14$ мм. Длина ромбовидного мозга в среднем составляет $46,19 \pm 4,53$ мм, его ширина в среднем равна $62,44 \pm 6,13$ мм, а высота в среднем достигает $51,76 \pm 5,09$ мм. Линейные морфометрические показатели головного мозга быка домашнего и его частей приведены в таблице 3.

Таким образом, при средней массе тела $458367,57 \pm 27483,68$ г, индекс церебрализации для быка домашнего составляет 0,420. Коэффициент энцефализации для данного вида животных составил 0,620. На большой мозг в среднем приходится 83,46%, а на ромбовидный 16,54% от общей массы мозга. Данные о процентном соотношении частей мозга, индексе церебрализации и коэффициенте энцефализации быка домашнего приведены в таблице 4.

Масса головного мозга у козы домашней в среднем составляет $131,12 \pm 12,87$ г. При этом большой мозг достигает средней массы $106,53 \pm 10,12$ г, а ромбовидный $224,59 \pm 2,27$ г. Показатели массы головного мозга и его частей козы домашней приведены в таблице 2.

Головной мозг козы домашней достигает средней длины $109,21 \pm 10,79$ мм. При этом средняя длина большого мозга составляет – $73,79 \pm 7,28$ мм, средняя ширина достигает $65,01 \pm 6,43$ мм, а его средняя высота – $44,62 \pm 4,38$ мм. Длина ромбовидного мозга у козы домашней в среднем составляет $39,96 \pm 3,87$ мм, его ширина в среднем равна $47,83 \pm 4,71$ мм, а высота в среднем достигает $37,58 \pm 3,68$ мм. Линейные морфометрические показатели головного мозга козы домашней и его частей приведены в таблице 3.

Таким образом, при средней массе тела $48769,37 \pm 2964,77$ г, индекс церебрализации для козы домашней составляет 0,353. Коэффициент энцефализации для данного вида животных составил 0,824. На большой мозг в среднем приходится 81,23%, а на ромбовидный 18,77% от общей массы мозга. Данные о процентном соотношении частей мозга, индексе церебрализации и коэффициенте энцефализации козы домашней приведены в таблице 4.

Борозды головного мозга козы идентичны соответствующим структурам головного мозга быка домашнего.

Масса головного мозга у овцы домашней в среднем составляет $110,87 \pm 10,98$ г. При этом большой мозг достигает средней массы $91,31 \pm 8,96$ г, а ромбовидный $19,59 \pm 1,89$ г. Показатели массы головного мозга и его частей овцы домашней приведены в таблице 2.

Головной мозг овцы домашней достигает средней длины $93,58 \pm 9,24$ мм. При этом средняя длина большого мозга составляет $62,36 \pm 6,12$ мм, средняя ширина достигает $54,66 \pm 5,37$ мм, а его средняя высота – $38,28 \pm 3,79$ мм. Длина ромбовидного мозга в среднем составляет $33,64 \pm 3,26$ мм, его ширина в среднем равна $40,89 \pm 3,98$ мм, а высота в среднем достигает $31,96 \pm 3,14$ мм. Линейные морфометрические показатели головного мозга овцы домашней и его частей приведены в таблице 3.

Таким образом, при средней массе тела $49365,47 \pm 2974,66$ г, индекс церебрализации для овцы домашней составляет 0,249. Коэффициент энцефализации для данного вида животных составил 0,691. На большой мозг в среднем приходится 82,36%, а на ромбовидный 17,64% от общей массы мозга. Данные о процентном

соотношении частей мозга, индексе церебрализации и коэффициенте энцефализации овцы домашней приведены в таблице 4.

Борозды головного мозга овцы идентичны соответствующим структурам головного мозга быка домашнего и козы домашней.

Хищные (Carnivora), собакообразные (Caniformia), семейство псовые (Canidae). Собака домашняя (Canis lupus familiaris). У собаки домашней форма головного мозга зависит от формы черепа (Прусаков, А. В., 2018). Она может быть грушевидной или более округлой. Большая часть мозжечка у собаки домашней прикрыта полушариями большого мозга.

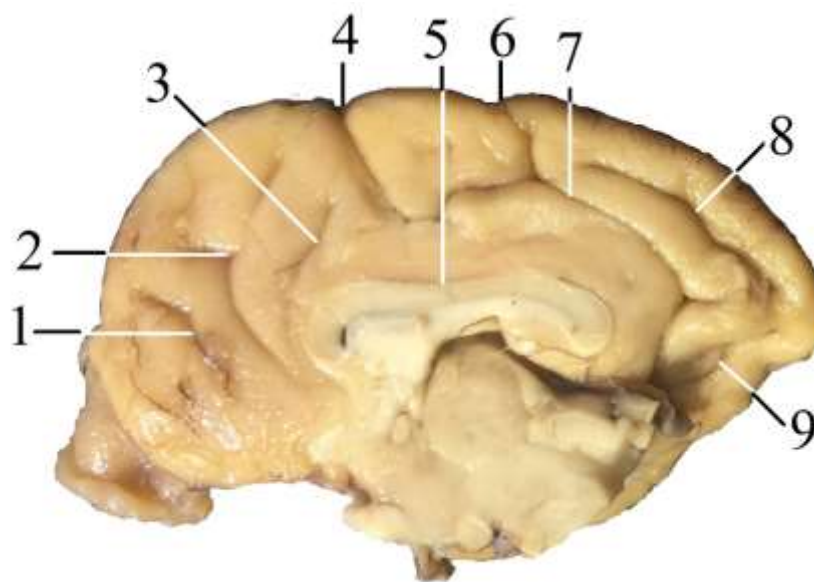


Рисунок 14 – Борозды медиальной поверхности полушария большого мозга английского бульдога. Фотографический снимок макропрепарата:

1 – эктогенуальная борозда; 2 – энтогенуальная борозда; 3 – борозда колена; 4 – крестовидная борозда; 5 – борозда мозолистого тела; 6 – петлевидная борозда; 7 – поясная борозда; 8 – эктоспленальная борозда; 9 – затылочно-височная борозда.

На медиальной поверхности полушария большого мозга (рисунок 14) вокруг мозолистого тела проходит слабо различимая борозда мозолистого тела. Над ней в задней части полушария располагается поясная борозда. Последняя следует параллельно валику мозолистого тела и представлена только бороздой валика, так как борозда колена лежит от нее отдельно. В поясную борозду вливаются крестовидная

и петлевидная борозды, идущие с дорсальной поверхности полушария. В каудодорсальной части полушария, параллельно петлевидной борозде, проходит эктосильвиевая борозда, а в каудовентральной – затылочно-височная борозда. В ростральной части полушария различимы энтогенуальная борозда, борозда колена и эктогенуальная борозда.

На дорсальной поверхности полушарий большого мозга (рисунок 15, 17) у собаки домашней в передней их части заметны ростральные ветви Сильвиевых борозд. За ними располагается крестовидная борозда. За крестовидной бороздой лежит петлевидная борозда. Крестовидная и петлевидная борозды переходят на медиальную поверхность полушария и вливаются в поясную борозду.

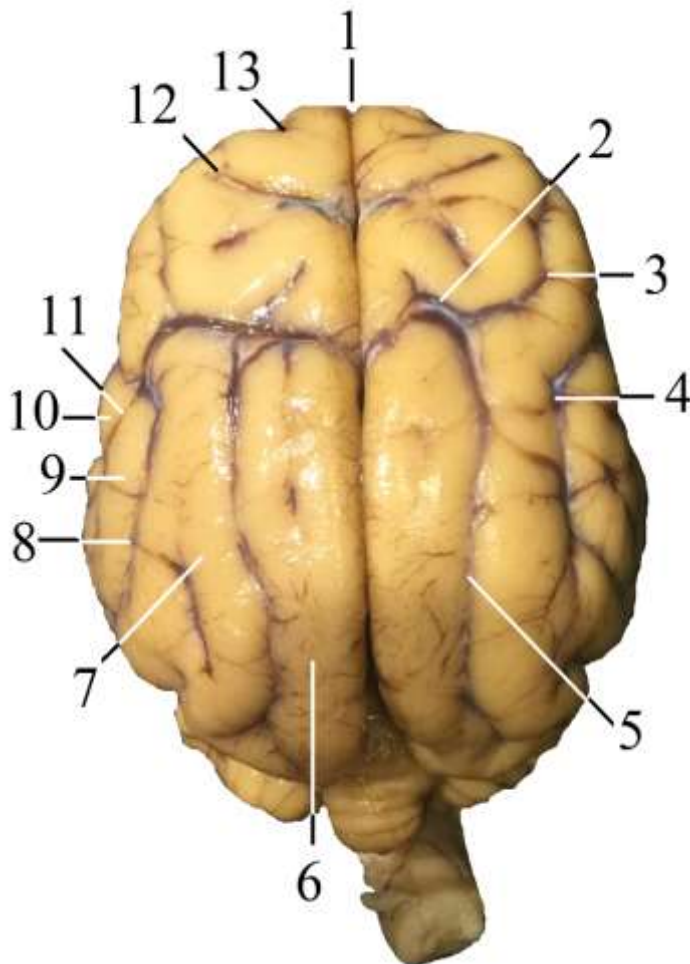


Рисунок 15 – Борозды и извилины дорсальной поверхности полушарий большого мозга английского бульдога.

Фотографический снимок макропрепарата:

- 1 – продольная щель;*
- 2 – петлевидная борозда; 3 – венечная борозда; 4 – ростральная часть надсильвиевой борозды;*
- 5 – эктомаргинальная борозда;*
- 6 – эктомаргинальная извилина;*
- 7 – надсильвиева извилина;*
- 8 – собственно надсильвиева борозда;*
- 9 – эктосильвиева извилина;*
- 10 – Сильвиева извилина;*
- 11 – эктосильвиева борозда;*
- 12 – крестовидная борозда;*
- 13 – ростральная часть базальной пограничной борозды.*

В каудальную часть петлевидной борозды вливается эктомаргинальная борозда, следующая параллельно продольной щели, расположенной между полуша-

риями. От места слияния петлевидной и эктомаргинальной борозд берет начало венечная борозда, следующая в ростральном направлении латероventрально. Венечная и петлевидная борозды, ограничивают расположенную рострально маргинальную извилину. Эктомаргинальная борозда ограничивает эктомаргинальную (четвертую дуговую) извилину, расположенную между ней и продольной бороздой.

Латеральнее эктомаргинальной борозды проходит надсильвиева борозда. Между ними располагается надсильвиева (третья дуговая извилина). Сама надсильвиева борозда состоит из ростральной и аборальной частей. Ростральная часть – диагональная борозда – следует параллельно венечной борозде. Каудальная часть – собственно надсильвиева борозда – следует параллельно эктомаргинальной борозде.

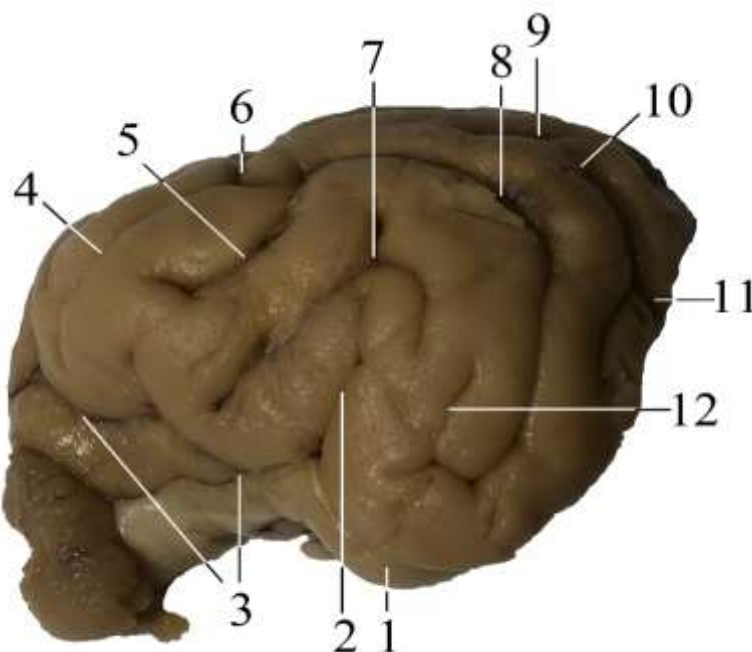


Рисунок 16 – Борозды латеральной поверхности полушарий большого мозга таксы. Фотографический снимок с макропрепарата:

*1 – каудальная часть базальной пограничной борозды; 2 – Сильвиева борозда;
3 – ростральная часть базальной пограничной борозды; 4 – венечная борозда; 5 – диагональная борозда; 6 – петлевидная борозда; 7 – эктосильвиева борозда; 8 – надсильвиева борозда;
9 – эктомаргинальная борозда; 10 – латеральная борозда; 11 – эктолатеральная борозда;
12 – каудальная часть эктосильвиевой борозды.*

На латеральной поверхности полушария большого мозга у собаки домашней (рисунок 16) располагается эктосильвиева извилина (вторая дугообразная) изви-

лина, заключенная между надсильвиевой и эктосильвиевой бороздами. Эктосильвиева борозда проходит над Сильвиевой. Между ними располагается Сильвиева (первая дугообразная) извилина.

Сильвиева борозда у собаки идет дорсально и не разветвляется. Ее дистальный конец разделяет базальную пограничную борозду, лежащую на латеромедиальной поверхности полушария, на ростральную и каудальную части. Латеральная борозда у собаки отсутствует.

Масса головного мозга у собак крупных пород (немецкая овчарка) в среднем составляет $118,12 \pm 11,77$ г. При этом большой мозг достигает средней массы $100,36 \pm 9,86$ г, а ромбовидный – $17,76 \pm 1,73$ г. Показатели массы головного мозга и его частей собак крупных пород приведены в таблице 2.

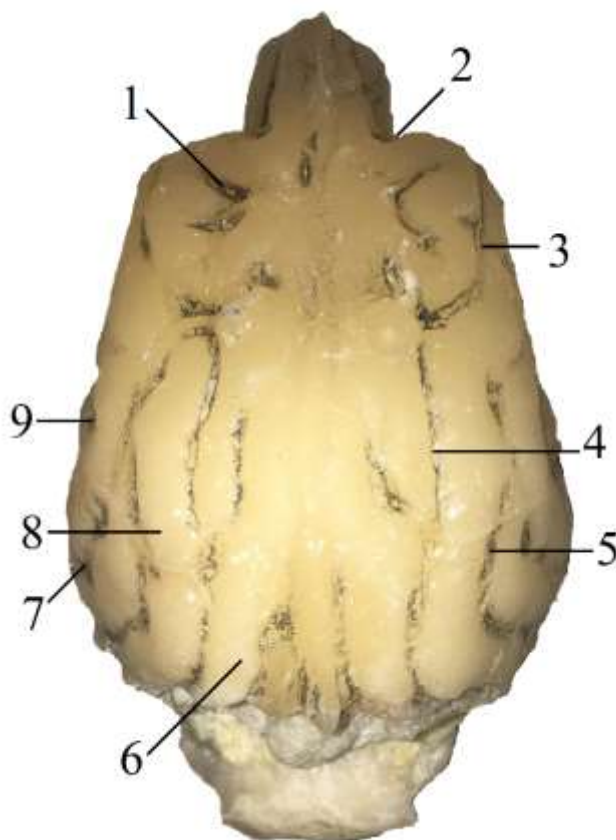


Рисунок 17 – Рельефный слепок коры и ствола головного мозга немецкой овчарки, изготовлен по запатентованной методике. Контрастирование борозд графитом:

- 1 – крестовидная борозда;*
- 2 – ростральная часть базальной пограничной борозды; 3 – венечная борозда; 4 – эктомаргинальная борозда; 5 – ростральная часть надсильвиевой борозды;*
- 6 – эктомаргинальная извилина; 7 – собственно надсильвиева борозда;*
- 8 – надсильвиева извилина;*
- 9 – эктосильвиева борозда.*

Головной мозг собак крупных пород достигает средней длины $92,41 \pm 9,13$ мм. При этом средняя длина большого мозга составляет $84,22 \pm 8,37$ мм, средняя ширина достигает $44,94 \pm 4,46$ мм, а его средняя высота – $49,88 \pm 4,91$ мм. Длина ромбовидного мозга у собак крупных пород в среднем составляет $42,95 \pm 4,17$ мм, его ширина в среднем

равна $41,27 \pm 4,09$ мм, а высота в среднем достигает $31,95 \pm 3,11$ мм. Линейные морфометрические показатели головного мозга собак крупных пород и его частей приведены в таблице 3.

Таким образом, при средней массе тела $39732,63 \pm 2381,69$ г, индекс церебрализации для собак крупных пород составляет 0,351. Коэффициент энцефализации для данных животных составил 0,907. На большой мозг в среднем приходится 84,96%, а на ромбовидный 15,04% от общей массы мозга. Данные о процентном соотношении частей мозга, индексе церебрализации и коэффициенте энцефализации собак крупных пород приведены в таблице 4.

Масса головного мозга у собак средних пород (английский бульдог) в среднем составляет $82,31 \pm 8,09$ г. При этом большой мозг достигает средней массы $68,42 \pm 6,81$ г, а ромбовидный – $13,89 \pm 1,29$ г. Показатели массы головного мозга и его частей собак средних пород приведены в таблице 2.

Головной мозг собак средних пород достигает средней длины $85,11 \pm 8,39$ мм. При этом средняя длина большого мозга составляет $80,11 \pm 7,83$ мм, средняя ширина достигает $49,89 \pm 4,91$ мм, а его средняя высота – $41,09 \pm 4,61$ мм. Длина ромбовидного мозга у собак средних пород в среднем составляет $35,11 \pm 3,39$ мм, его ширина в среднем равна $40,96 \pm 39,87$ мм, а высота в среднем достигает $26,17 \pm 2,56$ мм. Линейные морфометрические показатели головного мозга собак средних пород и его частей приведены в таблице 3.

Таким образом, при средней массе тела $22863,21 \pm 1379,78$ г, индекс церебрализации для собак средних пород составляет 0,296. Коэффициент энцефализации для данных животных составил 0,910. На большой мозг в среднем приходится 83,12%, а на ромбовидный 16,88% от общей массы мозга. Данные о процентном соотношении частей мозга, индексе церебрализации и коэффициенте энцефализации собак средних пород приведены в таблице 4.

Масса головного мозга у собак малых пород (такса) в среднем составляет $50,16 \pm 4,97$ г. При этом большой мозг достигает средней массы $44,11 \pm 4,38$ г, а ром-

бовидный – $6,05 \pm 0,59$ г. Показатели массы головного мозга и его частей собак малых пород приведены в таблице 2.

Головной мозг собак малых пород достигает средней длины $59,08 \pm 5,86$ мм. При этом средняя длина большого мозга составляет $50,36 \pm 4,96$ мм, средняя ширина достигает $44,65 \pm 4,37$ мм, а его средняя высота – $37,29 \pm 3,67$ мм. Длина ромбовидного мозга у собак малых пород в среднем составляет $19,96 \pm 1,93$ мм, его ширина в среднем равна $29,53 \pm 2,88$ мм, а высота в среднем достигает $29,53 \pm 2,88$ мм. Линейные морфометрические показатели головного мозга собак малых пород и его частей приведены в таблице 3.

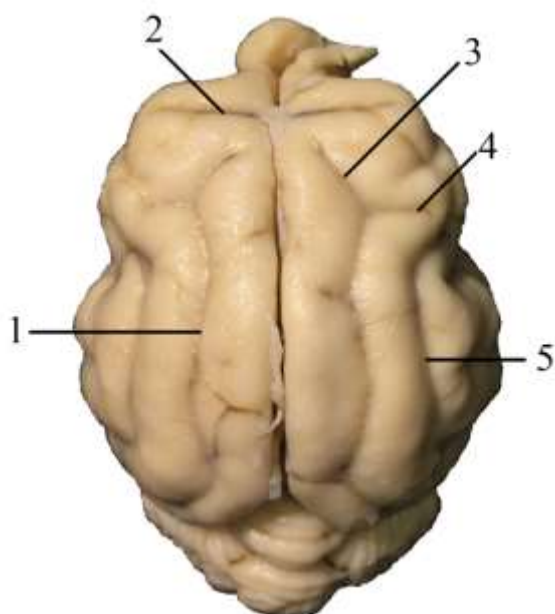


Рисунок 18 – Борозды дорсальной поверхности полушарий большого мозга кошки домашней. Фотографический снимок макропрепарата:

*1 – эктомаргинальная борозда;
2 – крестовидная борозда; 3 – петлевидная борозда; 4 – венечная борозда;
5 – надсильвиева борозда.*

Таким образом, при средней массе тела $8261,28 \pm 483,66$ г, индекс церебрализации для собак малых пород составляет $0,305$. Коэффициент энцефализации для данных животных составил $1,029$. На большой мозг в среднем приходится $87,94\%$, а на ромбовидный $12,06\%$ от общей массы мозга. Данные о процентном соотношении частей мозга, индексе церебрализации и коэффициенте энцефализации собак малых пород приведены в таблице 4.

Хищные (Carnivora), кошачьи (Felidae), подсемейство малые кошки (Felinae). Кошка домашняя (Felis silvestrus catus), рысь евразийская (Lynx lynx). На дорсальной поверхности плаща (рисунок 18) у кошки домашней (Прусиков, А. В., 2018) располагается четко обозначенная крестовидная борозда. Переходя на медиальную поверхность полушария, она вливается в поясную борозду. У

рыси евразийской данная борозда достигает борозды мозолистого тела (рисунок 19).

За крестовидной бороздой располагаются петлевидная и венечная борозды. Петлевидная следует краниомедиально, а венечная – краниолатерально.

Между венечной бороздой и роstralной частью надсильвиевой борозды располагается венечная извилина. Сливаясь аборально, петлевидная и венечная борозды дают начало эктоморгинальной борозде. Последняя следует параллельно продольной щели между полушариями и ограничивает эктомаргинальную извилину. Латеральнее от эктоморгинальной борозды проходит надсильвиева борозда. Ее роstralная часть носит название диагональной борозды.

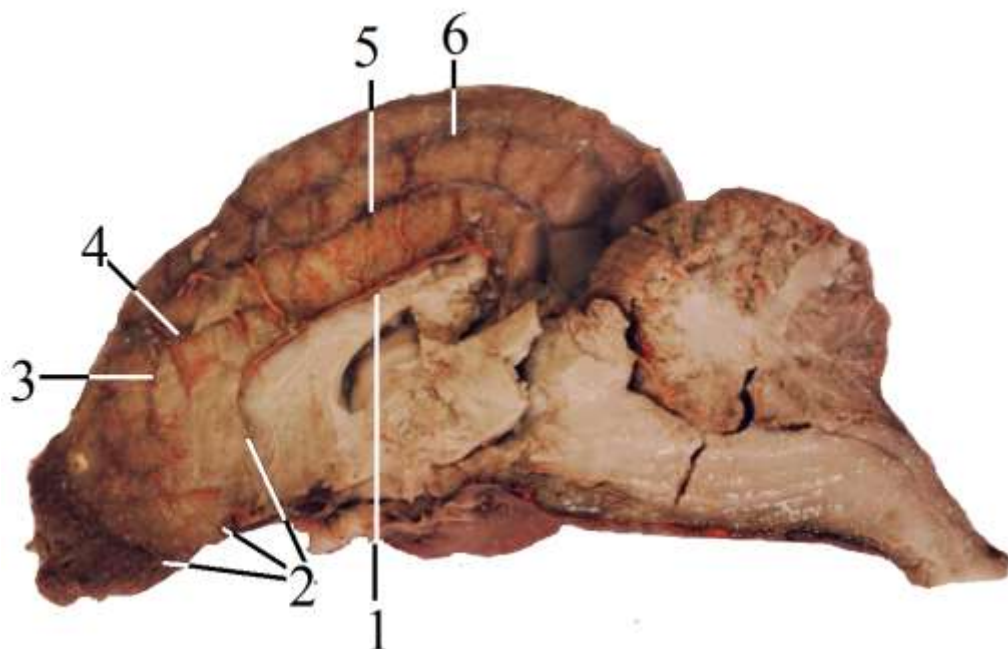


Рисунок 19 – Борозды медиальной поверхности полушария большого мозга рыси евразийской. Фотографический снимок макропрепарата:

*1 – борозда мозолистого тела; 2 – роstralная часть борозды мозолистого тела;
3 – эктогенуальная борозда; 4 – крестовидная борозда; 5 – поясная борозда;
6 – эктосплениальная борозда.*

Латероventральная поверхность полушария большого мозга у кошки домашней (рисунок 20) и рыси евразийской (рисунок 22) несет на себе базальную пограничную борозду. Она подразделяется на роstralную и каудальную части, идущей дорсально Сильвиевой бороздой. Последняя не разветвляется, что дает возмож-

ность называть ее у данных представителей семейства кошачьих псевдосильвиевой. Вокруг нее располагается Сильвиева (первая дугообразная) извилина.

Спереди и сзади от Сильвиевой борозды у кошки домашней располагается неполная эктосильвиева борозда, состоящая из краниальной и каудальной частей. За счет отсутствия средней части у кошки домашней она не замыкается дорсально. У рыси евразийской эктосильвиева борозда полная и включает в своем составе все три части.

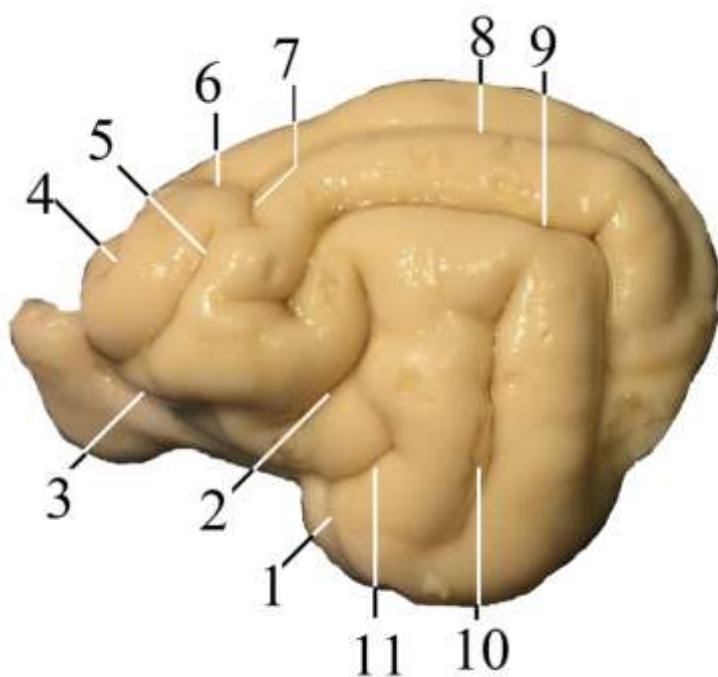


Рисунок 20 – Борозды латеральной и латероventральной поверхностей полушария большого мозга кошки домашней. Фотографический снимок макропрепарата:

1 – каудальная часть базальной борозды; 2 – краниальная часть эктосильвиевой борозды; 3 – роstralная часть базальной борозды; 4 – крестовидная борозда; 5 – пресильвиева борозда; 6 – петлевидная борозда; 7 – венечная борозда; 8 – эктомаргинальная борозда; 9 – надсильвиева борозда; 10 – каудальная часть эктосильвиевой борозды; 11 – Сильвиева (псевдосильвиева) борозда.

Извилину, лежащую над данными бороздами, следует считать эктосильвиевой (второй дугообразной). Над последней проходит надсильвиева борозда. Ограниченная ею нижняя часть полушария, носит название височной доли. Параллельно надсильвиевой проходит эктомаргинальная борозда. Латеральная борозда у кошки домашней и рыси евразийской отсутствует.

В роstralной части полушария располагается пресильвиева борозда. Она берет начало от роstralной части базальной пограничной борозды. Расположенный перед ней участок полушария носит название лобной доли. Помимо этого, пресильвиева борозда вместе с крестовидной бороздой образуют переднюю границу теменной доли. Ее задней границей служит петлевидная борозда, а вентральная граница проходит по уровню надсильвиевой борозды.

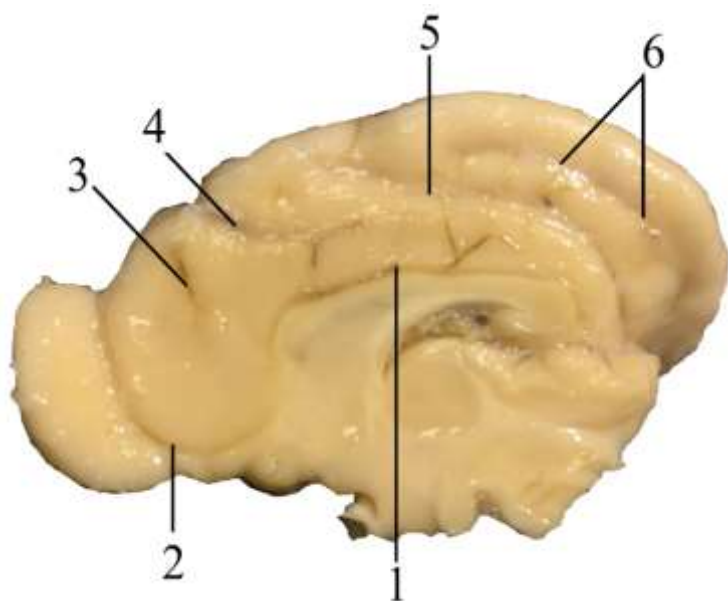


Рисунок 21 – Борозды медиальной поверхности полушария большого мозга кошки домашней. Фотографический снимок макропрепарата:

*1 – борозда мозолистого тела;
2 – роstralная часть борозды мозолистого тела;
3 – эктогенуальная борозда;
4 – крестовидная борозда;
5 – поясная борозда;
6 – эктосплениальная борозда.*

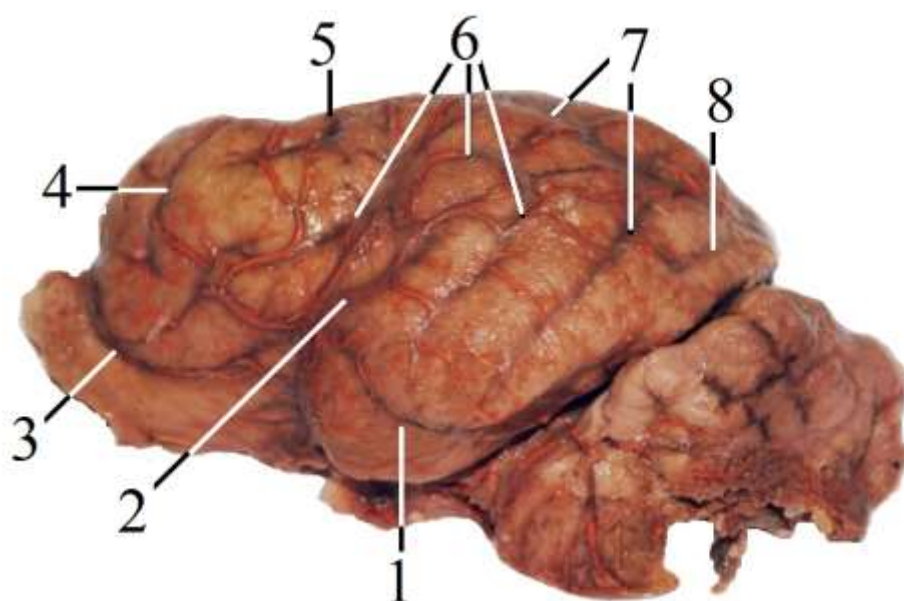


Рисунок 22 – Борозды латеральной и латероventральной поверхностей полушария большого мозга рыси евразийской.

Фотографический снимок макропрепарата:

*1 – каудальная часть базальной борозды; 2 – Сильвиева борозда; 3 – роstralная часть базальной борозды; 4 – пресильвиева борозда; 5 – крестовидная борозда;
6 – эктосильвиева борозда; 7 – надсильвиева борозда; 8 – эктомаргинальная борозда.*

Медиальная поверхность полушария большого мозга кошачьих (рисунок 21) несет сильно развитую борозду мозолистого тела. Ее роstralная часть следует по

вентрокраниальному краю полушария, отграничивая обонятельные тракты и луковичу. Над бороздой мозолистого тела следует поясная борозда, состоящая только из борозды валика. В поясную борозду впадает крестовидная борозда. Передняя часть поясной борозды – борозда колена – отсутствует. В задней части полушария над поясной бороздой располагается эктоспленальная борозда. Под крестовидной бороздой, впереди роstralной части борозды мозолистого тела располагается эктогенуальная борозда.

Масса головного мозга у кошки домашней в среднем составляет $22,37 \pm 2,13$ г. При этом большой мозг достигает средней массы $18,11 \pm 1,76$ г, а ромбовидный – $4,26 \pm 0,39$ г. Показатели массы головного мозга и его частей кошки домашней приведены в таблице 2.

Головной мозг у кошки домашней достигает средней длины $51,23 \pm 5,07$ мм. При этом средняя длина большого мозга составляет $39,67 \pm 3,87$ мм, средняя ширина достигает $34,16 \pm 3,34$ мм, а его средняя высота – $30,11 \pm 2,93$ мм. Длина ромбовидного мозга в среднем составляет $19,22 \pm 1,86$ мм, его ширина в среднем равна $25,11 \pm 2,44$ мм, а высота в среднем достигает $18,22 \pm 1,76$ мм. Линейные морфометрические показатели головного мозга кошки домашней и его частей приведены в таблице 3.

Таким образом, при средней массе тела $3894,82 \pm 371,73$ г индекс церебрализации для кошки домашней составляет 0,128. Коэффициент энцефализации для данного вида животных составил 0,757. На большой мозг в среднем приходится 80,96%, а на ромбовидный 19,04% от общей массы мозга. Данные о процентном соотношении частей мозга, индексе церебрализации и коэффициенте энцефализации кошки домашней приведены в таблице 4.

Масса головного мозга у рыси евразийской в среднем составляет $98,26 \pm 9,36$ г. При этом большой мозг достигает средней массы $76,43 \pm 7,14$ г, а ромбовидный – $21,82 \pm 1,96$ г. Показатели массы головного мозга и его частей рыси евразийской приведены в таблице 2.

Головной мозг рыси евразийской достигает средней длины $87,17 \pm 8,16$ мм. При этом средняя длина большого мозга составляет $60,61 \pm 5,78$ мм, средняя ширина достигает $53,59 \pm 5,02$ мм, а его средняя высота – $38,97 \pm 3,71$ мм. Длина ромбовидного мозга у рыси евразийской в среднем составляет $31,63 \pm 2,98$ мм, его ширина в среднем равна $40,52 \pm 38,94$ мм, а высота в среднем достигает $29,97 \pm 2,86$ мм. Линейные морфометрические показатели головного мозга рыси евразийской и его частей приведены в таблице 3.

Таким образом, при средней массе тела $19637,23 \pm 1825,11$ г индекс церебрализации для рыси евразийской составляет 0,492. Коэффициент энцефализации для данного вида животных составил 0,545. На большой мозг в среднем приходится 77,78%, а на ромбовидный 22,20% от общей массы мозга. Данные о процентном соотношении частей мозга, индексе церебрализации и коэффициенте энцефализации рыси евразийской приведены в таблице 4.

2.3 Сравнительная морфология артериального русла головного мозга животных

Кровоснабжение головного мозга у животных осуществляется по двум относительно самостоятельным бассейнам – каротидному и вертебробазиллярному. При этом у различных видов животных данные сосудистые системы получают неодинаковое развитие, но имеют одинаковое происхождение. Так, каротидный бассейн образуется за счет системы сонных артерий, а вертебробазиллярный – за счет позвоночных артерий.

Разница в калибре одноименных артерий правой и левой сторон, участвующих в питании головного мозга у изученных животных, статистически недостоверна. В связи с этим мы сочли возможным в нашей работе привести средние данные о диаметре просвета сосудов правой и левой сторон.

Курица домашняя (*Gallus gallus*). Основными источниками артериального кровоснабжения головного мозга у курицы домашней являются внутренняя сонная и позвоночная артерии (рисунок 23). По аналогии с млекопитающими эти источники образуют каротидный и вертебробазиллярный бассейны (Прусаков, А. В., Зеленецкий, Н. В., 2018). Морфометрические данные о входящих в состав этих бассейнов артериях приведены в таблице 5.

Внутренняя сонная артерия ($0,69 \pm 0,05$ – здесь и в дальнейшем диаметр просвета сосуда приводится в мм) ответвляется от общей сонной ($0,88 \pm 0,08$) и проникает через внутреннее сонное отверстие в сонный канал клиновидной кости. Покинув последний, она получает название мозговой сонной артерии. Мозговые сонные артерии ($0,68 \pm 0,05$) на основании головного мозга у курицы домашней не образуют артериального кольца, свойственного млекопитающим. Однако они образуют межкаротидный анастомоз за счет расположенной между ними толстой соединительной ветви. Данный анастомоз имеет вид буквы Н. Образующая анастомоз ветвь лежит аборально от гипофиза.

Левая мозговая сонная артерия делится на левую ростральную и левую каудальную ($0,39 \pm 0,03$) мозговые артерии. Правая мозговая сонная артерия дает начало правой ростральной мозговой артерии и вентральной артерии покрышки среднего мозга ($0,26 \pm 0,02$). Таким образом, у курицы домашней имеется только одна левая каудальная мозговая артерия, которая путем прямого артериального анастомоза типа «конец в конец» сливается с непарной базилярной артерией (основной артерией мозга). На своем пути каудальная мозговая артерия отдает артериальную ветвь сосудистому телу среднего мозга.

Каждая из ростральных мозговых артерий ($0,43 \pm 0,04$) следует по основанию мозга. На своем пути она отдает мелкие ветви промежуточному мозгу. Латерально от нее отходит средняя мозговая артерия ($0,37 \pm 0,03$), а медиально – решетчато-мозговая артерия. Так же она отдает несколько ветвей, которые поднимаются по латеральной поверхности мозга на дорсальную поверхность полушарий.

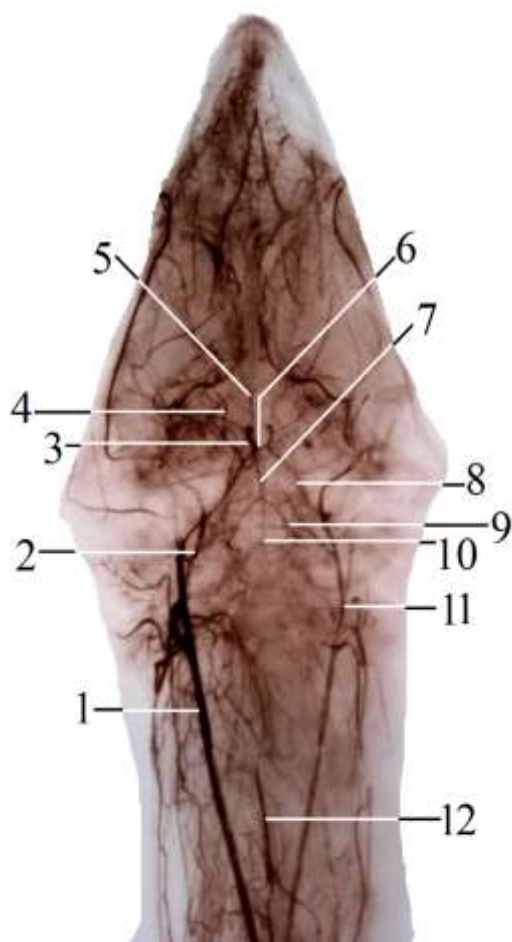


Рисунок 23 – Артериальная система головного мозг и органов головы курицы домашней. Фотографический отпечаток вазорентгенограммы (инъекция сосудов запатентованной рентгеноконтрастной массой):

- 1 – левая общая сонная артерия;*
- 2 – наружная сонная артерия;*
- 3 – левая мозговая сонная артерия;*
- 4 – левая передняя мозговая артерия;*
- 5 – межполушарная артерия;*
- 6 – межкаротидный анастомоз (соединительная ветвь);*
- 7 – базилярная артерия; 8 – внутренняя сонная артерия; 9 – медиальная ветвь позвоночной артерии; 10 – вентральная спинномозговая артерия; 11 – правая общая сонная артерия; 12 – заполненный массой фрагмент позвоночной артерии.*

Средняя мозговая артерия выходит в поперечную щель и с задней поверхности полушария переходит на его медиальную поверхность в ка-

честве межполушарной артерии ($0,27\pm 0,02$). По своему ходу она отдает ветви соответствующим отделам полушарий, а также эпифизу и обонятельным луковицам.

Решетчато-мозговая артерия ($0,34\pm 0,03$) следует по вентральной поверхности головного мозга сбоку от зрительного перекреста. По своему ходу она отдает множественные мелкие ветви близлежащим отделам головного мозга. Достигнув решетчатой кости, она проникает через ее отверстия в носовую полость как решетчатая артерия.

Таблица 5 – Морфометрические показатели сосудов артериального русла головного мозга курицы домашней

Название сосуда	Средний диаметр просвета сосуда (мм)
Общая сонная артерия	$0,88\pm 0,08$
Внутренняя сонная артерия	$0,69\pm 0,05$
Мозговая сонная артерия	$0,68\pm 0,05$
Ростральная мозговая артерия	$0,43\pm 0,04$
Левая каудальная мозговая артерия	$0,39\pm 0,03$
Вентральная артерия покрывки среднего мозга	$0,26\pm 0,02$
Средняя мозговая артерия	$0,37\pm 0,03$
Межполушарная артерия	$0,27\pm 0,02$
Решетчато-мозговая артерия	$0,34\pm 0,03$
Медиальная ветвь позвоночной артерии	$0,18\pm 0,01$
Базиллярная артерия	$0,25\pm 0,02$

Позвоночная артерия, достигнув атланта, отдает медиальную ветвь ($0,18\pm 0,01$). Последняя через поперечное отверстие атланта проникает в позвоночный канал, где участвует в образовании вентральной спинномозговой артерии. Последняя следует в мозговую полость через затылочное отверстие, где соединяется с каудальной мозговой артерией как базилярная артерия ($0,25\pm 0,02$), следующая в составе продольной срединной борозды продолговатого мозга. Базилярная артерия в свою очередь отдает множественные мелкие ветви продолговатому мозгу, а также ростральные и каудальные артерии мозжечка.

Помимо внутренних сонных и позвоночных артерий головной мозг у курицы домашней получает кровь от внутренней челюстной, клиновидной и решетчатой

артерий. Данные сосуды отдают мелкие артериальные ветви, питающие передние мозговые артерии.

Таким образом, ткани головного мозга курицы домашней получают артериальную кровь непосредственно от ветвей мозговых сонных и базилярной артерий. Их внутренняя оболочка представлена эндотелиальным слоем, образованным уплощенными эндотелиоцитами вытянутой формы, субэндотелиальным слоем из элементов рыхлой соединительной ткани и тонкой внутренней эластической мембраной.

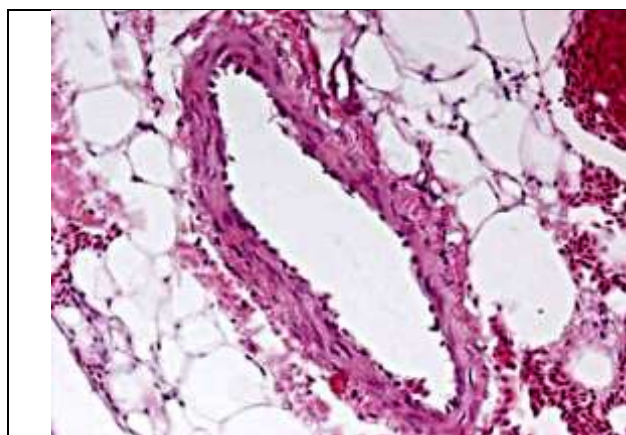


Рисунок 24 а – Срез мозговой сонной артерии курицы домашней. Окраска гематоксилином и эозином. Увеличение X 100.

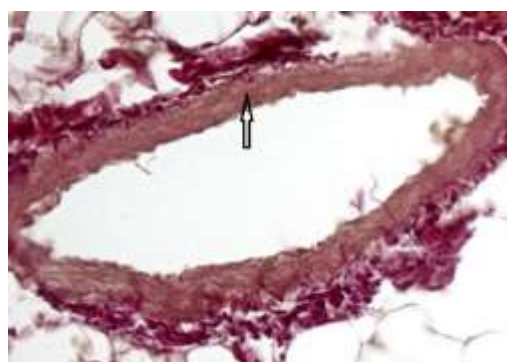


Рисунок 24 б – Срез мозговой сонной артерии курицы домашней. Отмечается отсутствие коллагеновых волокон в медию сосуда (стрелка). Окраска по Ван-Гизон. Увеличение X 100.



Рисунок 24 в – Срез базилярной артерии курицы домашней. Окраска гематоксилином и эозином. Увеличение X 200.



Рисунок 24 г – Срез базилярной артерии курицы домашней. Окраска по Ван-Гизон. Увеличение X 200.

Рисунок 24 – Мозговая сонная и базилярная артерии курицы домашней. Серия гистологических срезов.

Мозговые сонные артерии курицы домашней (рисунок 24) представляют собой артерии мышечного типа. Их средняя оболочка – медиа – образована гладкими миоцитами, окруженными небольшим количеством клеток фибробластического ряда и эластическими элементами. Окраска по Ван-Гизон показала отсутствие в ее составе волокнистых компонентов рыхлой соединительной ткани, в частности коллагеновых волокон. Адвентиция образована рыхлой соединительной тканью.

Основные морфометрические характеристики стенки мозговых сонных артерий курицы домашней приведены в таблице 7.

Базиллярная артерия у курицы домашней (рисунок 24) представляет собой сосуд мышечного типа. Ее средняя оболочка образована концентрически расположенными слоями гладких миоцитов с небольшим количеством соединительнотканых элементов. Адвентиция сосуда образована рыхлой соединительной тканью.

Основные морфометрические характеристики стенки базиллярной артерии артерий курицы домашней приведены в таблице 8.

Кролик (*Oryctolagus cuniculus*). По полученным данным (Прусаков, А. В., 2013) у кролика домашнего источниками образования артериального русла головного мозга являются парные внутренние сонные и позвоночные артерии (рисунок 25, 26, 28). Морфометрические данные о среднем диаметре просвета этих артерий и их ветвей приведены в таблице 6.

Внутренняя сонная артерия ($0,61 \pm 0,06$) у кролика домашнего проникает в полость черепа через сонное отверстие и на базальной поверхности головного мозга делится на ростральную ($0,53 \pm 0,05$) и каудальную ($0,55 \pm 0,05$) соединительные артерии. Соединяясь с одноименными сосудами противоположной стороны, они образуют вокруг гипофиза артериальный анастомоз основания головного мозга (Виллизиев круг). Последний сильно вытянут ростоабораально (рисунок 25, 26).

**Таблица 6 – Диаметр просвета сосудов артериального русла головного мозга
изученных животных (мм)**

Показатель	Изученное животное				
	Кролик домашний	Лошадь домашняя	Свинья домашняя	Кабан центральноевропейский	Бык домашний
Внутренняя сонная (мозговая сонная) артерия	0,61±0,06	3,88±0,41	2,15±0,21	2,41 ± 0,23	3,14±0,31
Ростральная соединительная артерия	0,53±0,05	2,15±0,23	1,48±0,14	1,58 ± 0,15	1,84±0,19
Каудальная соединительная артерия	0,55±0,05	1,86±0,18	1,32±0,13	1,51 ± 0,15	1,61±0,16
Ростральная мозговая артерия	0,39 ± 0,03	2,07±0,20	1,02±0,10	1,09 ± 0,10	1,34±0,27
Ростральная артерия мозговых оболочек	-	1,53±0,15	0,71±0,07	0,78 ± 0,07	0,86±0,09
Средняя мозговая артерия	0,34 ± 0,03	1,76±0,18	0,77±0,07	0,86 ± 0,08	1,61±0,16
Ростральная артерия сосудистого сплетения	0,18±0,01	1,31±0,13	0,64±0,06	0,71 ± 0,07	1,03±0,09
Каудальная мозговая артерия	0,39 ± 0,04	1,49±0,15	0,73±0,07	0,76±0,07	1,03±0,11
Каудальная артерия сосудистого сплетения	0,28 ± 0,02	0,91±0,09	0,51±0,05	0,54 ± 0,05	0,59±0,06
Базиллярная артерия	0,55 ± 0,05	1,89±0,19	0,87±0,08	0,96 ± 0,09	1,98±0,19
Ростральная артерия мозжечка	0,31 ± 0,03	1,34±0,14	-	-	0,85±0,08
Средняя артерия мозжечка	-	1,49±0,15	-	-	-
Каудальная артерия мозжечка	0,32 ± 0,03	0,93±0,09	-	-	0,95±0,09
Передняя краниальная артерия мозжечка	-	-	0,43±0,04	0,48±0,04	-
Задняя краниальная артерия мозжечка	-	-	0,41±0,04	0,46±0,04	-
Передняя каудальная артерия мозжечка	-	-	0,39±0,03	0,43±0,04	-
Задняя каудальная артерия мозжечка	-	-	0,37±0,03	0,39±0,03	-

Продолжение таблицы 6

Показатель	Изученное животное						
	Коза домашняя	Овца домашняя	Собаки крупных пород	Собаки средних пород	Собаки малых пород	Кошка домашняя	Рысь евразийская
Внутренняя сонная (мозговая сонная) артерия	2,18±0,20	1,96±0,17	1,92±0,19	1,86±0,18	1,46±0,14	1,23±0,12	1,98±0,19
Ростральная соединительная артерия	1,18±0,10	1,11±0,09	1,46±0,14	1,34±0,13	1,07±0,09	1,04±0,10	1,58±0,15
Каудальная соединительная артерия	0,91± 0,08	0,87±0,08	1,33±0,13	1,19±0,11	1,02±0,09	0,99±0,09	1,46±0,14
Ростральная мозговая артерия	0,67±0,06	0,59±0,05	0,89±0,08	0,81±0,08	0,67±0,06	0,67±0,06	1,27±0,12
Ростральная артерия мозговых оболочек	0,46±0,04	0,35±0,03	0,51±0,04	0,44±0,4	0,33±0,03	0,37±0,04	0,43±0,04
Средняя мозговая артерия	0,81±0,08	0,77±0,07	1,39±0,13	1,22±0,12	1,09±0,10	0,65±0,06	1,38±0,13
Ростральная артерия сосудистого сплетения	0,53±0,05	0,54±0,05	0,61±0,06	0,54±0,05	0,44±0,04	0,41±0,04	0,51±0,05
Каудальная мозговая артерия	0,58±0,05	0,56±0,05	1,09±0,10	0,98±0,09	0,67±0,06	0,67±0,07	1,24±0,12
Каудальная артерия сосудистого сплетения	0,51±0,05	0,39±0,04	0,71±0,7	0,61±0,06	0,53±0,05	0,42±0,04	0,97±0,09
Базиллярная артерия	0,81±0,08	0,79±0,06	1,36±0,14	1,23±0,13	1,16±0,11	0,84±0,08	1,37±0,13
Ростральная артерия мозжечка	0,48±0,04	0,46±0,03	0,88±0,10	0,86±0,08	0,69±0,06	0,58±0,06	0,44±0,03
Средняя артерия мозжечка	-	-	-	-	-	-	1,18±0,11
Каудальная артерия мозжечка	0,54±0,05	0,51±0,04	0,86±0,11	0,71±0,07	0,61±0,06	0,53±0,05	0,75±0,07
Передняя краниальная артерия мозжечка	-	-	-	-	-	-	-
Задняя краниальная артерия мозжечка	-	-	-	-	-	-	-
Передняя каудальная артерия мозжечка	-	-	-	-	-	-	-
Задняя каудальная артерия мозжечка	-	-	-	-	-	-	-

**Таблица 7 – Морфометрические характеристики стенки внутренних сонных/ мозговых сонных артерий
изученных животных**

Животное	Тип артерии	Средняя толщина интимы (мкм)	Средняя толщина меди (мкм)	Средняя толщина адвентиции(мкм)
Курица домашняя	Мышечного типа	6,36±0,53	20,97±1,94	16,82 ±1,45
Кролик домашний	Смешанного типа	13,10±1,08	28,61±1,90	23,56±1,66
Лошадь домашняя	Мышечного типа	14,55±1,18	187,43±16,37	71,86±6,43
Бык домашний	Смешанного типа	13,14±1,28	382,44±38,21	194,84±14,36
Овца домашняя	Смешанного типа	12,96±1,18	136,51±12,72	68,76±6,42
Коза домашняя	Смешанного типа	13,06±1,23	141,23±13,06	72,16±6,69
Свинья домашняя	Смешанного типа	13,05±1,26	147,96±14,11	78,62±7,54
Кабан центральноевропейский	Смешанного типа	13,11±1,29	152,13±14,66	80,19±7,81
Собаки крупных пород	Смешанного типа	12,72±1,13	117,36±9,55	126,31±1,11
Собаки средних пород	Смешанного типа	12,64±1,08	111,54±8,96	119,66±1,03
Собаки мелких пород	Смешанного типа	12,39±1,06	107,21±8,34	114,72±0,97
Кошка домашняя	Смешанного типа	11,12±1,09	120,23±16,07	54,36±4,97
Рысь евразийская	Смешанного типа	11,06±1,10	120,32±11,89	54,36±5,32

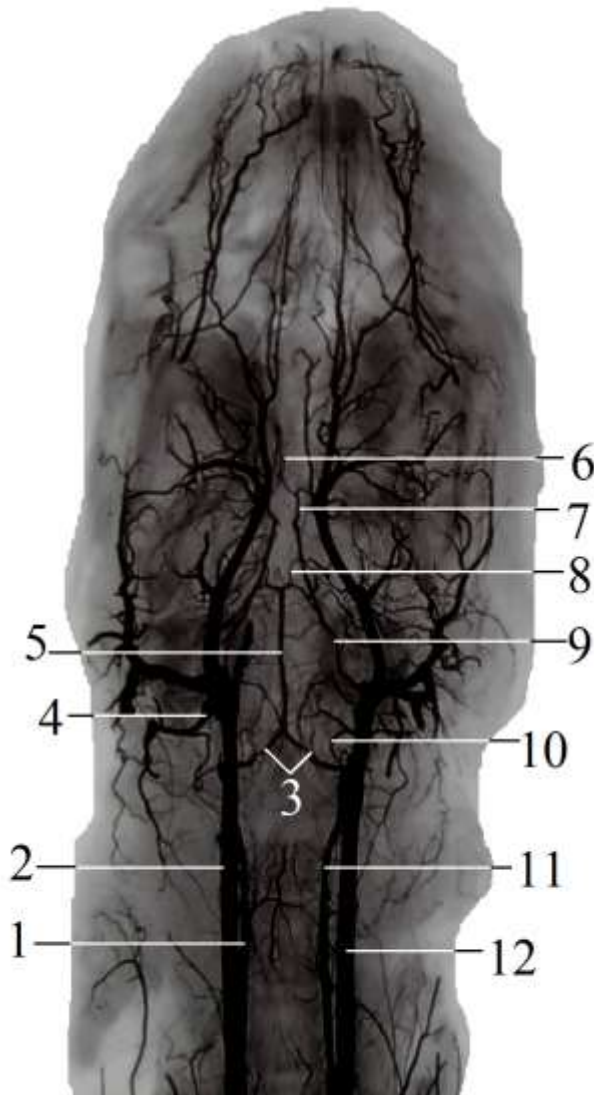
Таблица 8 – Морфометрические характеристики стенки базилярной артерии изученных животных

Животное	Тип артерии	Средняя толщина интимы (мкм)	Средняя толщина меди (мкм)	Средняя толщина адвентиции (мкм)
Курица домашняя	Мышечного типа	5,13±0,47	16,82±1,24	9,33±0,86
Кролик домашний	Смешанного типа	13,10±1,08	25,30±2,10	21,39±1,24
Лошадь домашняя	Мышечного типа	14,42±1,14	207,63±18,16	72,32±6,95
Бык домашний	Смешанного типа	11,03±1,06	98,56±9,4	41,6±4,1
Овца домашняя	Смешанного типа	10,61±0,87	43,86±4,11	24,87±2,13
Коза домашняя	Смешанного типа	10,97±0,93	46,71±4,28	26,12±2,37
Свинья домашняя	Смешанного типа	10,82±0,89	48,93±4,56	28,06±2,44
Кабан центральноевропейский	Смешанного типа	10,96±0,91	49,11±4,61	28,97±2,53
Собаки крупных пород	Мышечного типа	11,10±1,09	53,66±5,11	26,44±2,53
Собаки средних пород	Мышечного типа	11,07±1,08	50,32±4,92	24,98±2,36
Собаки мелких пород	Мышечного типа	11,05±1,06	47,23±4,66	23,11±2,29
Кошка домашняя	Мышечного типа	11,07±1,09	41,34±4,08	18,16±1,79
Рысь евразийская	Мышечного типа	11,44±1,12	44,16±4,28	21,04±1,86

Рисунок 25 – Основные источники кровоснабжения головного мозга кролика домашнего.

Фотографический отпечаток с вазорентгенограммы:

1 – левая позвоночная артерия; 2 – левая общая сонная артерия; 3 – медиальная ветвь позвоночной артерии; 4 – затылочная артерия; 5 – базилярная артерия; 6 – ростральные мозговые артерии; 7 – ростральная соединительная артерия; 8 – аборальная соединительная артерия; 9 – внутренняя сонная артерия; 10 – анастомотическая ветвь затылочной артерии; 11 – правая позвоночная артерия; 12 – правая общая сонная артерия.



Ростральная петля данного анастомоза отдает парную ростральную мозговую артерию ($0,39 \pm 0,03$), которая разветвляется в передних отделах полушарий и в обонятельных луковицах. По бокам от нее каждая ростральная соединительная артерия последовательно с каждой стороны

отдает среднюю мозговую артерию и ростральную артерию сосудистого сплетения.

Средняя мозговая артерия ($0,34 \pm 0,03$) своим стволом поднимается дорсально по боковой поверхности мозга в составе короткой Сильвиевой борозды и далее ветвится по латеральной и вентральной поверхностям полушария большого мозга. Ростральная артерия сосудистого сплетения ($0,18 \pm 0,01$) проходит по зрительному тракту в каудальный рог бокового мозгового желудочка, где участвует в образовании его сплетения. Каудальная соединительная артерия дает начало каудальной мозговой артерии и каудальной артерии сосудистого сплетения. Каудальная мозговая артерия ($0,39 \pm 0,04$) питает кровью аборальные отделы полушарий и четверо-

холмие. Каудальная артерия сосудистого сплетения ($0,28 \pm 0,02$) направляется в сосудистое тело боковых желудочков мозга, а также отдает ветви, образующие сплетение третьего желудочка мозга.

В образовании базилярной артерии ($0,55 \pm 0,05$) у кролика домашнего принимают участие ветви позвоночной и затылочной артерий. Позвоночные артерии берут начало от подключичных артерий и проходят в составе поперечных каналов шейных позвонков. На уровне третьего шейного позвонка они отдают медиальную и латеральную ветви, анастомозирующие с ветвями затылочных артерий. Медиальные ветви проникают через межпозвонковые отверстия атланта в позвоночный канал. Здесь они сливаются друг с другом и образуют базилярную артерию. До их слияния данные сосуды отдают каудальные ветви, которые сливаясь образуют вентральную спинномозговую артерию. Таким образом, на вентральной поверхности продолговатого мозга у кролика домашнего образуется сосудистое кольцо ромбовидной формы – артериальный анастомоз основания продолговатого мозга. При этом роstralный угол этого ромба представлен началом основной артерии мозга, а аборальный – вентральной спинномозговой артерией.

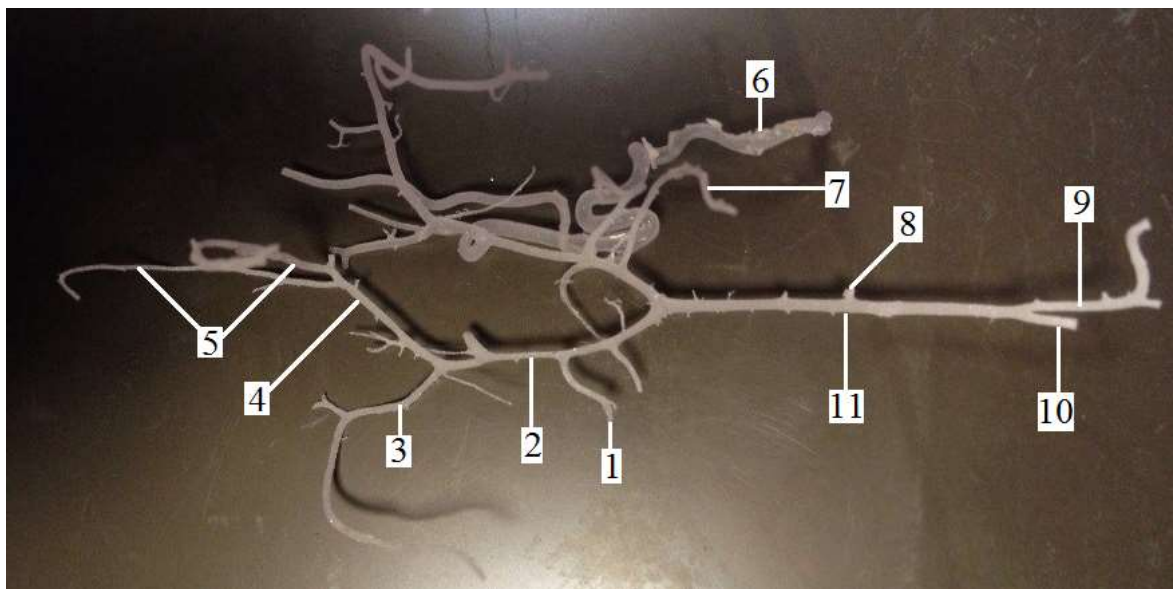


Рисунок 26 – Ветви артериального анастомоза основания головного мозга кролика домашнего. Фотографический снимок коррозионного препарата:

1 – каудальная мозговая артерия; 2 – каудальная соединительная артерия; 3 – средняя мозговая артерия; 4 – роstralная соединительная артерия; 5 – роstrальные мозговые артерии; 6 – внутренняя сонная артерия; 7 – роstralная артерия мозжечка; 8 – место отхождения каудальной артерии мозжечка; 9 – медиальная ветвь правой позвоночной артерии; 10 – медиальная ветвь левой позвоночной артерии, 11 – базилярная артерия.

На своем пути базилярная артерия отдает парные артерии продолговатого мозга и мозгового моста. Впереди мозгового моста от основной артерии мозга отходят ростральные артерии мозжечка ($0,31 \pm 0,03$), а позади моста – каудальные артерии мозжечка ($0,32 \pm 0,03$). Однако в 20,00% случаев ростральные артерии мозжечка у кролика домашнего отходят от каудальных соединительных артерий (рисунок 26).

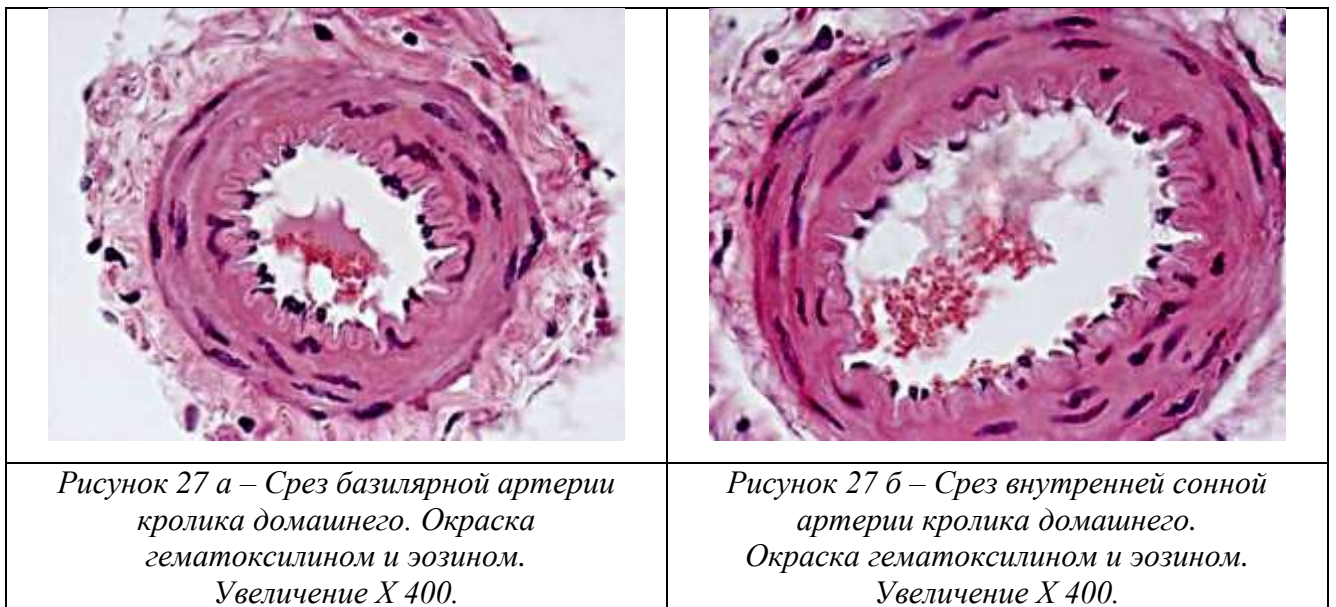


Рисунок 27 – Базилярная и внутренняя сонная артерии кролика домашнего. Гистологические срезы.

Таким образом, ткани головного мозга кролика домашнего получают артериальную кровь от ветвей базилярной и внутренних сонных артерий. С гистологической точки зрения данные сосуды практически идентичны по своему строению и относятся к артериям смешанного типа (рисунок 27). Основные морфометрические характеристики стенок внутренней сонной и базилярной артерий кролика домашнего приведены в таблицах 7 и 8.

Их стенка образована внутренней, средней и наружной оболочками. Внутренняя оболочка – интима – образована слоем уплощенных эндотелиальных клеток, субэндотелиальным слоем рыхлой соединительной ткани и внутренней эластической мембраной. Средняя оболочка образована гладкими миоцитами, клет-

ками фибробластического ряда и эластическими элементами (эластические волокна и мембраны). Адвентиция исследованных сосудов была образована рыхлой соединительной тканью.

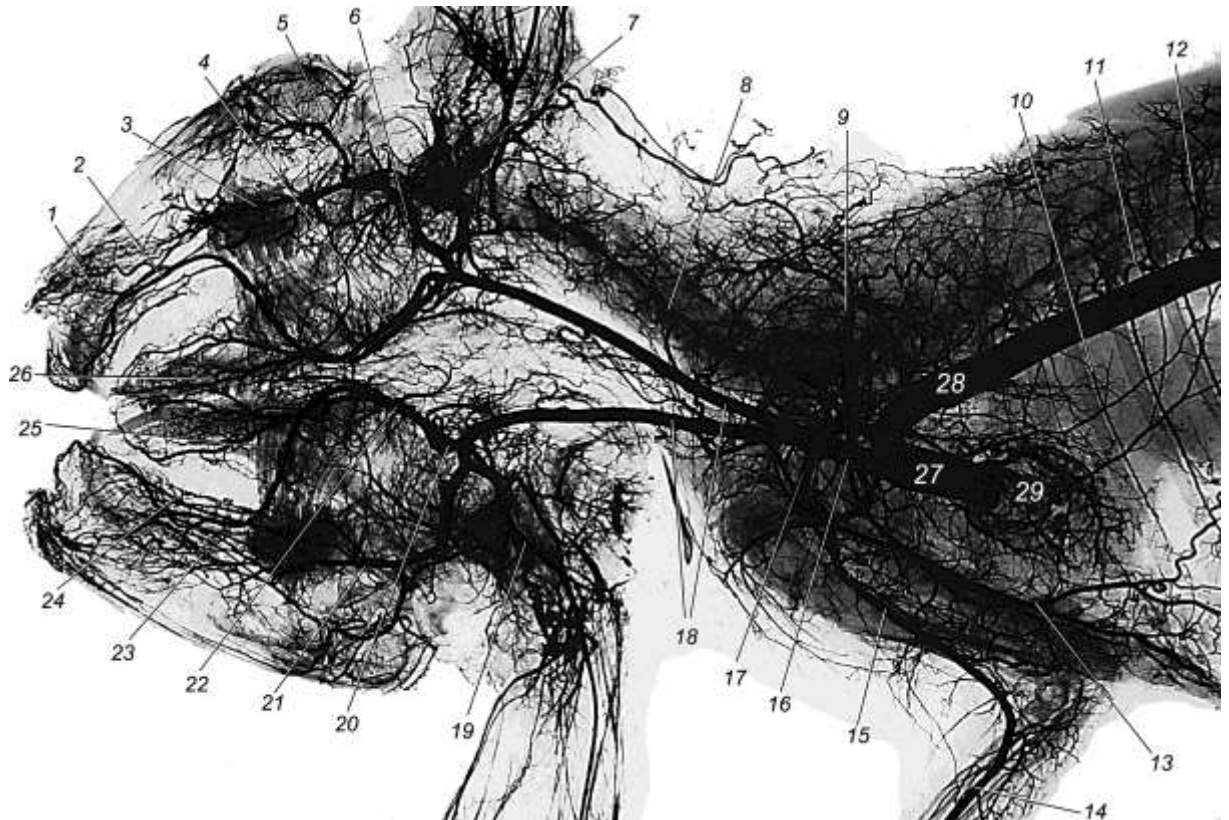


Рисунок 28 – Двухсторонняя вазорентгенограмма органов головы и шеи кролика домашнего, выполненная по запатентованной методике:

- 1 – латеральная носовая артерия; 2 – правая верхняя губная артерия; 3 – правая клиноносовая артерия; 4 – правая наружная челюстная артерия; 5 – наружная глазничная артерия; 6 – правая верхнечелюстная артерия; 7 – правая большая ушная артерия; 8 – позвоночная артерия; 9 – глубокая шейная артерия; 10 – межреберная артерия; 11 – спинномозговая ветвь; 12 – дорсальная ветвь межреберной артерии; 13 – глубокая грудная артерия; 14 – срединная артерия; 15 – плечевая артерия; 16 – плечеголовная артерия; 17 – подключичная артерия; 18 – общие сонные артерии; 19 – левая большая ушная артерия; 20 – левая верхнечелюстная артерия; 21 – левая клиноносовая артерия; 22 – левая наружная челюстная артерия; 23 – конечные ветви левой клиноносовой артерии; 24 – левая верхняя губная артерия; 25 – лицевая артерия; 26 – язычная артерия; 27 – луковица аорты; 28 – дуга аорты; 29 – коронарные артерии.

Лошадь домашняя (*Equus ferus caballus*). По полученным данным (Прусиков, А. В., Зеленецкий, Н. В., 2017) у лошади домашней источниками образования экстромурального артериального русла головного мозга являются парные внутренние сонные и позвоночные артерии (рисунок 29). Морфометрические данные о среднем диаметре просвета этих артерий и их ветвей приведены в таблице 6.

Внутренние сонные артерии ($3,88 \pm 0,41$) у лошади домашней берут начало от общих сонных артерий. Каждая из них, следуя по воздухоносному мешку, образует изгиб и проникает в черепную полость через сонную вырезку разорванного отверстия.

В черепной полости внутренние сонные артерии направляются к гипофизу, достигнув которого подразделяются на ростральные и аборальные соединительные артерии. Последние, объединяясь друг с другом, образуют на базальной поверхности головного мозга круговой артериальный анастомоз его основания. У лошади домашней он имеет вид неправильной восьмерки с более широкой ростральной и более узкой аборальной петлями.

Ростральная соединительная артерия ($2,15 \pm 0,23$) участвует в образовании ростральной петли артериального анастомоза. На уровне краниального края корешка зрительного нерва она отдает среднюю мозговую артерию ($1,76 \pm 0,18$), разветвляющуюся на наружной поверхности полушария большого мозга. Данная артерия снабжает кровью центральные извилины, нижнюю и большую часть средних лобных извилин, теменную долю, а также верхнюю и среднюю височную извилины. Следом за средней мозговой артерией от ростральной соединительной артерии отходит ростральная артерия сосудистого сплетения ($1,31 \pm 0,13$). Она идет параллельно зрительному тракту и проникает через грушевидную долю в каудальный рог бокового желудочка, где участвует в образовании его сосудистого сплетения. По ходу она отдает тонкие ветви к латеральному коленчатому телу, а также к ядрам гипоталамуса и зрительному тракту.

После отхождения ростральной артерии сосудистого сплетения от ростральной соединительной артерии берет начало общий ствол ростральной артерии мозговых оболочек и обонятельной артерии ($1,72 \pm 0,18$). Ростральная артерия мозговых оболочек ($1,53 \pm 0,15$) питает кровью ростральную часть оболочек головного мозга. Обонятельная артерия ($1,07 \pm 0,11$) питает ткани обонятельного треугольника и обонятельных трактов.

В области продольной щели мозга обе ростральные соединительные артерии сливаются друг с другом, образуя непарную ростральную мозговую артерию ($2,07 \pm 0,20$). Последняя в составе продольной щели поднимается дорсально и огибает мозолистое тело. На своем пути артерия отдает ветви обонятельным луковицам, мозолистому телу и медиальной поверхности полушарий.

Каудальная соединительная артерия ($1,86 \pm 0,18$) первоначально отдает каудальную артерию сосудистого сплетения ($0,91 \pm 0,09$), участвующую в образовании сосудистого сплетения бокового и третьего желудочков. Далее от нее отходит каудальная мозговая артерия ($1,49 \pm 0,15$), разветвляющаяся на поверхности задней части полушария и питающая четверохолмие.

Базиллярная артерия ($1,89 \pm 0,19$) вливается в центральную часть аборальной петли артериального анастомоза основания головного мозга. Она образуется путем слияния медиальных ветвей позвоночных артерий ($1,68 \pm 0,17$), проникающих в позвоночный канал через межпозвонковые отверстия атланта. Последние, до слияния, под твердой мозговой оболочкой отдают каудальные ветви в сторону срединной борозды спинного мозга. В результате слияния этих ветвей образуется вентральная спинномозговая артерия. Таким образом, в месте перехода продолговатого мозга в спинной у лошади домашней образуется сосудистая структура ромбовидной формы – артериальный анастомоз основания продолговатого мозга. При этом ростральный угол этого ромба представлен началом основной артерии мозга, а аборальный – вентральной спинномозговой артерией.

По ходу базилярная артерия отдает множественные артериальные ветви продолговатому мозгу и мозговому мосту, а также ростральную, среднюю и каудальную артерии мозжечка. Ростральная артерия мозжечка ($1,34 \pm 0,14$) отходит от конечной части базилярной артерии до ее впадения в артериальный анастомоз. Она следует по передней ножке мозжечка, отдавая ей артериальные ветви, и разветвляется на передней поверхности полушарий мозжечка и червячка. Средняя артерия мозжечка ($1,49 \pm 0,15$) отходит от основной артерии мозга на уровне заднего края мозгового моста, отдает артериальные ветви средней ножке мозжечка после чего разветвляется на поверхности средних частей его полушарий и червячка. Каудальная артерия мозжечка ($0,93 \pm 0,09$) отходит от начального участка базилярной артерии. Она снабжает кровью задние участки полушарий мозжечка и доли червячка одноименного органа.

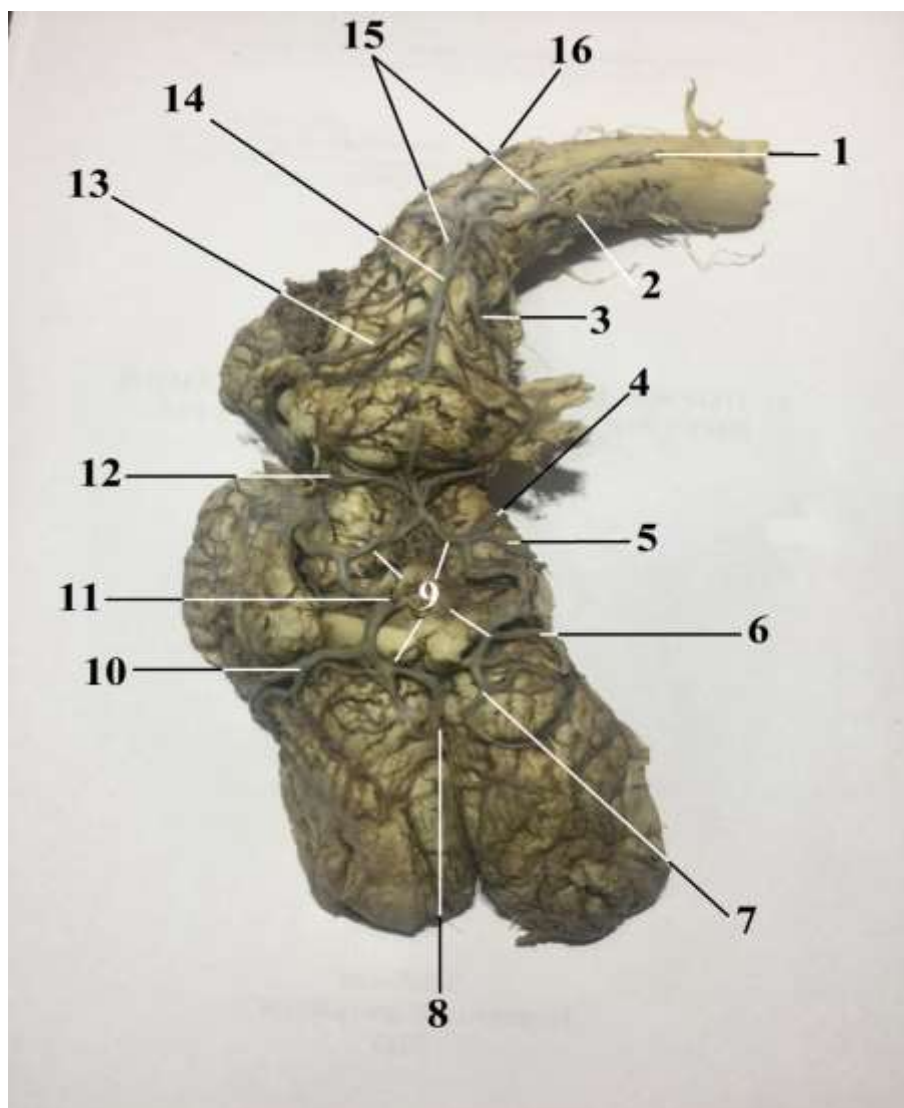
Таким образом, головной мозг лошади получает кровь от ветвей внутренних сонных артерий и базилярной артерии.

Внутренняя сонная артерия (рисунок 30) у лошади домашней имеет типичное гистологическое строение, характерное для артерий мышечного типа. Ее внутренняя оболочка представлена эндотелиальным слоем, образованным уплощенными эндотелиоцитами вытянутой формы, субэндотелиальным слоем из элементов рыхлой соединительной ткани и внутренней эластической мембраной. Средняя оболочка образована гладкими миоцитами, клетками фибробластического ряда и эластическими элементами. Окраска по Ван-Гизон показала отсутствие в данных сосудах волокнистых компонентов рыхлой соединительной ткани, в частности коллагеновых волокон. Адвентиция образована рыхлой соединительной тканью.

Основные морфометрические характеристики стенки внутренней сонной артерии лошади домашней приведены в таблице 7.

Базилярная артерия лошади домашней (рисунок 31) – крупный сосуд мышечного типа. Ее просвет меньше, чем у внутренней сонной артерии, однако толщина их стенок сопоставима. Строение интимы базилярной артерии схоже с ее строением в составе стенки внутренней сонной артерии. Средняя оболочка образована

концентрически расположенными слоями гладких миоцитов с небольшим количеством соединительнотканых элементов. Адвентиция образована рыхлой соединительной тканью. Основные морфометрические характеристики стенки базилярной артерии лошади домашней приведены в таблице 7.



**Рисунок 29 – Артериальная система головного мозга лошади домашней.
Фотографический снимок с макропрепарата базальной поверхности
головного мозга:**

1 – вентральная спинномозговая артерия; 2 – медиальная ветвь позвоночной артерии; 3 – каудальная артерия мозжечка; 4 – каудальная артерия сосудистого сплетения; 5 – каудальная мозговая артерия; 6 – правая средняя мозговая артерия; 7 – общий ствол роstralной артерии мозговой оболочки и обонятельной артерии; 8 – роstralная мозговая артерия; 9 – артериальный анастомоз; 10 – левая средняя мозговая артерия; 11 – левая внутренняя сонная артерия; 12 – роstralная артерия мозжечка; 13 – средняя артерия мозжечка; 14 – базилярная артерия; 15 – артериальный анастомоз основания продолговатого мозга; 16 – левая медиальная ветвь спинномозговой артерии.

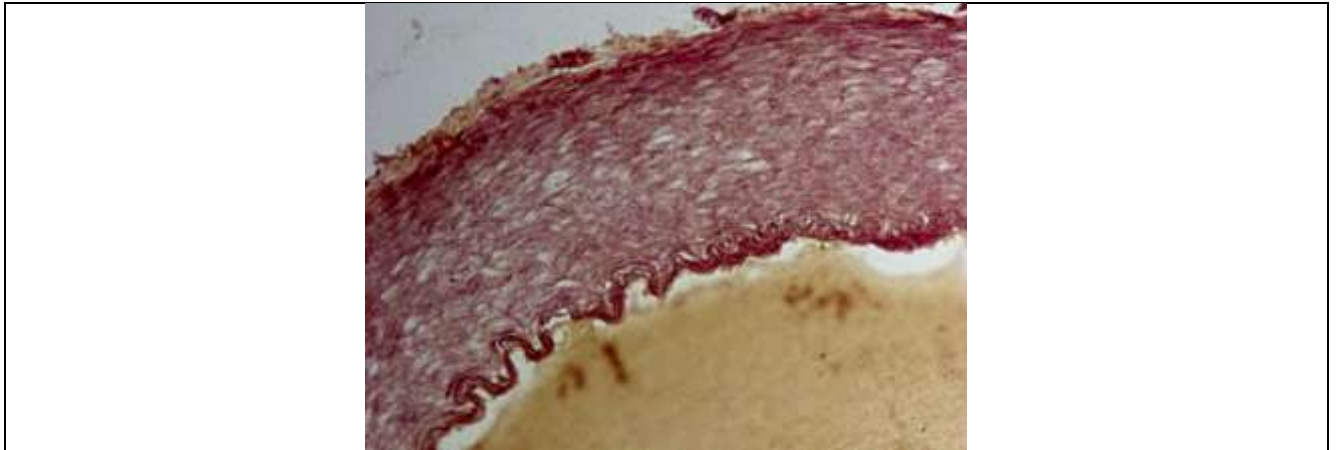


Рисунок 30 а – Срез внутренней сонной артерии лошади домашней. Окраска по Ван-Гизон. Увеличение X 100.

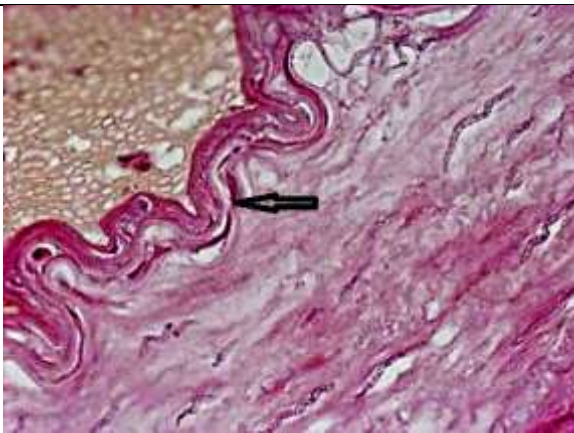


Рисунок 30 б – Срез внутренней сонной артерии лошади домашней. Стрелкой отмечена внутренняя эластическая мембрана. Окраска гематоксилином и эозином. Увеличение X 400.

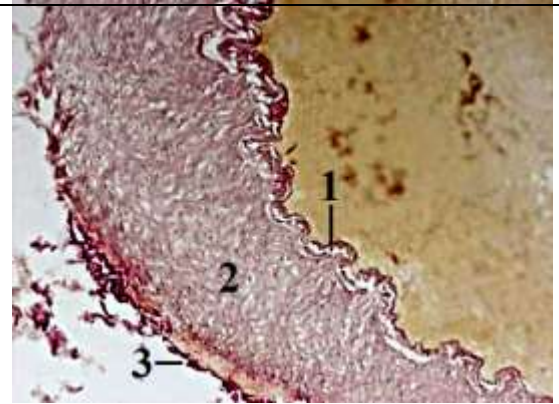


Рисунок 30 в – Срез внутренней сонной артерии лошади домашней. Видны оболочки сосуда: интима (1), медиа (2) и адвентиция (3). Окраска по Ван-Гизон. Увеличение X 100.

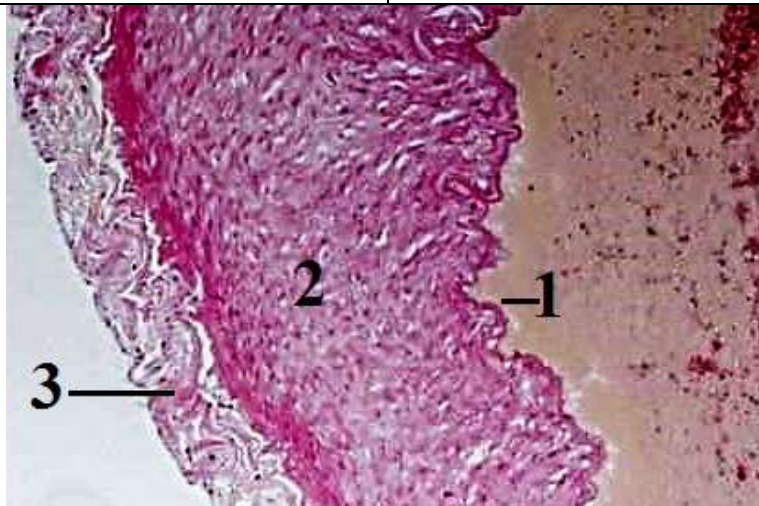


Рисунок 30 г – Срез внутренней сонной артерии лошади домашней. Видны оболочки сосуда: интима (1), медиа (2) и адвентиция (3). Окраска гематоксилином и эозином. Увеличение X 200.

Рисунок 30 – Внутренняя сонная артерия лошади домашней. Серия гистологических срезов.

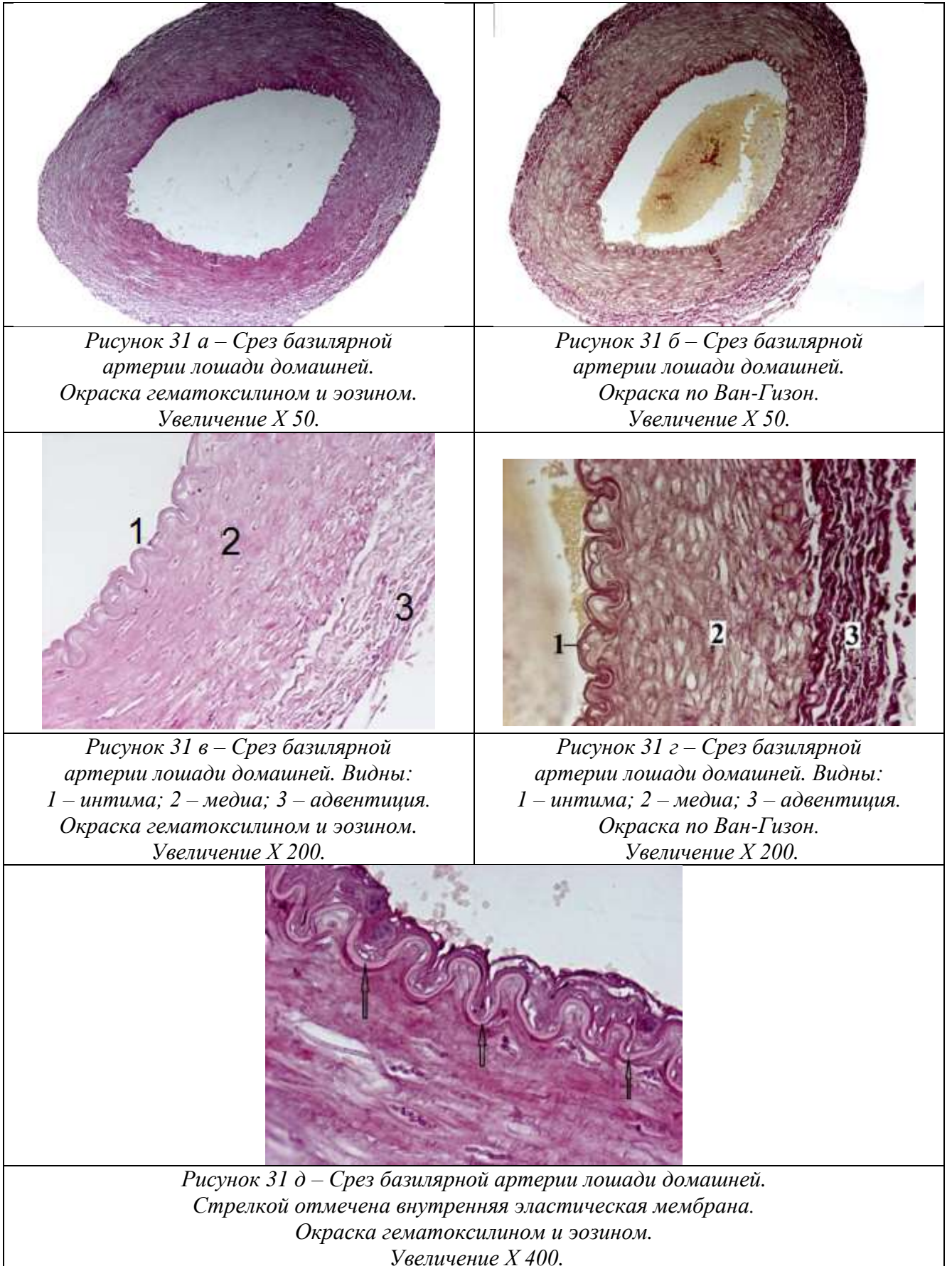


Рисунок 31 – Базилярная артерия лошади домашней. Серия гистологических срезов.

Парнокопытные (Artiodactyla), нежвачные (Nonruminantia), семейство свиньи (Suidae).

1. Свинья домашняя (Sus scrofa domesticus). По полученным данным (Прусиков, А. В., 2013) у свиней домашней артериальный анастомоз основания головного мозга образован путем слияния друг с другом правых и левых ростральных ($1,48 \pm 0,14$) и каудальных ($1,32 \pm 0,13$) соединительных артерий. Также в его образовании участвует базилярная артерия ($0,87 \pm 0,08$) (рисунок 32).

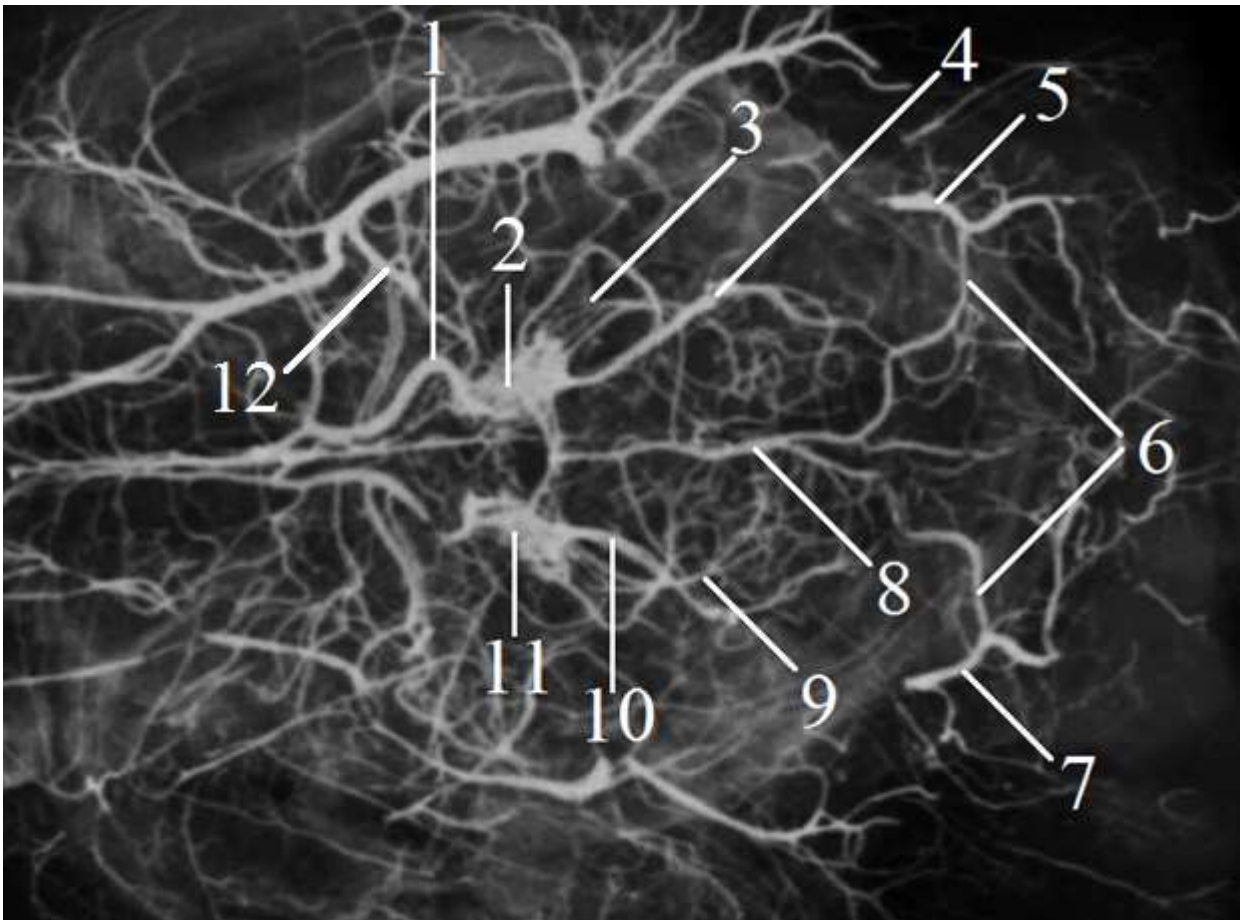


Рисунок 32 – Артериальное русло головного мозга и органов головы свиньи домашней. Фотографический снимок вазорентгенограммы (дорсальная проекция). Инъекция сосудов взвесью свинцового сурика:

1 – правая ростральная соединительная артерия; 2 – правая часть каудальной чудесной сети; 3 – внечерепная сеть, образованная ветвями внутренней сонной артерии; 4 – правая мышцелковая артерия; 5 – правая затылочная артерия; 6 – спинномозговые ветви затылочных артерий; 7 – левая затылочная артерия; 8 – базилярная артерия; 9 – левая внутренняя сонная артерия; 10 – левая мышцелковая артерия; 11 – левая часть каудальной чудесной сети; 12 – ветвь верхнечелюстной артерии.

Краниальная и каудальная соединительные артерии берут свое начало от правой и левой мозговых сонных артерий ($2,15 \pm 0,21$), выходящих из внутричерепной части каудальной чудесной сети основания головного мозга (рисунок 32).

Морфометрические данные о среднем диаметре просвета мозговых сонных и базилярной артерий, а также их ветвей у свиньи домашней приведены в таблице 6.

Первоначально каждая мозговая сонная артерия отдает внутреннюю глазничную артерию ($0,63 \pm 0,06$), идущую к главному яблоку и вспомогательным органам зрительного анализатора. По своему ходу она образует сосудистую сеть зрительного перекреста, которая анастомозирует с каудальной чудесной сетью основания головного мозга. В 17,00% случаев мы наблюдали отхождение внутренних глазничных артерий от роstralной петли артериального анастомоза головного мозга.

На уровне ножки гипофиза мозговые сонные артерии подразделяются на роstralные и каудальные соединительные артерии, образующие вокруг гипофиза артериальный анастомоз. Последний у свиньи домашней имеет форму неправильной восьмерки, аборальная петля которой меньше и уже оральной, а ее конец не достигает передней границы мозгового моста.

Роstralные мозговые артерии берут начало от роstralной петли артериального анастомоза головного мозга, на уровне общего обонятельного тракта. В 11,00% случаев мы наблюдали отсутствие слияния между роstralными соединительными артериями. В этом случае каждая роstralная соединительная артерия в сторону продольной щели головного мозга отдает самостоятельную роstralную мозговую артерию ($1,02 \pm 0,10$).

В 89,00% случаев мы наблюдали слияние начальных участков роstralных соединительных артерий друг с другом. В этом случае правая и левая роstralные мозговые артерии отходят от роstralной части артериального анастомоза головного мозга общим стволом ($1,39 \pm 0,13$).

Роstralные мозговые артерии отдают передние средние и задние лобные ветви, теменные и затылочно-теменные ветви, короткие ветви поясных извилин, а также переднюю и заднюю артерии мозолистого тела. При этом лобные и теменные

ветви анастомозируют на дорсолатеральной поверхности полушарий с ветвями средних мозговых артерий. Затылочно-теменные и каудальные артерии мозолистого тела анастомозируют с ветвями задних мозговых артерий.

По бокам от роstralной мозговой артерии каждая роstralная соединительная артерия с каждой стороны отдает роstralную артерию мозговой оболочки, обонятельную артерию, среднюю мозговую артерию и роstralную артерию сосудистого сплетения.

Роstralные артерии мозговых оболочек ($0,71 \pm 0,07$) имеют краниодорсальное направление, поднимаются в серповидную складку твердой оболочки головного мозга, где анастомозируют с ветвями решетчатых артерий. В 17,00% случаев мы наблюдали их отхождение от роstralных мозговых артерий.

Обонятельные артерии ($0,66 \pm 0,06$) отходят от роstralных соединительных артерий на уровне медиального угла обонятельного треугольника и, S-образно изгибаясь, следуют краниолатерально. На своем пути они пересекают обонятельные борозды и снабжают кровью венролатеральную поверхность передней части полушарий.

Средние мозговые артерии ($0,77 \pm 0,07$) отходят от роstralных соединительных артерий в области медиального угла обонятельного треугольника и поднимаются дорсально по боковой поверхности мозга в составе Сильвиевой борозды. В 14,00% случаев мы наблюдали их отхождение двумя стволами – роstralным и аборальным. По своему ходу каждая из них активно ветвится почти на всей латеральной и вентральной поверхностях полушария, отдавая корковые и центральные ветви. Средние мозговые артерии снабжают кровью центральные извилины, нижнюю и большую часть средних лобных извилин, теменную долю, а также верхнюю и среднюю височную извилины.

Роstralные артерии сосудистого сплетения ($0,64 \pm 0,06$) берут начало от роstralных соединительных артерий на уровне каудального края зрительного тракта. В 11,00% случаев мы наблюдали их отхождение от средних мозговых артерий. По своему ходу роstralные артерии сосудистого сплетения отдают тонкие

ветви к латеральному коленчатому телу, а также к ядрам гипоталамуса и зрительному тракту. Проходя по последнему, они проникают в каудальный рог бокового мозгового желудочка и третий желудочек, где участвуют в образовании их сосудистых сплетений.

Каудальная соединительная ветвь дает начало каудальным мозговым артериям, артериям четверохолмия и ростральным артериям мозжечка.

Каудальные мозговые артерии ($0,73 \pm 0,07$) отходят от ростральных частей каудальных соединительных артерий. По своему ходу каждый из этих сосудов отдает каудальную артерию сосудистого сплетения ($0,51 \pm 0,05$), идущую в сосудистое сплетение боковых желудочков мозга. Помимо этого, каждая каудальная мозговая артерия отдает тонкие артериальные ветви для зрительного бугра, коленчатых тел, ростральных бугров четверохолмия и затылочной доли полушария.

Артерии четверохолмия ($0,64 \pm 0,06$) отходят от каудальных соединительных артерий на середине их длины. По своему ходу каждая из артерий четверохолмия огибает соответствующую ножку мозга и ветвится на поверхности бугров четверохолмия. На одном из препаратов мы наблюдали отхождение артерии четверохолмия двумя стволами.

Базиллярная артерия у свиньи домашней образуется слиянием медиальных ветвей затылочных артерий. При этом позвоночная артерия у свиньи домашней не участвует в кровоснабжении головного мозга, так как по выходу из поперечного канала через поперечное отверстие третьего шейного позвонка она разветвляется на многочисленные ветви, питающие мышцы шеи, а также отдает спинномозговые ветви первым сегментам спинного мозга.

На своем пути базилярная артерия отдает множественные ветви мозговому мосту и продолговатому мозгу. Помимо данных сосудов от нее отходят четыре парные артерии мозжечка. При этом мы наблюдали в 56,00% случаев отхождение передних краниальных артерий мозжечка от аборальных частей каудальных соединительных артерий. В остальных случаях мы наблюдали отхождение этих сосудов от конечного отдела базилярной артерии. Из них передние краниальные ($0,43 \pm 0,04$)

и задние краниальные ($0,41 \pm 0,04$) артерии мозжечка образуют сеть на его краниолатеральной поверхности. Передние каудальные ($0,39 \pm 0,03$) и задние каудальные ($0,37 \pm 0,03$) артерии мозжечка ветвятся на его каудолатеральной поверхности.

2. Кабан центральноевропейский (sus scrofa). По полученным данным (Прусаков, А. В., 2014) у кабана центральноевропейского по аналогии с домашней свиньей имеется чудесная артериальная сеть основания голоного мозга (рисунок 51), дающая начало мозговым сонным артериям. Последние вместе с базилярной артерией имеют схожую схему ветвления, свойственную свинье домашней, однако их ответвления получают большую степень развития. Их морфометрические показатели представлены в таблице № 6.

Парнокопытные (Artiodactyla), жвачные (Ruminantia), семейство полорогие (Bovidae).

1. Бык домашний (Bos taurus). У быка домашнего головной мозг получает артериальную кровь от ветвей мозговых сонных артерий, берущих начало из артериальных чудесных сетей основания головного мозга (рисунок 52, 53), а также от базилярной артерии (Прусаков, А. В., 2013, 2014). Морфометрические данные о среднем диаметре просвета этих артерий, а также их ветвей у быка домашнего приведены в таблице 6.

Мозговые сонные артерии ($3,14 \pm 0,31$) подразделяются на ростральную и каудальную соединительные артерии. Ростральные ($1,84 \pm 0,19$) и каудальные ($1,61 \pm 0,16$) соединительные артерии правой и левой сторон объединяются друг с другом, образуя вокруг гипофиза артериальный анастомоз основания головного мозга. Последний у взрослой особи быка домашнего имеет форму неправильной восьмерки. При этом ростральная петля этой восьмерки шире каудальной.

Каждая ростральная соединительная артерия огибает зрительные тракты и зрительный перекрест с латеральной стороны. Далее она резко поворачивает в сторону медианной плоскости, где анастомозирует с ростральной соединительной артерией противоположной стороны. Таким образом образуется ростральная петля артериального анастомоза.

Вперед и в сторону продольной щели головного мозга от ростральной петли отходит парная ростральная мозговая артерия ($1,34 \pm 0,27$) (рисунок 33). Первоначально каждая из них следует вдоль венстромедиального края полушария соответствующей стороны.

Достигнув общего обонятельного тракта, обе артерии соприкасаются друг с другом медиальными стенками, после чего переходят на медиальную поверхность полушарий. На данном отрезке своего пути каждая из них отдает артериальные ветви околообонятельному полю, медиальным частям обонятельного треугольника и обонятельным луковицам, а также одну или две артерии мозолистого тела.

Следуя по медиальной поверхности полушария, ростральная мозговая артерия отдает артерию колена мозолистого тела.

Ближе к ростральному краю полушария ростральная мозговая артерия дает начало артерии лобного полюса, а также передней, средней и задней лобным артериям, после чего переходит в затылочно-теменную артерию.

Своими конечными ветвями передняя мозговая артерия переходит на дорсальную поверхность полушарий, достигая ростральных отделов латеральной борозды.

По бокам от ростральной мозговой артерии каждая ростральная соединительная артерия с обеих сторон отдает ростральную артерию мозговой оболочки, обонятельную и среднюю мозговую артерии.

Ростральная артерия мозговых оболочек ($0,86 \pm 0,09$) около каудального края зрительного тракта отдает ветви в пограничную борозду. Затем она поднимается к серповидной складке твердой оболочки головного мозга, где анастомозирует с ветвями решетчатых артерий.

Обонятельная артерия ($0,65 \pm 0,07$) ответвляется от ростральной соединительной артерии в области медиального угла обонятельного треугольника. В двух случаях мы наблюдали ее отхождение от ростральной мозговой артерии.

Следуя краниолатерально, обонятельная артерия серповидно изгибается на поверхности обонятельного треугольника. На своем пути она отдает ветви для обонятельных трактов и луковиц. Достигнув обонятельной борозды, погружается в нее и выходит в ее составе на наружную поверхность полушария. Здесь она своими концевыми ветвями анастомозирует с лобными ветвями передней мозговой и средней мозговой артерий.

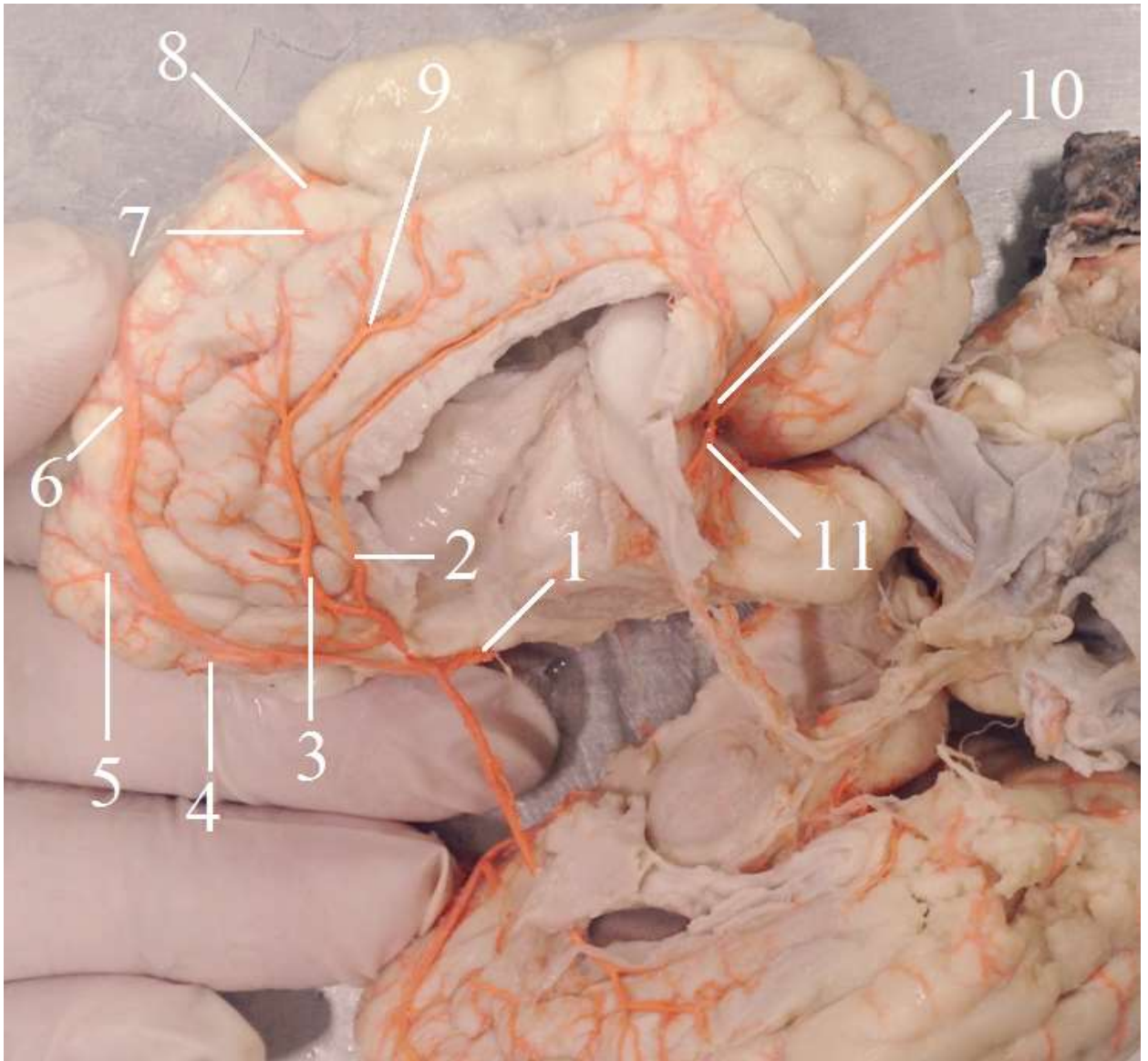


Рисунок 33 – Сосуды медиальной поверхности полушарий большого мозга быка домашнего. Фотография макропрепарата. Инъекция сосудов взвесью свинцового сурика:

- 1 – правая роstralная мозговая артерия; 2 – артерия мозолистого тела;
 3 – артерия колена мозолистого тела; 4 – артерия лобного полюса;
 5 – передняя лобная артерия; 6 – средняя лобная артерия; 7 – затылочно-теменная артерия;
 8 – задняя лобная артерия; 9 – артерия лимбической борозды;
 10 – медиальная ветвь задней мозговой артерии; 11 – каудальная артерия
 сосудистого сплетения.*

Правая и левая средние мозговые артерии ($1,61 \pm 0,16$) являются одними из самых крупных ветвей артериального анастомоза основания головного мозга. Они отходят от ростральных соединительных артерий в области медиального угла обонятельного треугольника и проходят по его основанию.

Достигнув Сильвиевой борозды, средняя мозговая артерия проходит в ее составе (рисунок 34) и ветвится почти на всей латеральной и вентральной поверхностях полушария, отдавая корковые и центральные ветви. Они снабжают кровью центральные извилины, нижнюю и большую часть средних лобных извилин, теменную долю, а также верхнюю и среднюю височную извилины. В 25,00% случаях мы наблюдали отхождение средней мозговой артерии от ростральной соединительной артерии двумя стволами – лобно-орбитальным и височно-теменным.

В остальных 75,00% случаях средняя мозговая артерия брала начало от ростральной соединительной артерии коротким стволом. Последний практически сразу же распадался на височно-теменной и лобно-орбитальный стволы.

Височно-теменной ствол первоначально отдает две-три артерии грушевидной доле. Далее в глубине Сильвиевой борозды он делится на теменную артерию и общий ствол нижней и верхней височных артерий. Височные артерии разветвляются в аборальных частях Сильвиевой, эктосильвиевой и надсильвиевой борозд. Теменная артерия в свою очередь разветвляется в средних частях надсильвиевой и краевой извилин.

Лобно-орбитальный ствол, выйдя на дорсальную поверхность плаща, погружается в диагональную борозду. На своем пути он отдает тонкие нижнюю, среднюю и верхнюю орбитальные ветви, а также лобную артерию. Последняя делится на дорсальную, среднюю и вентральную наружные лобные ветви, питающие соответствующие части лобной доли.

Каудальная соединительная артерия ($1,61 \pm 0,16$) дает начало каудальной мозговой артерии, артерии четверохолмия и ростральным артериям мозжечка.

Правая и левая каудальные мозговые артерии ($1,03 \pm 0,11$) отходят от рогатальных частей каудальных соединительных артерий. Каудальная мозговая артерия пересекает латеральную поверхность ножки мозга и погружается в борозду, расположенную между латеральным и медиальным коленчатыми телами.

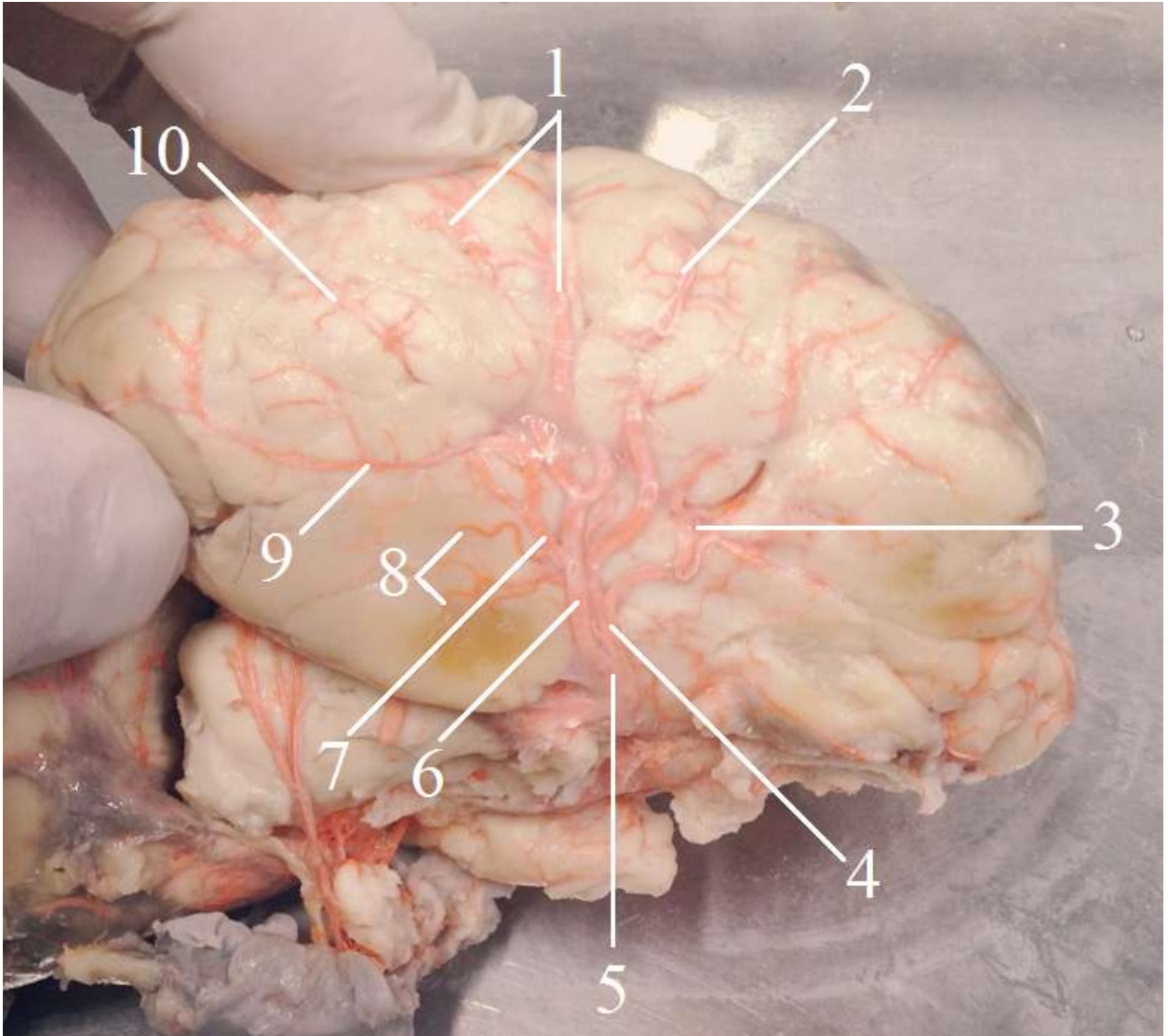


Рисунок 34 – Ход и ветвление средней мозговой артерии быка домашнего. Фотография макропрепарата. Инъекция сосудов взвесью свинцового сурика:

- 1 – теменная артерия; 2 – лобно-теменная артерия; 3 – наружная лобная артерия;
 4 – лобно-орбитальный ствол; 5 – ствол средней мозговой артерии;
 6 – височно-теменной ствол; 7 – общий ствол нижней и верхней височных артерий;
 8 – артерии грушевидной доли; 9 – нижняя височная артерия; 10 – верхняя височная артерия.

По ходу каждый из этих сосудов отдает каудальную артерию сосудистого сплетения ($0,59 \pm 0,06$), идущую в сосудистое сплетение боковых мозговых желудочков. Помимо этого, по ходу каждая каудальная мозговая артерия отдает тонкие артериальные ветви для зрительного бугра, коленчатых тел, ростральных бугров четверохолмия. В сторону затылочной доли полушария каждая из каудальных мозговых артерий посылает латеральную, медиальную и среднюю затылочные ветви. Последние разветвляются на каудальных частях Сильвиевой, эктосильвиевой, надсильвиевой, сводчатой и краевой извилин.

Таким образом, передние мозговые, обонятельные, средние мозговые и задние мозговые артерии, включая их ветви, на поверхности полушарий и в глубине борозд распадаются на ветви различного порядка. Последние, анастомозируя друг с другом, образуют в составе мягкой оболочки полигональную сосудистую сеть.

Правая и левая артерии четверохолмия ($0,81 \pm 0,08$) отходят от каудальных соединительных артерий на середине их длины. По ходу каждая из них огибает соответствующую ножку большого мозга и ветвится на буграх четверохолмия. На одном из препаратов мы наблюдали, что каждая из артерий четверохолмия отходит от каудальных соединительных артерий двумя стволами. При этом ростральный ствол разветвляется в ростральных буграх четверохолмия, а каудальный – в каудальных буграх.

Правая и левая ростральные артерии мозжечка ($0,85 \pm 0,08$) берут начало от аборальных частей каудальных соединительных артерий до их слияния в базилярную артерию. Помимо мозжечка данные артерии участвуют в кровоснабжении каудальных бугров четверохолмия.

Базилярная артерия ($1,98 \pm 0,19$) у быка домашнего снабжает кровью большую часть ромбовидного мозга (Прусаков, А. В., 2014). Она образуется путем слияния медиальных ветвей правой и левой затылочных артерий, которые проникают в позвоночный канал через межпозвонковые отверстия атланта.

Базиллярная артерия на своем пути отдает множественные парные артерии продолговатого мозга и артерии мозгового моста. Позади мозгового моста от нее отходят – правая и левая каудальные артерии мозжечка ($0,95 \pm 0,09$). На своем пути каждая из них отдает артериальные ветви к латеральной поверхности продолговатого мозга. В дальнейшем правая и левая каудальные артерии мозжечка поднимаются дорсально и ветвятся на латеральной и дорсальной поверхностях полушария мозжечка и его червячка.

Ростральные и каудальные артерии мозжечка в глубине борозд полушарий и червячка в составе мягкой оболочки распадаются на артериальные ветви, образующие единую пиальную сеть.

2. Овца домашняя (*Ovis aries*). У овцы домашней (Прусаков, А. В., 2013, 2015) артериальный анастомоз головного мозга образуется за счет базиллярной артерии и мозговых сонных артерий. Последние берут начало из чудесной сети основания головного мозга (рисунок 54). Морфометрические данные о среднем диаметре просвета мозговых сонных и базиллярной артерий, а также их ветвей у овцы домашней приведены в таблице 6.

От медиального края сплетения ближе к его оральному полюсу отходит мозговая сонная артерия ($1,96 \pm 0,17$). Последняя следует назад и вверх, прободает твердую оболочку и на базальной поверхности головного мозга делится на ростральную ($1,11 \pm 0,09$) и аборальную ($0,87 \pm 0,08$) соединительные артерии, образуя с базиллярной артерией артериальный анастомоз основания головного мозга.

Каждая ростральная соединительная артерия у овцы домашней отдает ростральную мозговую артерию, ростральную артерию мозговой оболочки, среднюю мозговую артерию и ростральную артерию сосудистого сплетения.

Ростральная мозговая артерия ($0,59 \pm 0,05$) парная. Она следует в сторону мозолистого тела. В 91,30% случаев мы наблюдали отхождение ростральных мозговых артерий общим стволом (рисунок 35). Ростральные мозговые артерии разветвляются в передних отделах полушарий и в обонятельных луковицах.

Ростральная артерия мозговой оболочки ($0,35\pm 0,03$) в области решетчатой кости образует сильно развитую сеть, окутывающую обонятельную луковицу и дающую ветви для слизистой оболочки носовой полости.

Средняя мозговая артерия ($0,77\pm 0,07$) поднимается дорсально по боковой поверхности мозга в составе Сильвиевой борозды. По своему ходу она активно ветвится почти на всей латеральной и вентральной поверхностях полушария, отдавая корковые и центральные ветви. Они снабжают кровью центральные извилины, нижнюю и большую часть средних лобных извилин, теменную долю, а также верхнюю и среднюю височные извилины.

Ростральная артерия сосудистого сплетения ($0,54\pm 0,05$) по своему ходу отдает тонкие ветви к латеральному коленчатому телу, а также к ядрам гипоталамуса и зрительному тракту. Следуя по последнему, она проникает в каудальный рог бокового желудочка мозга и третий желудочек мозга, где участвует в образовании их сосудистых сплетений.

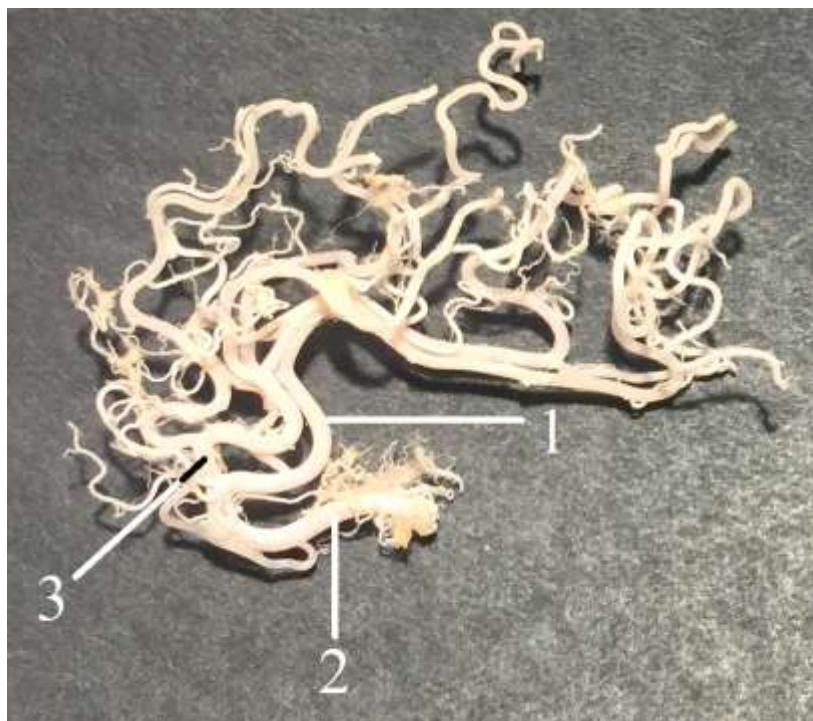


Рисунок 35 – Ростральные мозговые артерии овцы домашней. Фотографический снимок коррозионного препарата:

1 – левая ростральная мозговая артерия; 2 – общий ствол ростральных мозговых артерий; 3 – правая ростральная мозговая артерия.

Каудальная соединительная артерия у овцы домашней дает начало каудальной мозговой артерии и каудальной артерии сосудистого сплетения, а также ростральной артерии мозжечка.

Каудальные мозговые артерии ($0,56\pm 0,05$), отдавая на своем пути корковые и центральные ветви, питают кровью задние отделы полушарий большого мозга и

четверохолмие. Каудальные артерии сосудистого сплетения ($0,39\pm 0,04$) направляются в сосудистые сплетения боковых мозговых желудочков.

Ростральные артерии мозжечка ($0,46\pm 0,03$) берут начало от каудальных соединительных артерий, справа и слева от места впадения базилярной артерии в артериальный анастомоз основания головного мозга.

Базилярная артерия ($0,79\pm 0,06$) у овцы домашней образуется слиянием медиальных ветвей затылочных артерий. Позади мозгового моста она отдает каудальные артерии мозжечка ($0,51\pm 0,04$). Помимо них на своем пути базилярная артерия отдает множественные парные артерии мозгового моста и продолговатого мозга.

3. Коза домашняя (*Capra hircus*). В результате проведенного исследования установили, что основными артериальными источниками кровоснабжения головного мозга у козы домашней являются мозговая сонная и базилярная артерии (Пруссаков, А. В., 2013, 2014). Морфометрические данные о среднем диаметре этих сосудов, а также их ветвей у козы домашней приведены в таблице 6.

Мозговая сонная артерия ($2,18\pm 0,20$) выходит из рострального полюса чудесной артериальной сети. На базальной поверхности головного мозга она делится на ростральную соединительную ($1,18\pm 0,10$) и каудальную соединительную ($0,91\pm 0,08$) артерии. Объединяясь с одноименными сосудами противоположной стороны, соединительные артерии образуют рострально и аборально от гипофиза артериальный анастомоз основания головного мозга (рисунок 36).

Каждая ростральная соединительная артерия в сторону мозолистого тела переходит в ростральную мозговую артерию ($0,67\pm 0,06$). Последние разветвляются в передних отделах полушарий и в обонятельных луковицах.

В 62,00% случаев мы наблюдали отсутствие соединительной ветви между ростральными мозговыми артериями. В результате этого ростральная петля артериального анастомоза основания головного мозга оставалась незамкнутой.

По бокам от ростральной мозговой артерии каждая ростральная соединительная артерия последовательно отдает ростральную артерию мозговой оболочки, среднюю мозговую артерию и ростральную артерию сосудистого сплетения.

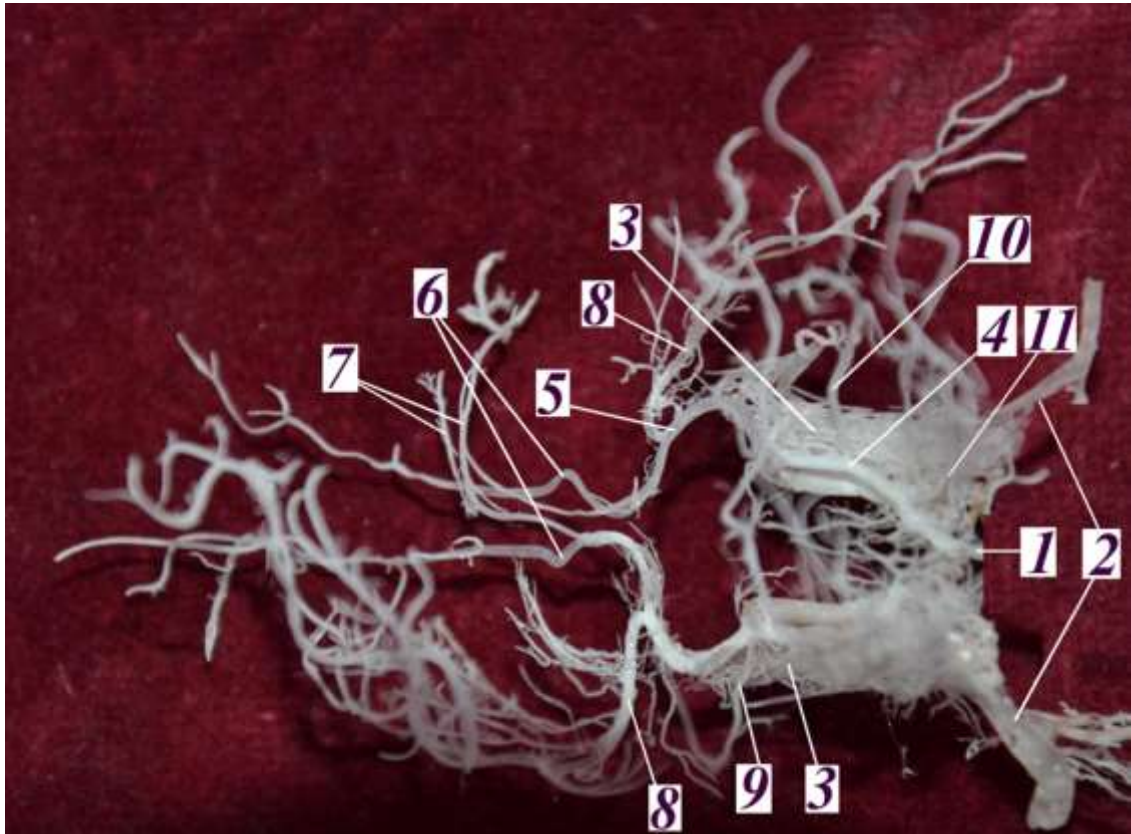


Рисунок 36 – Артерии головного мозга козы домашней.

Фотографический снимок коррозионного препарата:

1 – базилярная артерия; 2 – внутренняя сонная артерия; 3 – чудесная артериальная сеть основания головного мозга; 4 – каудальная соединительная артерия; 5 – роstralная соединительная артерия; 6 – роstralная мозговая артерия; 7 – роstralная артерия мозговых оболочек; 8 – средняя мозговая артерия; 9 – роstralная артерия сосудистого сплетения; 10 – каудальная мозговая артерия; 11 – роstralная артерия мозжечка.



Рисунок 37 – Базилярная артерия козы домашней. Фотографический снимок коррозионного препарата:

1 – базилярная артерия; 2 – каудальная артерия мозжечка; 3 – артерии мозгового моста; 4 – артерии продолговатого мозга.

Роstralная артерия мозговой оболочки ($0,46 \pm 0,04$) в области решетчатой кости образует сильно развитую сеть, окутывающую обонятельную луковицу и дающую ветви для слизистой оболочки носовой полости.

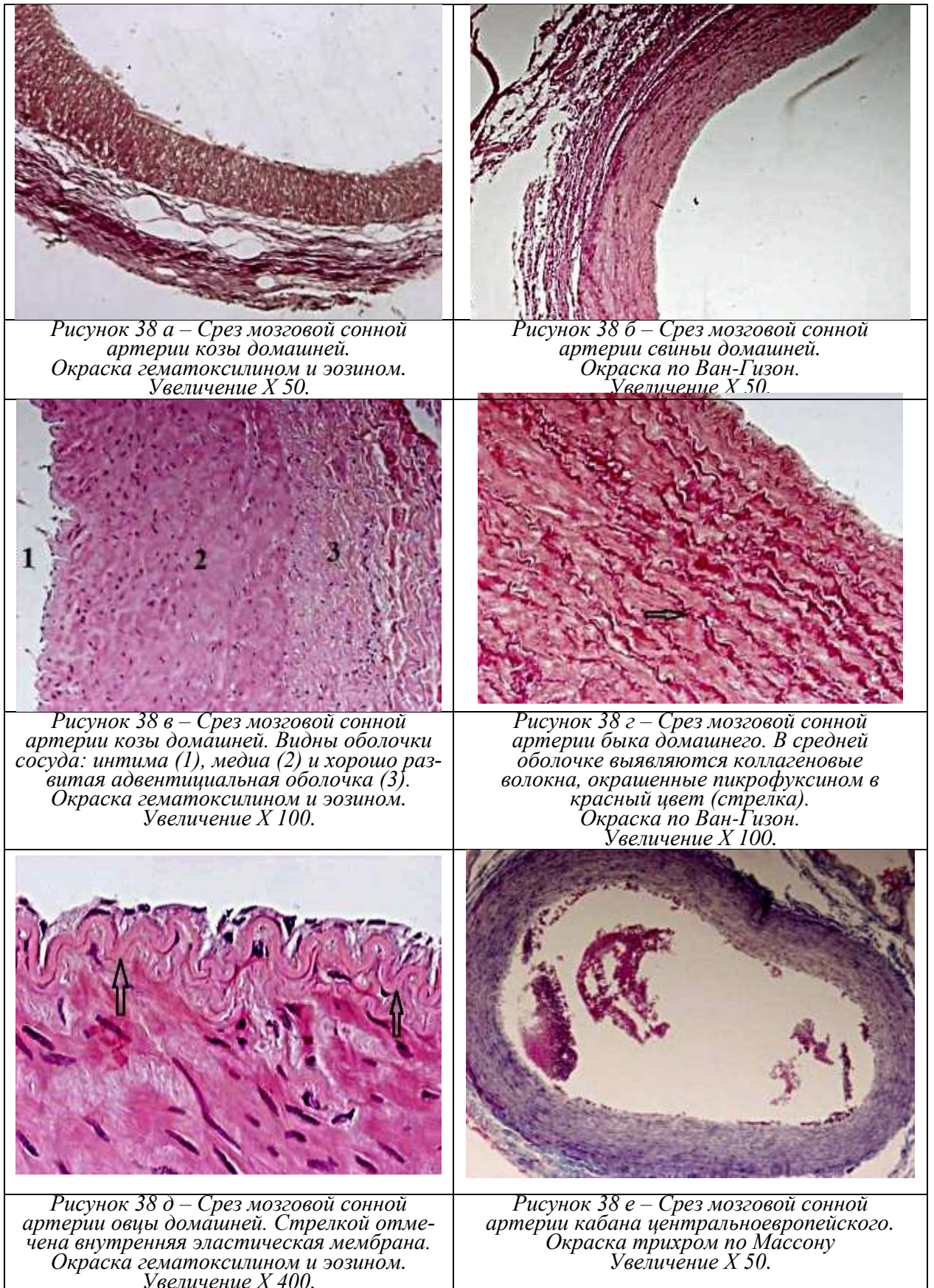
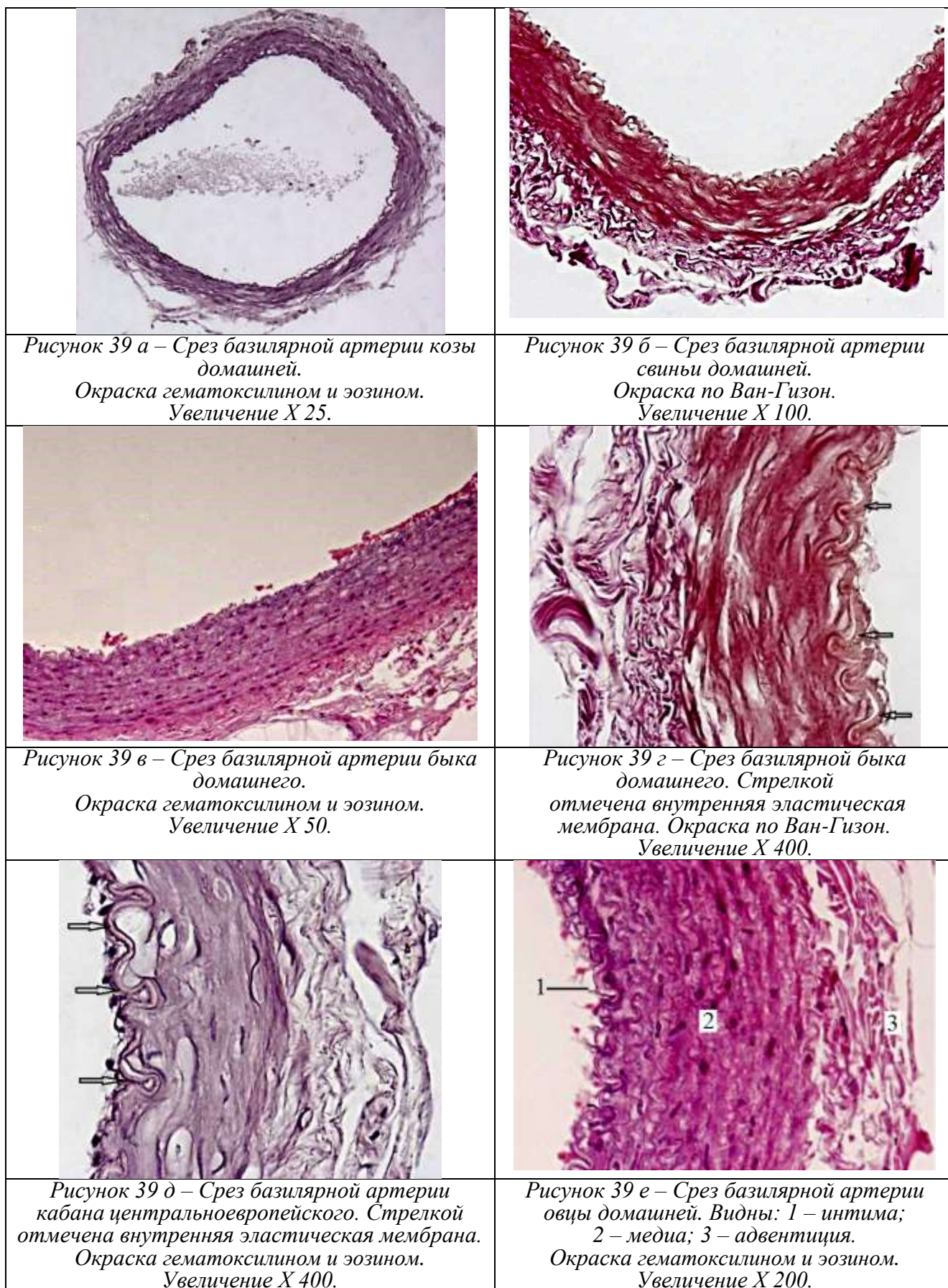


Рисунок 38 – Мозговая сонная артерия парнокопытных животных. Серия гистологических срезов.



**Рисунок 39 – Базилярная артерия парнокопытных животных.
Серия гистологических срезов.**

Средние мозговые артерии ($0,81\pm 0,08$) поднимаются дорсально по боковой поверхности мозга в составе Сильвиевой борозды. По своему ходу каждая из них активно ветвится почти на всей латеральной и вентральной поверхностях полушария большого мозга, отдавая по ходу корковые и центральные ветви. Они снабжают кровью центральные извилины, нижнюю и большую часть средних лобных извилин, теменную долю, а также верхнюю и среднюю височные извилины.

Ростральные артерии сосудистого сплетения ($0,53\pm 0,05$) по своему ходу отдают ветви латеральному коленчатому телу, а также ядрам гипоталамуса и зрительному тракту. Проходя по последнему, они проникают в каудальный рог бокового желудочка мозга и третий желудочек мозга, где участвуют в образовании их сосудистых сплетений.

Каудальная соединительная артерия у козы домашней дает начало каудальной мозговой артерии и каудальной артерии сосудистого сплетения, а также ростральной артерии мозжечка.

Каудальные мозговые артерии ($0,58\pm 0,05$), отдавая на своем пути корковые и центральные ветви, питают кровью задние отделы полушарий и четверохолмие. Каудальные артерии сосудистого сплетения ($0,51\pm 0,05$) направляются в сосудистые сплетения боковых желудочков мозга.

Ростральные артерии мозжечка ($0,48\pm 0,04$) берут начало от каудальных соединительных артерий, справа и слева от места впадения базилярной артерии в артериальный анастомоз.

Базилярная артерия ($0,81\pm 0,08$) образуется путем слияния медиальных ветвей правой и левой затылочных артерий и, в основном, участвует в кровоснабжении ромбовидного мозга.

Базилярная артерия (рисунок 37) впадает в каудальную часть артериального анастомоза. На своем пути она отдает множественные парные артерии продолговатого мозга и мозгового моста. Позади мозгового моста от нее отходят каудальные артерии мозжечка ($0,54\pm 0,05$).

Таким образом, у парнокопытных кровоснабжение головного мозга осуществляется по мозговым сонным и позвоночной артериям.

Мозговая сонная артерия у парнокопытных имеет типичное гистологическое строение, характерное для артерий смешанного типа (рисунок 38). Ее внутренняя оболочка – интима – образована слоем уплощенных эндотелиальных клеток, субэндотелиальным слоем рыхлой соединительной ткани и внутренней эластической мембраной.

Средняя оболочка образована гладкими миоцитами, клетками фибробластического ряда и эластическими элементами (эластические волокна и мембраны). Окраска по Ван-Гизон показала наличие в ее составе волокнистых компонентов рыхлой соединительной ткани, в частности коллагеновых волокон, окрашенных пикрофуксином в красный цвет. Адвентиция образована рыхлой соединительной тканью.

Морфометрические данные, касающиеся степени развития оболочек мозговой сонной артерии у изученных нами парнокопытных животных, приведены в таблице №7.

Базиллярная артерия у парнокопытных животных представляет собой крупный сосуд смешанного типа (рисунок 39). Строение интимы базилярной артерии схоже с ее строением в составе стенки мозговой сонной артерии. Средняя оболочка базилярной артерии образована концентрически расположенными слоями гладких миоцитов с умеренным количеством соединительнотканых элементов и коллагеновых волокон. Адвентиция образована рыхлой соединительной тканью.

Морфометрические данные, касающиеся степени развития оболочек базилярной артерии у изученных нами парнокопытных животных, приведены в таблице 7.

Хищные (Carnivora), собакообразные (Caniformia), семейство псовые (Canidae). Собака домашняя (Canis lupus familiaris). По результатам исследований (Прусаков, А. В., 2014, 2015; Прусаков, А. В., Вирунен, С. В., 2014; Прусаков, А. В., Зеленевский, Н. В., Щипакин, М. В., Вирунен, С. В., Былинская, Д. С., 2015)

головной мозг собаки домашней получает артериальную кровь из парных внутренних сонных и парных позвоночных артерий. Ход и ветвление данных сосудов у собак мелких, средних и крупных пород не имеет выраженных особенностей. Различие между ними заключается в калибре просвета сосудов, данные о котором приведены в таблице 6.

У собаки внутренние сонные артерии ответвляются от общих сонных артерий соответствующей стороны. Каждая из них проникает в полость черепа через сонное отверстие и прободает твердую мозговую оболочку. До проникновения в сонные отверстия внутренние сонные артерии S-образно изгибаются.

На базальной поверхности головного мозга внутренняя сонная артерия подразделяется на ростральную и каудальную соединительные артерии. Ростральные и каудальные соединительные артерии правой и левой сторон объединяются друг с другом и образуют вокруг гипофиза артериальный анастомоз основания головного мозга. Последний имеет вид неправильной восьмерки. Обе петли этой восьмерки имеют эллипсовидную форму. Эллипс ростральной петли имеет поперечное расположение, а каудальной – продольное (рисунок 40).

В 69,00% случаев мы наблюдали неполное слияние ростральных соединительных артерий. В этих случаях каждая ростральная соединительная артерия продолжалась как самостоятельная ростральная мозговая артерия. При полном слиянии ростральных соединительных артерий, правая и левая ростральные мозговые артерии брали начало от ростральной петли артериального анастомоза общим стволом, который вскоре раздваивался.

Правая и левая ростральные мозговые артерии поднимаются дорсально и проходят в составе продольной щели между полушариями большого мозга. На своем пути каждая из них отдает множественные лобные и мозолисто-краевые ветви для полушарий.

Отдав ростральные мозговые артерии, правая и левая ростральные соединительные артерии с каждой стороны последовательно отдают ростральную артерию мозговых оболочек, обонятельную артерию, ростральную артерию сосудистого

сплетения и среднюю мозговую артерию. Ростральные артерии мозговых оболочек образуют в толще слизистой оболочки решетчатой кости артериальную сеть. Обонятельная артерия питает область обонятельного треугольника. Ростральные артерии сосудистого сплетения проникают в каудальные рога соответствующих боковых желудочков мозга, где ветвясь, участвуют в образовании их сосудистых сплетений.

Внутренние глазничные артерии следуют по вентральной поверхности зрительного нерва соответствующей стороны. Проникнув в орбиту, внутренняя глазничная артерия питает структуры зрительного анализатора.

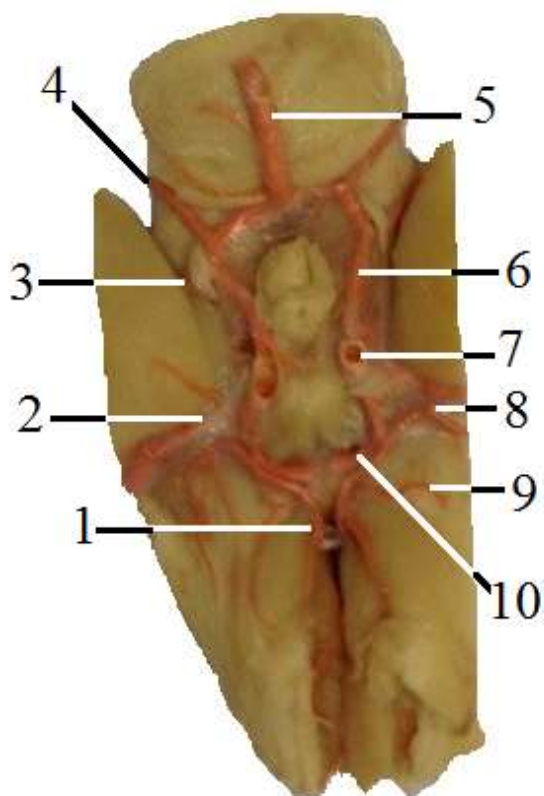


Рисунок 40 – Артериальный анастомоз основания головного мозга и его ветви собаки

породы английский бульдог. Фотографический снимок с макропрепарата. Инъекция сосудов свинцовым суриком:

- 1 – *ростральная мозговая артерия;*
- 2 – *средняя мозговая артерия;*
- 3 – *каудальная мозговая артерия;*
- 4 – *ростральная артерия мозжечка;*
- 5 – *базилярная артерия;*
- 6 – *каудальная соединительная артерия;*
- 7 – *внутренняя сонная артерия;*
- 8 – *обонятельная артерия;*
- 9 – *ростральная артерия мозговых оболочек;*
- 10 – *ростральная соединительная артерия.*

Самой мощной из ветвей ростральных соединительных артерий является средняя мозговая артерия. Она проходит в составе Сильвиевой борозды и ветвится почти на всей латеральной и вентральной поверхностях полушария. В 13,23% случаев мы наблюдали отхождение средних мозговых артерий напротив деления внутренних сонных артерий. В 86,77% случаях средние мозговые артерии отходят несколько краниальнее от ростральных соединительных артерий.

Каудальные соединительные артерии последовательно отдают каудальные мозговые артерии и каудальные артерии сосудистого сплетения.

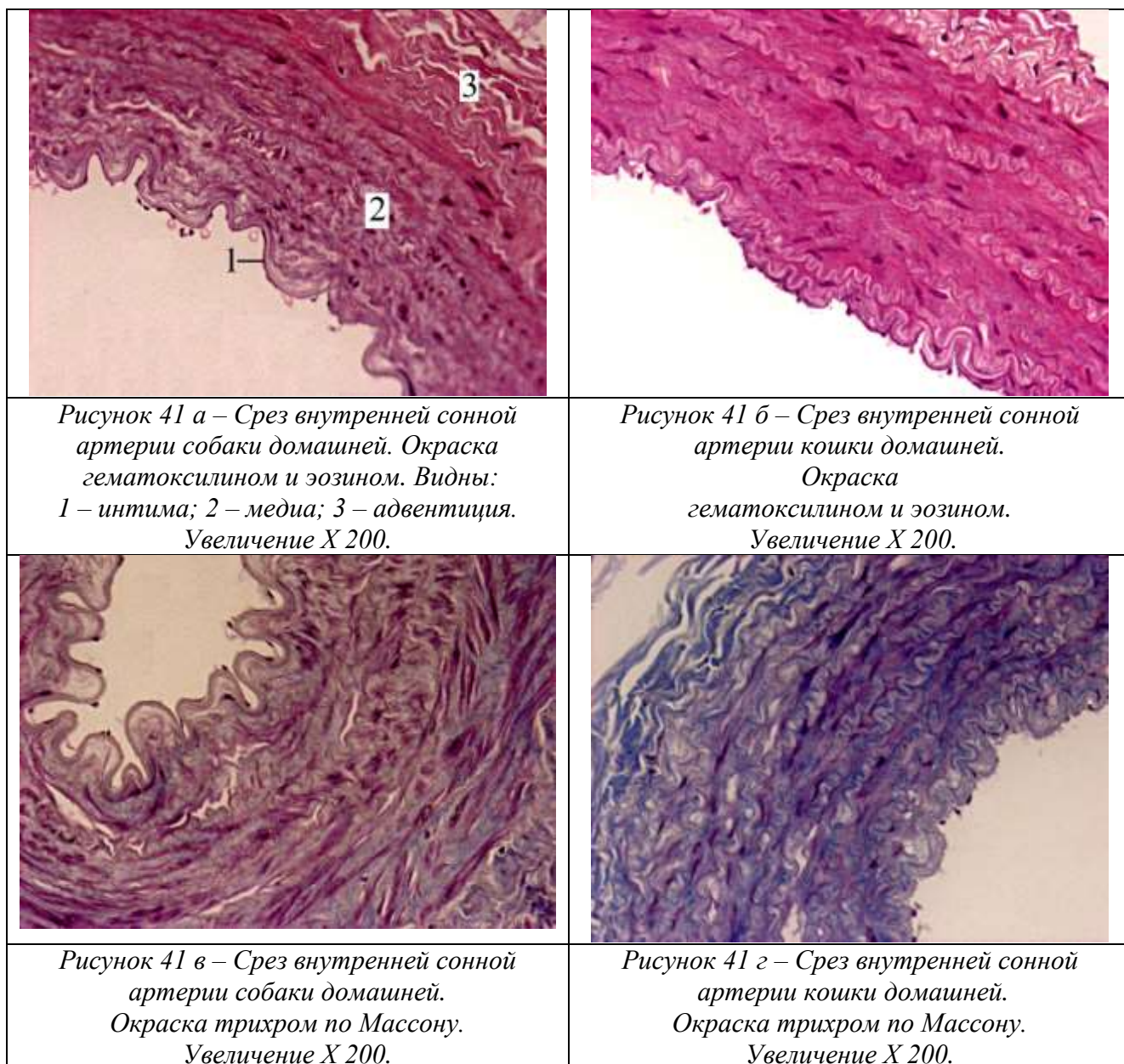
Каудальные мозговые артерии пересекают ножки большого мозга и проходят под вентральной поверхностью аммоновых рогов. Каждая из них по ходу отдает ветви для зрительного бугра, коленчатых тел, ростральных бугров четверохолмия и затылочной доли полушария. Каудальные артерии сосудистого сплетения участвуют в образовании сосудистого сплетения боковых желудочков мозга.

В аборальную петлю артериального анастомоза впадает базилярная артерия. Последняя образуется в позвоночном канале путем слияния медиальных ветвей правой и левой позвоночных артерий. Они проникают в позвоночный канал через межпозвонковые отверстия атланта и делятся на вентральной поверхности продолговатого мозга на ростральные и каудальные ветви. Ветви обеих сторон сливаются друг с другом, образуя на базальной поверхности продолговатого мозга артериальное кольцо. Последнее имеет форму ромба. Из его рострального угла берет начало базилярная артерия, а из аборального – вентральная спинномозговая артерия.

Проходя в составе продольной борозды продолговатого мозга и мозгового моста, базилярная артерия отдает им множественные тонкие артериальные ветви. Помимо них базилярная артерия отдает парные ростральные и каудальные артерии мозжечка.

Ростральные артерии мозжечка, отходя от ростральной части базилярной артерии, проходят вдоль переднего края мозгового моста, огибают ножки большого мозга, поднимаются дорсально и множественно ветвятся на передней поверхности мозжечка.

Каудальные артерии мозжечка отходят от каудальной части базилярной артерии. На своем пути каждая из них отдает ветви к латеральной поверхности продолговатого мозга. Далее каудальные артерии мозжечка поднимаются дорсально и множественно ветвятся на латеральной и дорсальной поверхностях полушарий и червячка мозжечка.



**Рисунок 41 – Внутренняя сонная артерия домашних хищных.
Серия гистологических срезов.**

Таким образом, головной мозг собаки домашней получает артериальную кровь от внутренних сонных и базилярной артерий. Внутренние сонные артерии (рисунок 41) у собаки, по результатам нашего исследования (Прусаков, А. В., Зеленский, Н. В., 2017) имеют типичное строение, характерное для артерий смешан-

ного типа. Их внутренняя оболочка представлена эндотелиальным слоем, образованным уплощенными эндотелиоцитами вытянутой формы, субэндотелиальным слоем из элементов рыхлой соединительной ткани и внутренней эластической мембраной.

Средняя оболочка образована гладкими миоцитами, клетками фибробластического ряда и эластическими элементами (эластические волокна и мембраны). Окраска трихромом по Массону показала наличие в данных сосудах также волокнистых компонентов рыхлой соединительной ткани, в частности коллагеновых волокон, окрашенных красителем в синий цвет. Основные морфометрические характеристики стенки внутренней сонной артерии собаки приведены в таблице 7.

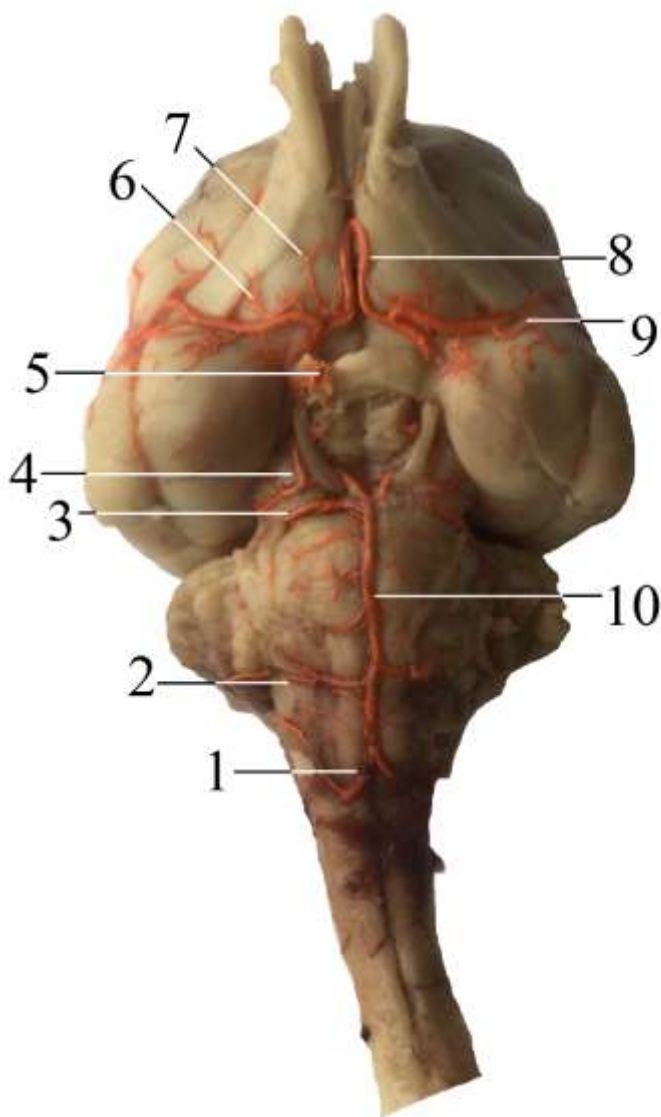
Базиллярная артерия у собаки домашней (рисунок 43) по результатам нашего исследования (Прусаков, А. В., Зеленовский, Н. В., 2017) является артерией мышечного типа. Ее интима образована эндотелиальными клетками, тонким субэндотелиальным слоем и внутренней эластической мембраной. Внутренняя оболочка образована концентрически расположенными слоями гладких миоцитов с небольшим количеством соединительнотканых элементов. Основные морфометрические характеристики стенки базилярной артерии собаки приведены в таблице 8.

Хищные (Carnivora), кошачьи (Felidae), подсемейство малые кошки (Felinae). Кошка домашняя (Felis silvestrus catus). В результате проведенного исследования было установлено, что в кровоснабжении головного мозга у кошки домашней принимают участие парные внутренние сонные и базилярная артерия (рисунок 42) (Прусаков, А. В., 2013; Прусаков, А. В., Зеленовский, Н. В., 2017). Морфометрические данные о среднем диаметре этих сосудов, а также их ветвей у кошки домашней приведены в таблице 6.

Внутренние сонные артерии у кошки домашней образуют каротидный бассейн кровоснабжения головного мозга. Правая и левая внутренние сонные артерии ($1,23 \pm 0,12$) берут начало от соответствующих общих сонных артерий ($1,66 \pm 0,17$). Они следуют в сторону сонного отверстия, образуя до проникновения в него, S-

образный изгиб. Проникнув в полость черепа, внутренние сонные артерии проходят через пещеристый синус, прободают твердую оболочку, и на базальной поверхности делятся на роstralную и аборальную соединительные артерии. Последние объединяясь друг с другом образуют вокруг гипофиза артериальный анастомоз основания головного мозга (рисунок 42), дающий начало артериям питающим большой мозг.

Каждая роstralная соединительная артерия ($1,04 \pm 0,10$) отдает роstralную мозговую артерию ($0,67 \pm 0,06$), которая разветвляется в передних отделах полушарий и в обонятельных луковицах. В 57,00% случаев мы наблюдали отсутствие соединительной ветви между роstralными мозговыми артериями. За счет этого роstralная петля артериального анастомоза основания головного мозга оказывалась не замкнутой.



единительной ветви между роstralными мозговыми артериями. За счет этого роstralная петля артериального анастомоза основания головного мозга оказывалась не замкнутой.

Рисунок 42 – Артериальный анастомоз основания головного мозга кошки домашней и его ветви. Фотографический снимок с макропрепарата. Инъекция сосудов свинцовым суриком:

1 – медиальная ветвь позвоночной артерии; 2 – каудальная артерия мозжечка; 3 – роstralная артерия мозжечка; 4 – каудальная мозговая артерия; 5 – внутренняя сонная артерия; 6 – обонятельная артерия; 7 – решетчатая артерия; 8 – роstralная мозговая артерия; 9 – средняя мозговая артерия; 10 – базилярная артерия.

По бокам от роstralной мозговой артерии каждая роstralная соединительная артерия последовательно с каждой стороны отдает решетчатую, обонятельную и среднюю мозговую артерии, роstralную артерию сосудистого сплетения, внутреннюю глазничную артерию и внутреннюю артерию мозговых оболочек. Решетчатая артерия ($0,23 \pm 0,02$) следует к обонятельным луковицам и участвует в образовании вокруг них сосудистой сети. Обонятельная артерия ($0,27 \pm 0,02$) питает обонятельные тракты и обонятельный треугольник. Средняя мозговая артерия ($0,65 \pm 0,06$) поднимается дорсально по боковой поверхности мозга в составе Сильвиевой борозды и по своему ходу ветвится почти на всей латеральной и вентральной поверхностях полушария большого мозга. Роstralная артерия сосудистого сплетения ($0,41 \pm 0,04$) проходит по зрительному тракту в каудальный рог бокового желудочка мозга.

Внутренняя глазничная артерия ($0,87 \pm 0,09$) проходит по зрительному нерву, проникает в орбиту и питает структуры зрительного анализатора. На своем пути она отдает роstralную артерию мозговых оболочек ($0,37 \pm 0,04$).

Каудальная соединительная артерия дает начало каудальной мозговой артерии и каудальной артерии сосудистого сплетения. Каудальная мозговая артерия ($0,67 \pm 0,07$) питает кровью задние отделы полушарий и четверохолмие.

Каудальная артерия сосудистого сплетения ($0,42 \pm 0,04$) направляется в сосудистое сплетение бокового желудочка мозга.

Базиллярная артерия у кошки домашней образуется за счет слияния медиальных ветвей позвоночных артерий ($0,79 \pm 0,08$). Последние проникают в позвоночный канал через межпозвонковые отверстия атланта, прободают твердую оболочку и делятся на вентральной поверхности продолговатого мозга на роstralные и каудальные ветви. Ветви обеих сторон сливаются друг с другом, образуя на базальной поверхности продолговатого мозга артериальное кольцо – артериальный анастомоз основания продолговатого мозга. Последнее имеет форму ромба. Из его роstralного угла берет начало базиллярная артерия, а из аборального – вентральная спинномозговая артерия.

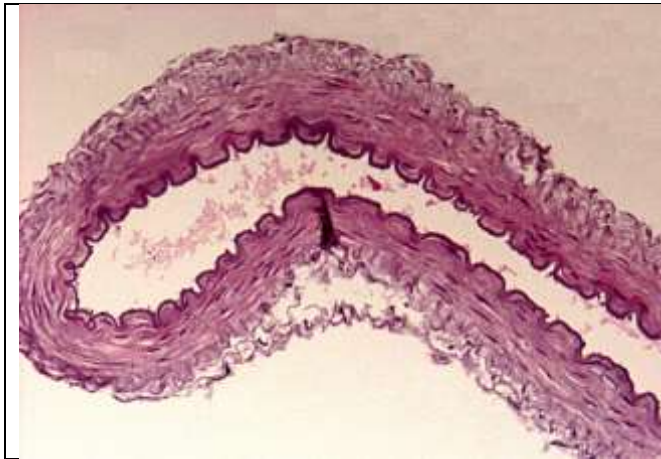


Рисунок 43 а – Срез базилярной артерии собаки домашней.
Окраска гематоксилином и эозином.
Увеличение X 100.

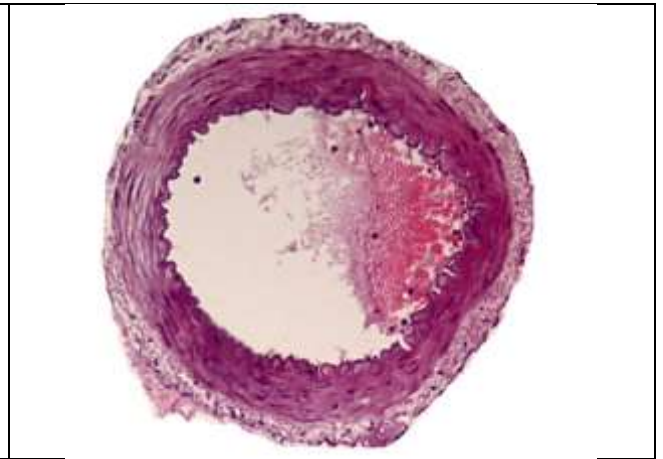


Рисунок 43 б – Срез базилярной артерии кошки домашней.
Окраска гематоксилином и эозином.
Увеличение X 100.

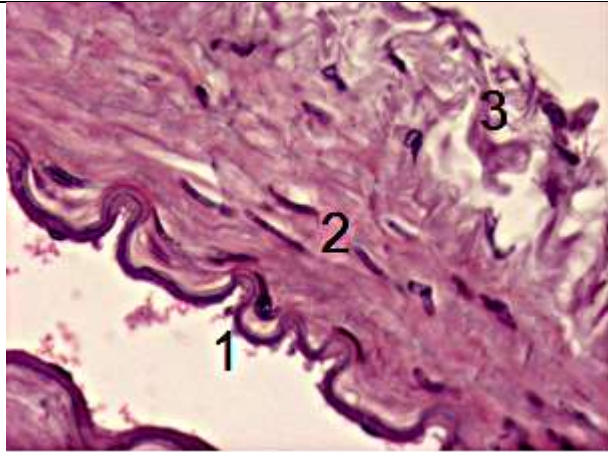


Рисунок 43 в – Срез базилярной артерии собаки домашней. Видны: 1 – интима; 2 – медиа; 3 – адвентиция.
Окраска гематоксилином и эозином.
Увеличение X 400.

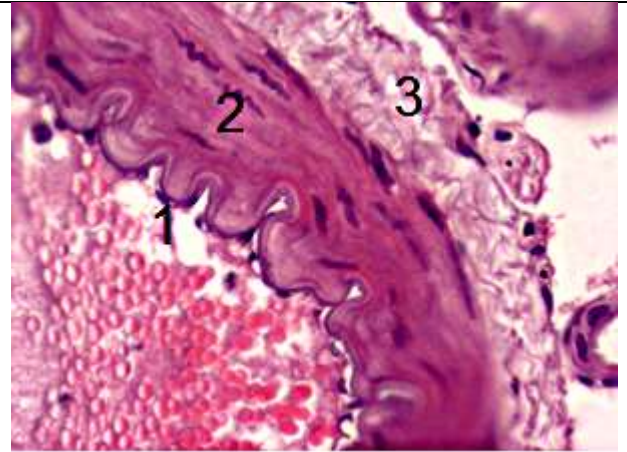


Рисунок 43 г – Срез базилярной артерии кошки домашней. Видны: 1 – интима; 2 – медиа; 3 – адвентиция.
Окраска гематоксилином и эозином.
Увеличение X 400.

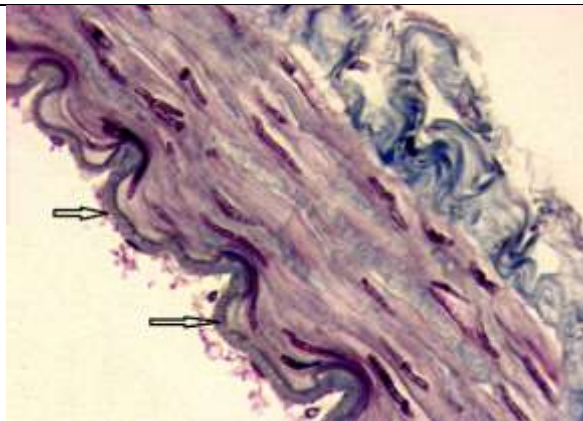


Рисунок 43 д – Срез базилярной артерии собаки домашней. Стрелкой обозначена внутренняя эластическая мембрана
Окраска трихромом по Массону.
Увеличение X 400.

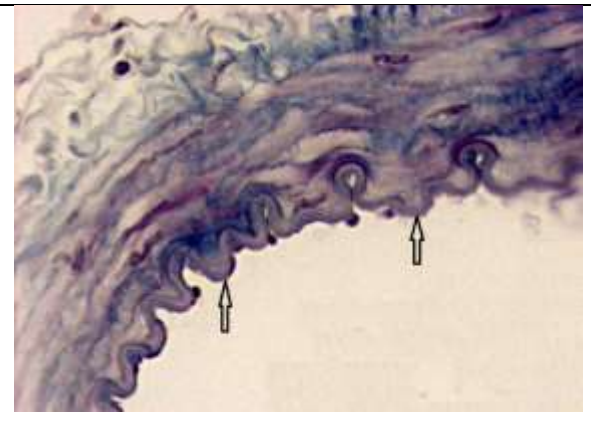


Рисунок 43 е – Срез базилярной артерии кошки домашней. Стрелкой обозначена внутренняя эластическая мембрана
Окраска трихромом по Массону.
Увеличение X 400.

**Рисунок 43 – Базилярная артерия домашних хищных.
Серия гистологических срезов.**

Базиллярная артерия ($0,84\pm 0,08$) на своем пути отдает множественные парные артерии продолговатого мозга, мозгового моста, впереди моста – ростральные артерии мозжечка ($0,58\pm 0,06$), а позади моста – каудальные артерии мозжечка ($0,53\pm 0,05$).

Таким образом, у кошки домашней ткани головного получают артериальную кровь от внутренних сонных и базилярной артерий. Внутренние сонные артерии кошки (рисунок 41) по результатам нашего исследования (Прусаков, А. В., Зеленевский, Н. В., 2017) так же, как и у собаки домашней представляют собой артерии смешанного типа.

Строение стенки внутренней сонной артерии кошки домашней схоже с ее строением у собаки домашней. Однако в отличие от собаки у кошки в составе средней оболочки более выражены соединительнотканые элементы. Основные морфометрические характеристики стенки внутренней сонной артерии кошки домашней приведены в таблице 7.

Базиллярная артерия у кошки домашней (рисунок 43) по результатам нашего исследования представляет собой артерию мышечного типа. Ее интима образована эндотелиальными клетками, тонким субэндотелиальным слоем и внутренней эластической мембраной. Средняя оболочка образована концентрически расположенными слоями гладких миоцитов с небольшим количеством соединительнотканых элементов. Адвентиция образована рыхлой соединительной тканью. Основные морфометрические характеристики стенки базилярной артерии кошки домашней приведены в таблице 8.

Хищные (Carnivora), кошачьи (Felidae), подсемейство малые кошки (Felinae). Рысь евразийская (Lynx lynx). Головной мозг рыси евразийской получает питание по базилярной и мозговым сонным артериям (Прусаков, А. В., 2013). Последние у этого вида животных выходит из чудесной сети основания головного мозга (рисунок 45). Морфометрические данные о среднем диаметре просвета мозговых сонных и базилярной артерий, а также их ветвей у рыси евразийской приведены в таблице 6.

Мозговые сонные артерии ($1,98 \pm 0,19$) на базальной поверхности головного мозга делятся на ростральные ($1,58 \pm 0,15$) и каудальные ($1,46 \pm 0,14$) соединительные артерии (рисунок 44). Последние, объединяясь вокруг гипофиза образуют артериальный анастомоз основания головного мозга. Данный анастомоз имеет форму практически правильной восьмерки и состоит из ростральной и аборальной петель.

Каждая ростральная соединительная артерия у рыси евразийской последовательно отдает к глубоким структурам головного мозга и полушариям ростральную мозговую артерию ($1,27 \pm 0,12$), ростральную артерию мозговых оболочек ($0,43 \pm 0,04$), ростральную артерию сосудистого сплетения ($0,51 \pm 0,05$) и среднюю мозговую артерию ($1,38 \pm 0,13$). При этом данные сосуды у рыси евразийской, в отличие от других животных, отходят от передней трети ростральных соединительных артерий. В особенности это касается средней мозговой артерии, которая у других животных отходит от их конечного участка.

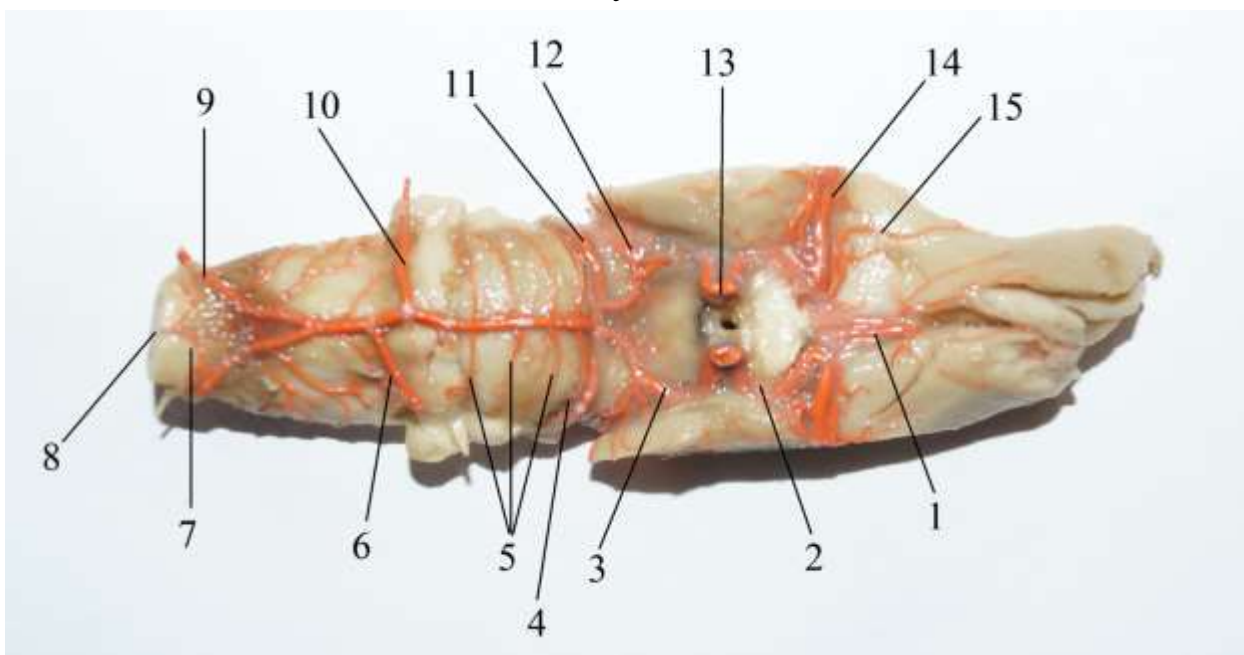


Рисунок 44 – Артерии базальной поверхности головного мозга рыси евразийской (инъекция свинцовым суриком):

- 1 – ростральная мозговая артерия; 2 – ростральная соединительная артерия;
 3 – каудальная соединительная артерия; 4 – ростральная артерия мозжечка;
 5 – артерии мозгового моста; 6 – левая средняя артерия мозжечка; 7 – каудальная ветвь позвоночной артерии; 8 – вентральная спинномозговая артерия;
 9 – медиальная ветвь позвоночной артерии; 10 – правая средняя артерия мозжечка;
 11 – каудальная мозговая артерия; 12 – каудальная артерия сосудистого сплетения;
 13 – мозговая сонная артерия; 14 – средняя мозговая артерия; 15 – ростральная артерия мозговых оболочек.

Каждая из каудальных соединительных артерий у рыси евразийской последовательно отдает каудальную мозговую артерию ($1,24 \pm 0,12$) и каудальную артерию сосудистого сплетения ($0,97 \pm 0,09$). При этом каудальная мозговая артерия отходит от аборальной петли артериального анастомоза в месте впадения в него базилярной артерии ($1,37 \pm 0,13$).

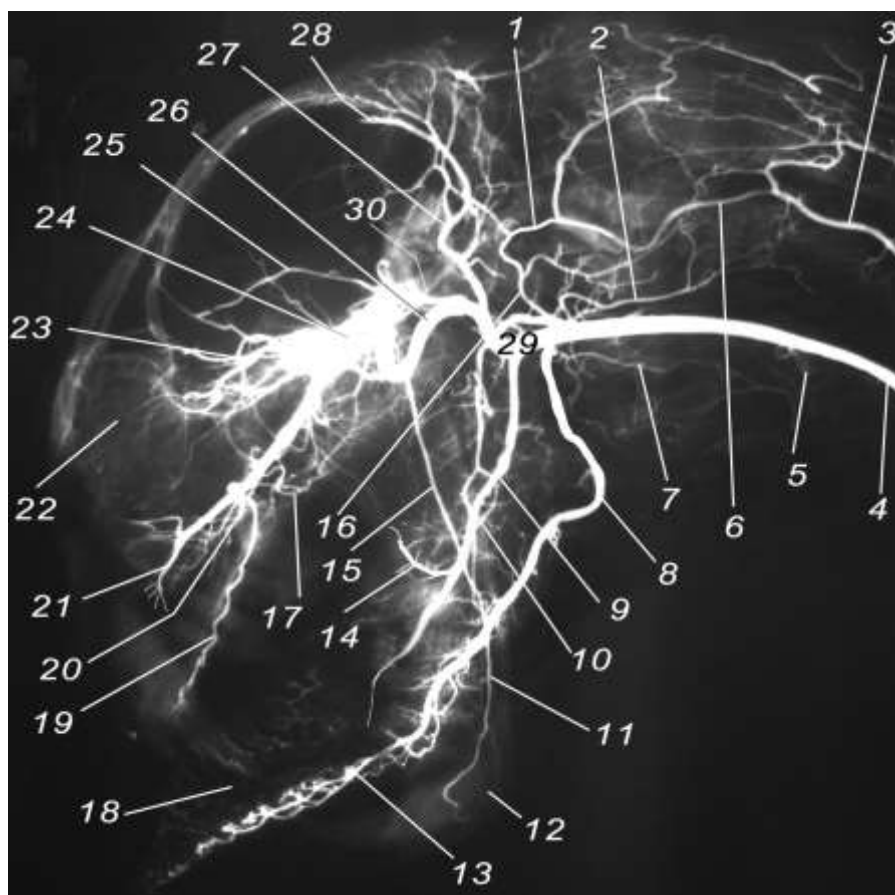


Рисунок 45 – Сосудистая сеть основания головного мозга и артерии головы рыси евразийской. Фотографический снимок вазорентгенограммы.

Инъекция сосудов свинцовым суриком:

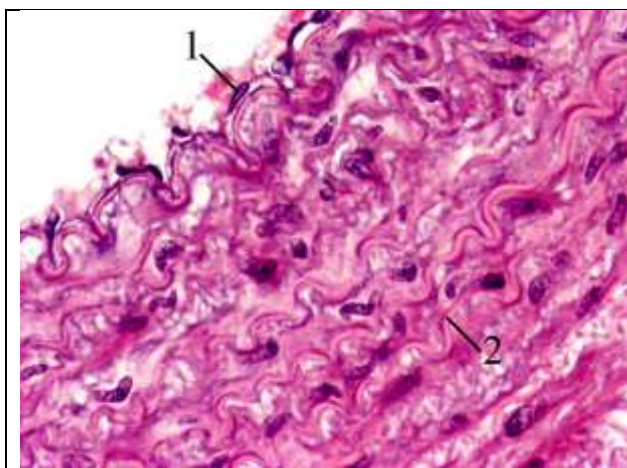
1, 16 – затылочная артерия; 2 – мышечные ветви вентральных мышц шеи; 3 – позвоночная артерия; 4 – общая сонная артерия; 5 – щитовидная артерия; 6 – анастомотическая ветвь; 7 – нисходящая глоточная артерия; 8 – язычная артерия; 9 – нижняя губная артерия; 10 – внутриорганное русло слюнных желез; 11, 15 – нижняя альвеолярная артерия; 12 – подбородочная артерия; 13, 18 – внутриорганные артерии языка; 14 – угловая артерия рта; 17 – малая небная артерия; 19 – большая небная артерия; 20 – клинонебная артерия; 21 – подглазничная артерия; 22 – артерии слизистой оболочки лобного синуса; 23 – наружная глазничная артерия; 24 – чудесная артериальная сеть; 25 – роstralная глубокая височная артерия; 26 – внутренняя челюстная артерия; 27, 28 – поверхностная височная артерия; 29 – наружная сонная артерия; 30 – внутренняя сонная артерия.

Базиллярная артерия рыси евразийской образуется путем слияния медиальных ветвей позвоночных артерий (рисунок 44). До слияния каждая из них отдает каудальную ветвь к срединной борозде продолговатого мозга. Данные ветви, сливаясь друг с другом, образуют вентральную спинномозговую артерию.

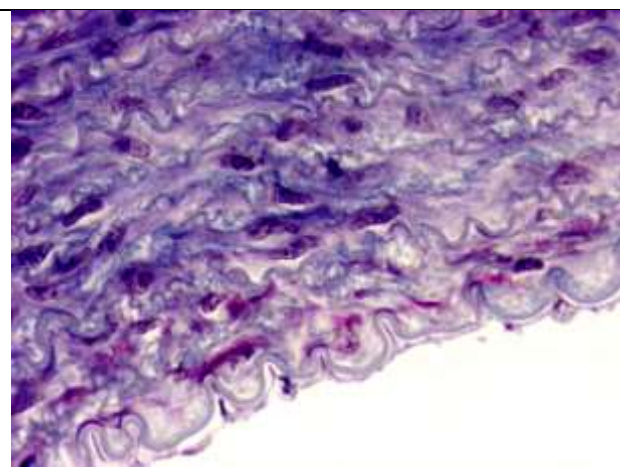
В результате такого слияния на базальной поверхности продолговатого мозга образуется анастомоз, имеющий ромбическую форму – анастомоз основания продолговатого мозга. Передний угол этого ромба представлен началом основной артерии мозга, а задний началом вентральной спинномозговой артерии.

Следуя аборально, базилярная артерия последовательно отдает парные рогатральные ($0,44 \pm 0,04$) и средние ($1,18 \pm 0,11$) артерии мозжечка. Каудальные артерии мозжечка ($0,75 \pm 0,07$) берут начало от медиальных ветвей позвоночных артерий.

Во всех случаях мы наблюдали, что правая средняя артерия мозжечка отходит от основной артерии мозга значительно рогральнее, чем левая. Помимо артерий мозжечка, базилярная артерия отдает 4-6 мелких артерий мозгового моста и продолговатого мозга.



*Рисунок 46 а – Мозговая сонная артерия рыси евразийской:
1 – эндотелиальные клетки;
2 – эластические мембраны.
Окраска гематоксилином и эозином.
Увеличение X 400.*



*Рисунок 46 б – Мозговая сонная артерия рыси евразийской.
Окраска трихром по Массону.
Увеличение X 400.*

**Рисунок 46 – Мозговая сонная артерия рыси евразийской.
Гистологические срезы.**

Таким образом, ткани головного мозга рыси евразийской получают артериальную кровь от мозговых сонных и базилярной артерии.

Мозговая сонная артерия рыси евразийской (рисунок 46) по своему строению относится к артериям смешанного типа. Ее стенка образована внутренней, средней и наружной оболочками. Внутренняя оболочка – интима – представлена эндотелиальным слоем, образованным уплощенными эндотелиоцитами вытянутой формы, субэндотелиальным слоем из элементов рыхлой соединительной ткани, а также внутренней эластической мембраной. Средняя оболочка – медиа – образована гладкими миоцитами, клетками фибробластического ряда и эластическими элементами (эластические волокна и мембраны). Окраска трихромом по Массону показала наличие в ее составе волокнистых компонентов рыхлой соединительной ткани, в частности коллагеновых волокон, окрашенных красителем в синий цвет. Наружная оболочка – адвентиция сосудов образована рыхлой соединительной тканью.

Основные морфометрические характеристики стенки мозговой сонной артерии рыси евразийской приведены в таблице 7.

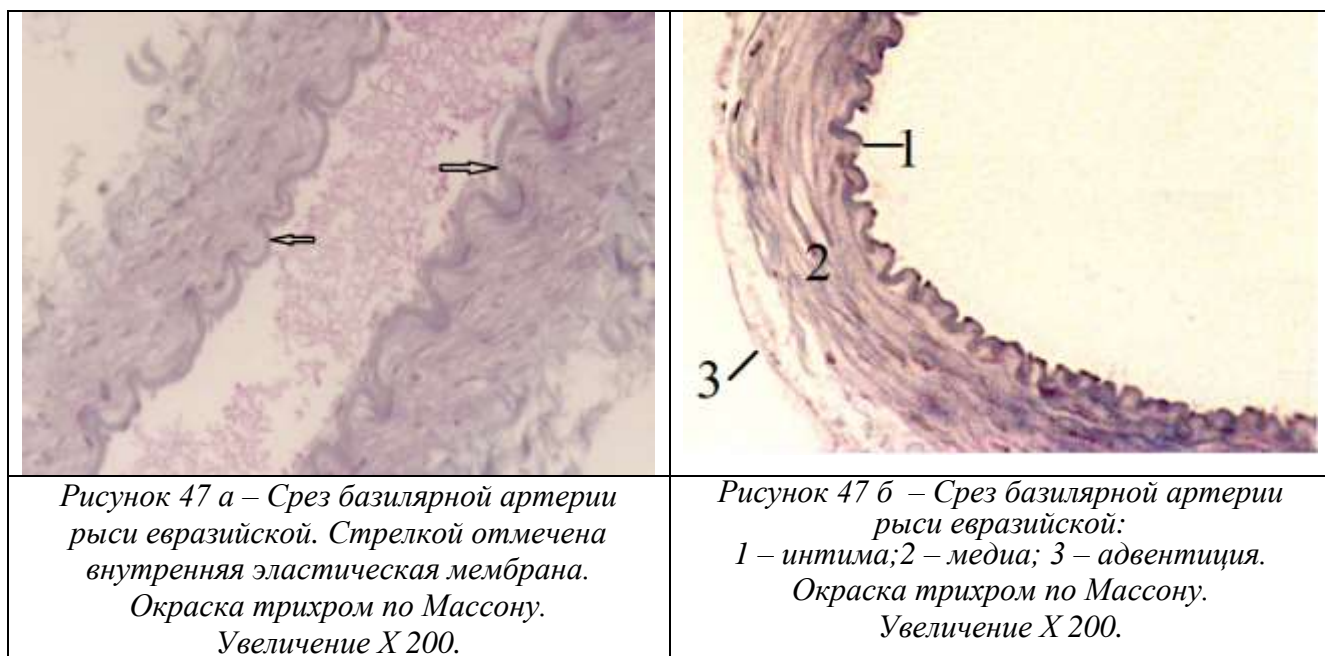


Рисунок 47 – Базилярная артерия рыси евразийской. Гистологические срезы.

Базилярная артерия у рыси евразийской (рисунок 47) представляет собой артерию мышечного типа. Интима данной артерии образована эндотелиальными

клетками, тонким субэндотелиальным слоем и внутренней эластической мембраной. Внутренняя оболочка образована концентрически расположенными слоями гладких миоцитов с небольшим количеством соединительнотканых элементов. Адвентиция сосуда представлена рыхлой соединительной тканью. Основные морфометрические характеристики стенки базилярной артерии рыси евразийской приведены в таблице 7.

2.4 Сравнительная морфология чудесных артериальных сетей основания головного мозга животных

В результате проведенного исследования нами было установлено наличие у изучаемых парнокопытных животных и рыси евразийской чудесных артериальных сетей основания головного мозга. Данные сети располагаются между листками твердой оболочки под промежуточным мозгом. По их расположению относительно гипофиза данные сети можно подразделить на ростральную и аборальную. В свою очередь каждая из них состоит из двух симметричных половин.

Свинья домашняя (*Sus scrofa domesticus*). Чудесные артериальные сети основания головного мозга у свиньи домашней представлены аборальной чудесной артериальной сетью (рисунок 32, 48, 49, 50). Последняя состоит из правой и левой половин, соединенных множеством анастомозов, расположенных аборально от гипофиза. Каждая из половин образуется за счет внутренних сонных и мышцелковых артерий, а также ветвей, отходящих от верхнечелюстных артерий. Морфометрическая характеристика сосудов, участвующих в образовании чудесных артериальных сетей у свиньи домашней, приведена в таблице 9.

Внутренние сонные артерии ($0,96 \pm 0,09$) у свиньи домашней сохраняются на протяжении всей жизни. Вне черепной полости они делятся на несколько ветвей, образуя внечерепные части сети (рисунок 32, 48). Данные ветви следуют в полость черепа через разорванное отверстие и вливаются в аборальный полюс внутричерепной части чудесной сети около впадения в нее мышцелковой артерии ($1,39 \pm 0,13$). Последняя проникает в полость черепа через подъязычное отверстие. Ветвь, отходящая от верхнечелюстной артерии ($0,89 \pm 0,08$), проникает в полость черепа через овальное отверстие и вливается в боковую часть аборальной чудесной артериальной сети. По своей топографии она соответствует каудальной ветви верхнечелюстной артерии жвачных и рыси евразийской.

Рострально аборальная чудесная артериальная сеть у свиньи домашней анастомозирует с чудесной сетью зрительного перекреста (рисунок 50).

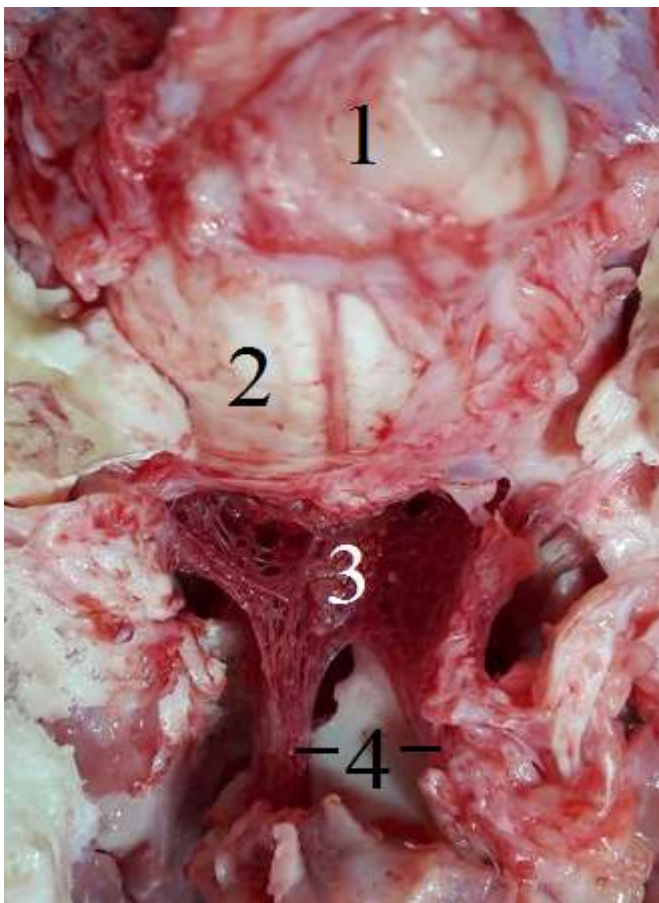


Рисунок 48 – Аборальная чудесная артериальная сеть основания головного мозга свиньи домашней. Фотографический снимок макропрепарата:

1 – спинной мозг; 2 – вентральная поверхность продолговатого мозга; 3 – аборальная чудесная артериальная сеть; 4 – разветвление внутренних артерий.

Кабан центральноевропейский (*Sus scrofa*). Чудесные артериальные сети основания головного мозга у кабана центральноевропейского по аналогии с домашней свиньей представлены аборальной чудесной артериальной сетью (рисунок 51). Последняя состоит из правой и левой половин, соединенных каудально

множеством анастомозов. Каждая из половин образуется за счет тех же сосудов, что и у свиньи домашней. Диаметр их просвета приведен в таблице 9.



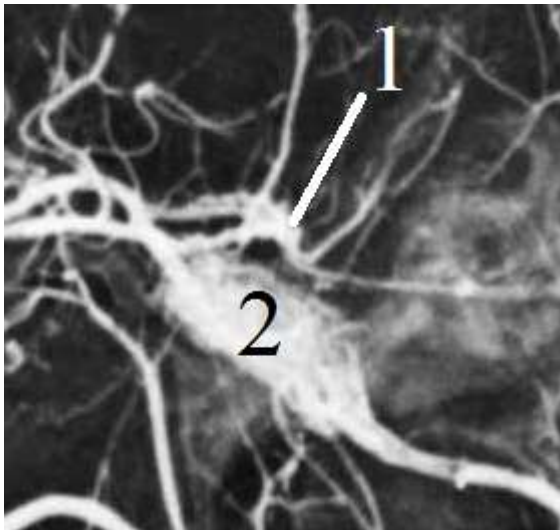
Рисунок 49 – Аборальная чудесная артериальная сеть основания головного мозга свиньи домашней. Фотографический снимок макропрепарата. Инъекция сосудов взвесью свинцового сурика:

1 – чудесная артерия сеть;

2 – клиновидная кость.

**Таблица 9 – Средний диаметр просвета сосудов, участвующих в образовании чудесных артериальных сетей
основания головного мозга животных**

Животное	Внутренняя сонная артерия (мм)	Ростральные ветви верхнечелюстной артерии (мм)	Аборальные ветви верхнечелюстной артерии (мм)	Мыщелковая артерия (мм)	Медиальные ветви позвоночных артерий (мм)
Свинья домашняя	0,96±0,09	-	0,89±0,08	1,39±0,13	-
Кабан центральноевропейский	1,09±0,09	-	0,96±0,09	1,47±0,14	-
Бык домашний	-	5,27±0,43	3,24±0,0,29	1,85±0,16	1,76±0,15
Овца домашняя	-	2,91±0,27	2,63±0,25	-	-
Коза домашняя	1,97±0,19	2,89±2,51	2,71±2,36	-	1,21±0,11
Рысь евразийская	1,76±0,17	2,12±0,19	2,03±0,19	-	-



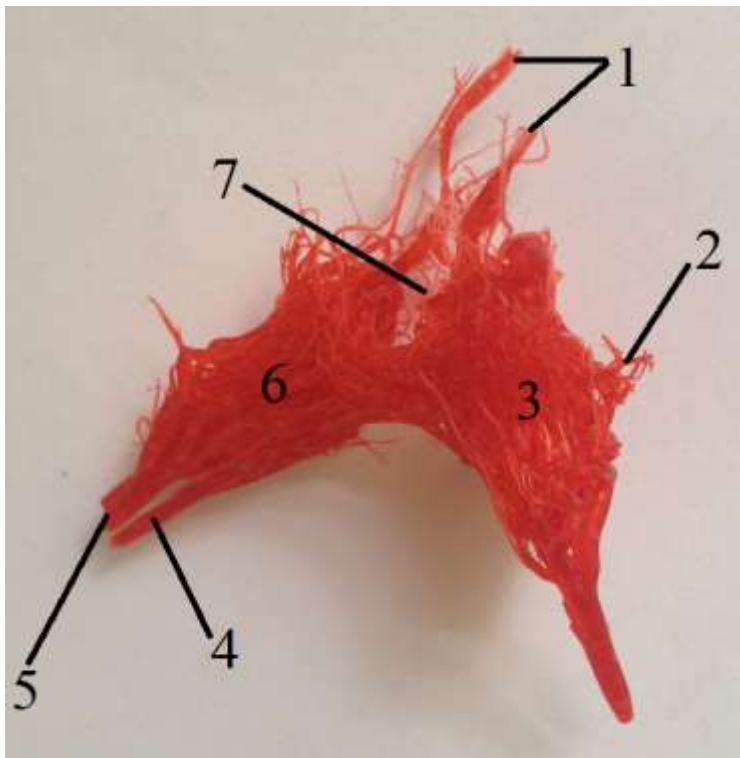
**Рисунок 50 – Взаимоотношение
внутричерепных чудесных
артериальных сетей свиньи домашней:**

1 – чудесная артериальная сеть зрительного перекреста; 2 – аборальная чудесная артериальная сеть основания головного мозга.

Бык домашний (Bos taurus). У данного вида животных чудесные артериальные сети основания мозга представлены ростральными и аборальными чудесными артериальными се-

тями (рисунок 52, 53), каждая из которых состоит из правой и левой половин. Диаметр просвета сосудов, образующих чудесные артериальные сети у быка домашнего, приведен в таблице 9.

Обе половины ростральной чудесной артериальной сети лежат между листками твердой оболочки головного мозга в области базальной поверхности промежуточного мозга. Образующие их артериальные сосуды располагаются в составе циркулярного синуса. Каждая из них имеет форму трехгранной пирамиды, вершина которой рострально заходит в кавернозный синус.



**Рисунок 51 – Аборальная
чудесная артериальная сеть
основания головного мозга
кабана**

**центральноевропейского.
Коррозионный препарат:**

*1 – мозговые сонные артерии;
2 – артериальная ветвь
верхнечелюстной артерии;
3 – правая часть чудесной
артериальной сети; 4 – внутренняя
сонная артерия; 5 – мышечковая
артерия; 6 – левая часть чудесной
артериальной сети; 7 – место
расположения гипофиза.*

Обе половины рогатой чудесной артериальной сети соединяются друг с другом большим числом анастомозов, расположенных спереди от гипофиза. В результате такого слияния образуется непарная сосудистая структура. В ее образовании принимают участие рогатые ветви верхнечелюстной артерии (рисунок 52, 53).

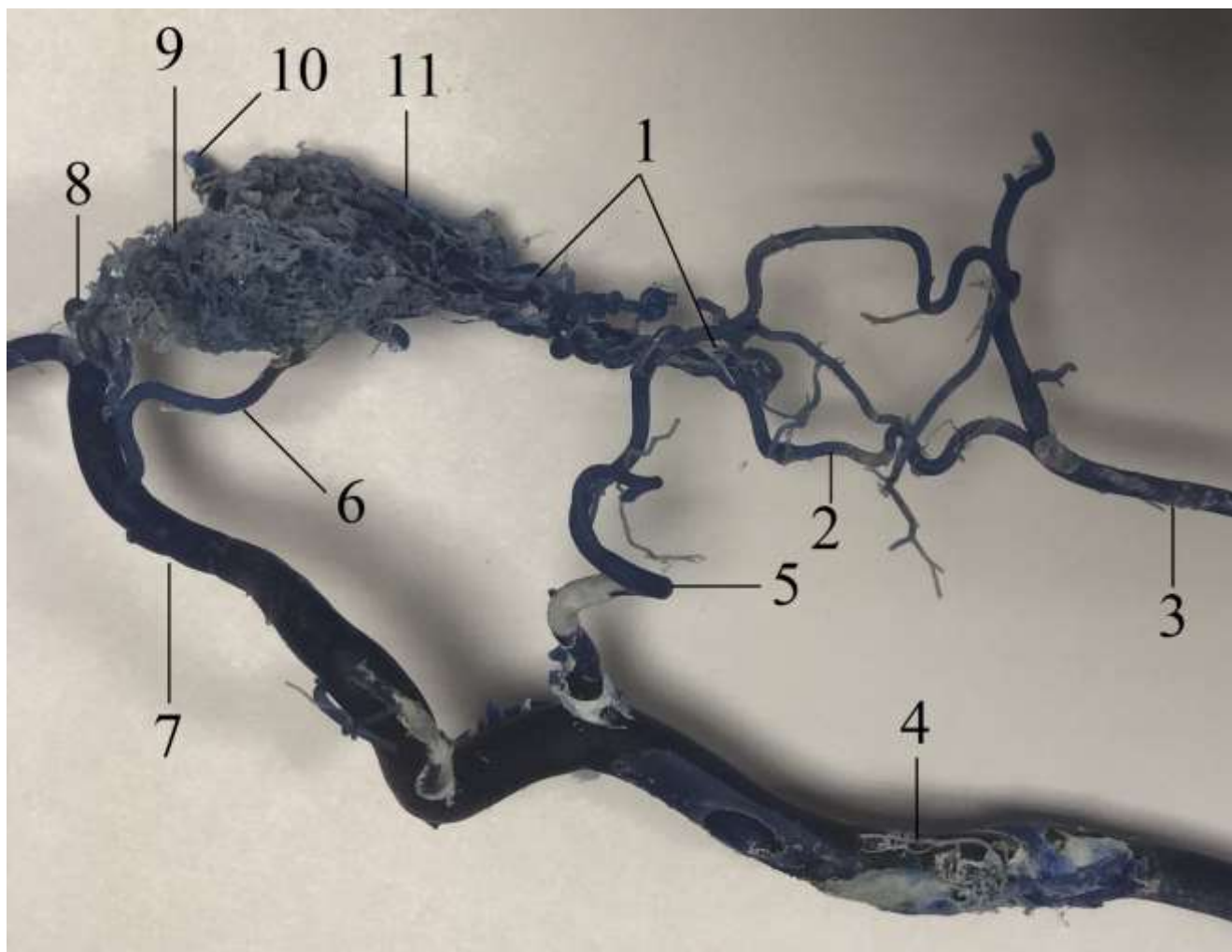


Рисунок 52 – Источники образования чудесной артериальной сети основания головного мозга быка домашнего. Фотографический снимок коррозионного препарата:

1 – сосудистая сеть, образованная медиальной ветвью позвоночной артерии и мышцелковой артерией; 2 – медиальная ветвь позвоночной артерии; 3 – позвоночная артерия; 4 – общая сонная артерия; 5 – мышцелковая артерия; 6 – аборальная ветвь верхнечелюстной артерии;

7 – верхнечелюстная артерия; 8 – рогатые ветви верхнечелюстных артерий; 9 – рогатая чудесная артериальная сеть; 10 – мозговая сонная артерия; 11 – аборальная чудесная артериальная сеть.

Ростральные ветви верхнечелюстных артерий проникают в полость черепа через круглоглазничные отверстия и вливаются в ростральные полюса ростральной чудесной артериальной сети. Они подразделяются на дорсальные и вентральные. Дорсальные ветви в количестве 2-3 следуют над верхнечелюстным нервом и имеют меньший средний диаметр чем вентральные. Вентральные ветви верхнечелюстной артерии в количестве трех проходят под верхнечелюстным нервом и имеют больший диаметр чем дорсальные. Суммарный средний диаметр ростральных ветвей верхнечелюстной артерии у быка домашнего в среднем составил $5,27 \pm 0,43$ мм.

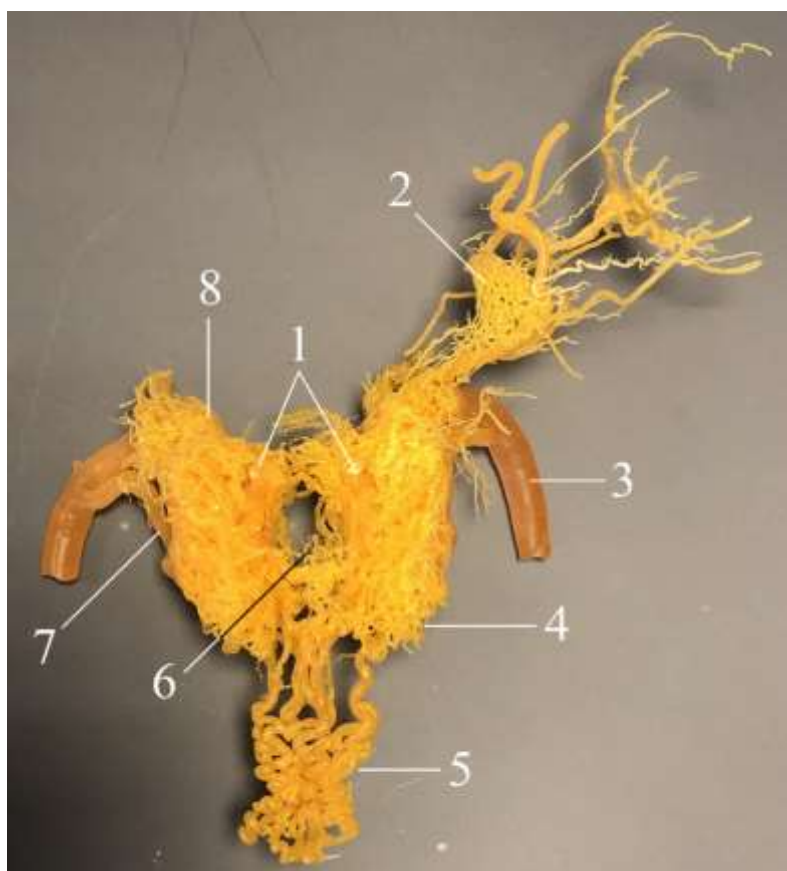


Рисунок 53 – Чудесная артериальная сеть основания головного мозга быка домашнего (дорсальная поверхность). Фотографический снимок коррозионного препарата:

*1 – мозговые сонные артерии;
2 – глазничная артериальная сеть;
3 – фрагмент верхнечелюстной артерии; 4 – аборальная чудесная артериальная сеть; 5 – сосудистая сеть, образованная медиальными ветвями позвоночных артерий и мышечковыми артериями;
6 – сосудистые ветви к гипофизу;
7 – аборальная ветвь верхнечелюстной артерии;
8 – ростральная чудесная артериальная сеть.*

Аборальная чудесная артериальная сеть так же, как и ростральная лежит между листками твердой оболочки. Она образуется у взрослых особей быка домашнего за счет аборальных ветвей верхнечелюстной артерии ($3,24 \pm 0,29$), а также медиальных ветвей позвоночных ($1,76 \pm 0,15$) и мышечковых ($1,85 \pm 0,16$) артерий (рисунок 52, 53). Каудальные ветви верхнечелюстных артерий проникают в полость черепа через овальные отверстия и вливаются в боковые части сети. Мышечковая артерия берет начало от затылочной артерии и проникает в полость черепа через подъязычное отверстие. Здесь она встречается с медиальной ветвью позвоночной

артерии. Обе артерии правой и левой сторон имеют извилистый ход и тесно соприкасаются друг с другом. Таким образом на базальной поверхности продолговатого мозга и мозгового моста у быка домашнего образуется плоская крупнопетлистая сеть, заключенная между листками твердой оболочки головного мозга (рисунок 62, 63). Образующие данную сеть медиальные ветви позвоночных и мышечковых артерий вливаются в каудальные полюса аборальной чудесной артериальной сети основания головного мозга.

У телят помимо вышеперечисленных ветвей в образовании аборальной чудесной артериальной сети принимает участие еще и внутренняя сонная артерия (Прусаков, А. В., Зеленовский Н. В., Щипакин, М. В., Вирунен, С. В., Былинская, Д. С., Васильев, Д. В., 2017), которая с возрастом редуцируется. На протяжении внутренней сонной артерии у телят можно выделить три отрезка. Начальный отрезок тянется от общей сонной артерии до входа в череп. Средний отрезок проходит в хрящевом канале между барабанным пузырьем и скалистой частью каменистой кости. Конечный отрезок следует в черепной полости и вливается в аборальную чудесную артериальную сеть. Возрастная редукция внутренней сонной артерии у телят происходит в результате облитерации ее среднего участка, возникающей за счет увеличения костного барабанного пузыря.

Правая и левая половины аборальной чудесной сосудистой сети имеют вид конусов, из основания которых выходят ветви, вливающиеся в ростральную сеть. Обе половины аборальной артериальной сети объединяются друг с другом множественными анастомозами, расположенными позади гипофиза.

Таким образом, у быка домашнего на базальной поверхности головного мозга между листками твердой оболочки за счет слияния частей ростральной и аборальной чудесных артериальных сетей вокруг ножки гипофиза образуется густая чудесная артериальная сеть основания головного мозга. Помимо данной сети на базальной поверхности мозгового моста и продолговатого мозга у быка домашнего имеется плоская крупнопетлистая артериальная сеть, образованная за счет извилистого хода мышечковых артерий и медиальных ветвей позвоночных артерий.

Овца домашняя (Ovis aries). У овцы домашней развита только роstralная чудесная артериальная сеть (рисунок 54), которая состоит из правой и левой половин. В ее образовании принимают участие роstralные и аборальные ветви верхнечелюстных артерий. При этом аборальные ветви верхнечелюстной артерии ($2,63 \pm 0,25$) проникают в полость черепа через овальные отверстия и впадают в латероventральные части сети. Роstralные ветви в количестве 5-6 отходят от верхнечелюстной артерии и проникают в полость черепа через круглоглазничное отверстие, а затем вливаются в роstralные полюса сети. Наибольшего развития из них получают три ветви, имеющие вентральное расположение. В совокупности средний суммарный диаметр роstralных ветвей верхнечелюстной артерии составляет $2,91 \pm 0,27$ мм.

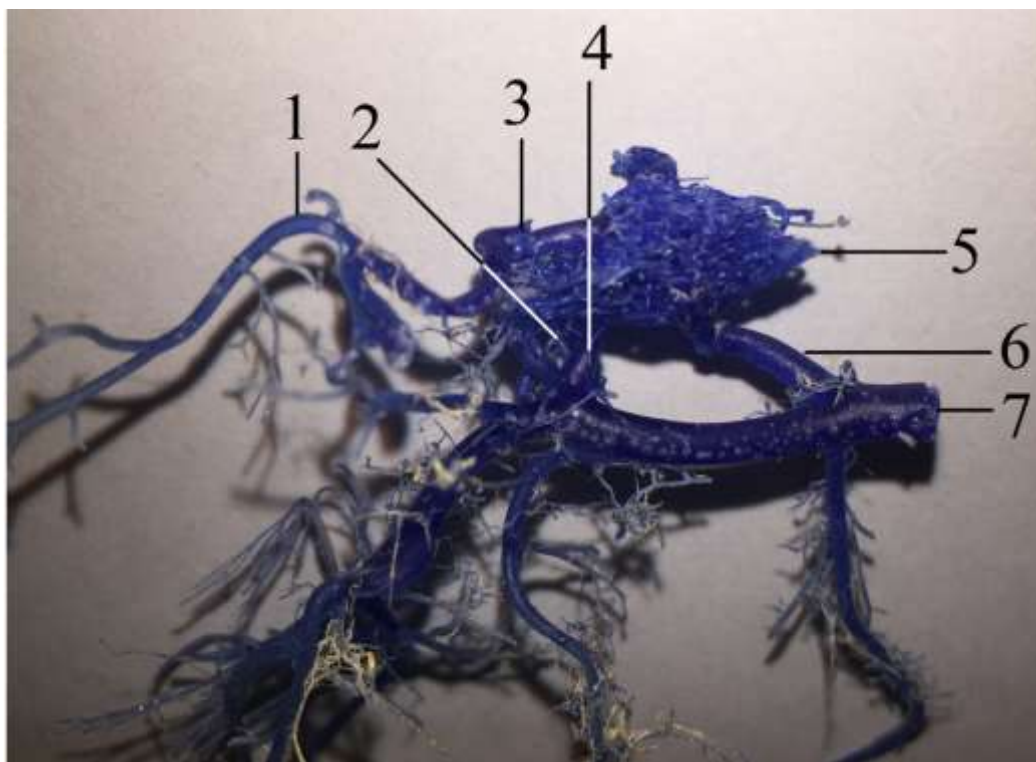


Рисунок 54 – Источники образования чудесной артериальной сети основания головного мозга овцы домашней. Фотографический снимок коррозионного препарата:

1 – роstralная соединительная артерия; 2 – дорсальные ветви верхнечелюстной артерии; 3 – место выхода мозговой сонной артерии; 4 – вентральные ветви верхнечелюстной артерии; 5 – аборальный полюс чудесной артериальной сети; 6 – аборальная ветвь верхнечелюстной артерии; 7 – верхнечелюстная артерия.

Диаметр просвета сосудов, образующих чудесные артериальные сети у овцы домашней, приведен в таблице 9. У ягнят в ее образовании также принимает участие внутренняя сонная артерия, которая полностью редуцируется у взрослых особей.

Коза домашняя (*Capra hircus*). У козы домашней чудесная артериальная сеть основания головного мозга (рисунок 36) включает в себя ростральную и аборальную чудесные артериальные сети. Диаметр просвета сосудов, образующих чудесные артериальные сети у козы домашней, приведен в таблице 9.

В образовании ростральной чудесной артериальной сети у козы домашней принимают участие ростральные ветви верхнечелюстных артерий. По расположению они подразделяются на дорсальные и вентральные. В количестве 5-6 они проникают в полость черепа через круглоглазничное отверстие, где вливаются в ростральный полюс сети. Наибольшего развития из них получают три ветви, имеющие вентральное расположение. Их средний диаметр значительно превышает средний диаметр дорсальных ветвей. В совокупности суммарный диаметр ростральных ветвей верхнечелюстной артерии у козы домашней в среднем составляет $2,89 \pm 2,51$ мм.

В образовании аборальной чудесной артериальной сети принимают участие три постоянных источника. К ним относятся аборальные ветви верхнечелюстных артерий, внутренние сонные артерии и медиальные ветви позвоночных артерий.

Каждая из аборальных ветвей верхнечелюстной артерии ($2,71 \pm 2,36$) проникает в полость черепа через овальное отверстие и впадает в аборальную чудесную артериальную сеть с ее латеральной стороны.

Внутренняя сонная артерия ($1,97 \pm 0,19$) у козы домашней является постоянным сосудом и не подвергается у данного вида животных возрастной редукции. Она проникает в полость черепа через пространство между барабанным пузырьком и скальной частью каменистой кости. Данная магистраль впадает в каудальную часть аборальной чудесной артериальной сети рядом с медиальной ветвью позвоночной артерии.

Медиальная ветвь позвоночной артерии ($1,21 \pm 0,11$) отходит от позвоночной артерии на уровне межпозвонкового отверстия атланта и проникает через него в позвоночный канал. Проникнув в полость черепа через большое затылочное отверстие, медиальные ветви позвоночных артерий, анастомозируют на своем пути с мышечковыми артериями после чего вливаются в каудальные полюса аборальной чудесной артериальной сети, рядом с внутренними сонными артериями.

Таким образом, ростральная чудесная артериальная сеть у козы домашней состоит из двух половин конической формы. Вершины данных конусов направлены рострально и служат местом впадения в сети ростральных ветвей верхнечелюстных артерий, которые являются источниками их образования. Аборальная чудесная артериальная сеть также состоит из двух сосудистых структур конической формы. Вершины данных конусов служат местом впадения образующих их медиальных ветвей позвоночных артерий и внутренних сонных артерий, а боковая часть – местом впадения аборальных ветвей верхнечелюстных артерий. Основания данных конусов сливаются с соответствующими основаниями конусов половин ростральной чудесной артериальной сети. В результате такого слияния образуются правая и левая половины чудесной артериальной сети основания головного мозга. Последние рострально, впереди гипофиза объединяются двумя анастомотическими ветвями – дорсальной и вентральной. При этом дорсальная ветвь получает большее развитие чем вентральная. Аборально, за гипофизом обе половины сети соединяются множеством мелких анастомотических ветвей. В результате за счет анастомотических ветвей в составе циркулярного синуса у козы домашней вокруг гипофиза образуется замкнутое артериальное кольцо – чудесная артериальная сеть основания головного мозга.

Рысь евразийская (*Lynx lynx*). У рыси евразийской чудесная сеть основания головного мозга (рисунок 45) образуется в результате слияния ростральной и аборальной чудесных артериальных сетей. Диаметр просвета сосудов, образующих чудесные артериальные сети у рыси евразийской, приведен в таблице 9.

Ростральная чудесная артериальная сеть состоит из двух половин конической формы. В боковую часть каждой из половин впадают образующие их ростральные ветви верхнечелюстной артерии. Последние проникают в полость черепа через круглые отверстия и подразделяются на дорсальные и вентральные ветви, число которых непостоянно. Суммарный диаметр просвета данных ветвей в среднем составляет $2,12 \pm 0,19$ мм.

Аборальная чудесная сеть у рыси евразийской по аналогии с ростральной также образована двумя коническими половинами. Основания данных конусов сливаются с основанием конусов ростральной артериальной чудесной сети. В результате такого слияния образуются правая и левая половины чудесной артериальной сети основания головного мозга. В образовании половин аборальной чудесной артериальной сети у рыси евразийской принимают участие внутренние сонные артерии ($1,76 \pm 0,17$) и аборальные ветви верхнечелюстных артерий ($2,03 \pm 0,19$). Последние проникают в полость черепа через овальные отверстия.

Обе половины чудесной артериальной сети основания головного мозга объединяются впереди гипофиза одной анастомотической ветвью. Аборально, за гипофизом они соединяются множеством мелких анастомотических ветвей. В результате такого слияния в составе циркулярного синуса вокруг гипофиза у рыси евразийской образуется замкнутое артериальное кольцо – чудесная артериальная сеть основания головного мозга.

Нами было установлено что объем сосудов, входящих в состав чудесной артериальной сети основания головного мозга быка домашнего в среднем составил $29,18 \pm 2,61$ см³, у козы зааненской породы – $8,53 \pm 0,76$ см³, у кабана – $6,84 \pm 0,57$ см³, у свиньи домашней – $6,43 \pm 0,51$ см³, а у рыси евразийской – $5,76 \pm 0,49$ см³.

Артериальные сосуды, образующие артериальные сети основания головного мозга у изученных животных представлены достаточно крупными коллекторами мышечного типа, имеющими разный калибр (рисунки 55). Их наружный диаметр и внутренний просвет зависит от вида животного. Данные сосуды по своему ходу образуют множество петель, связанных многочисленными анастомозами.

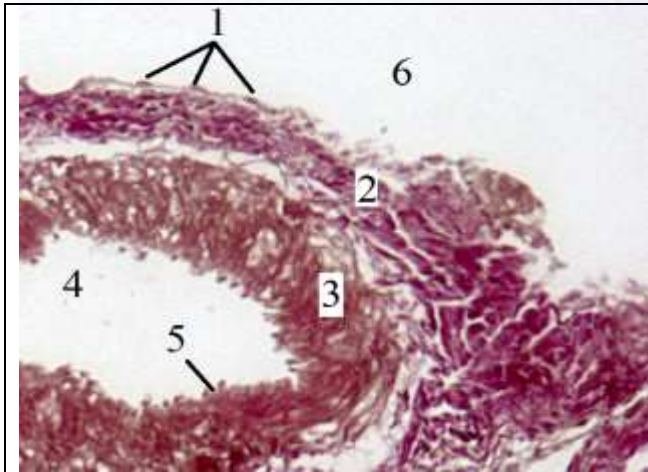


Рисунок 55 а – Срез стенки сосуда чудесной артериальной сети быка домашнего:
1 – ядра эндотелиоцитов; 2 – адвентиция;
3 – медиа; 4 – просвет сосуда; 5 – интима;
6 – просвет циркулярного венозного синуса.
Окраска по Ван-Гизон.
Увеличение X 200.



Рисунок 55 б – Срез сосуда чудесной артериальной сети кабана центральноевропейского:
1 – медиа; 2 – просвет сосуда; 3 – адвентиция;
4 – слой эндотелия; 5 – интима; 6 – просвет циркулярного венозного синуса.
Окраска гематоксилином и эозином.
Увеличение X 200.



Рисунок 55 в – Срез сосуда чудесной артериальной сети свиньи домашней:
1 – адвентиция; 2 – медиа; 3 – внутренняя эластическая мембрана; 4 – интима.
Окраска гематоксилином и эозином.
Увеличение X 400.



Рисунок 55 г – Срез сосудов чудесной артериальной сети козы домашней.
Окраска по Ван-Гизон.
Увеличение X 100.

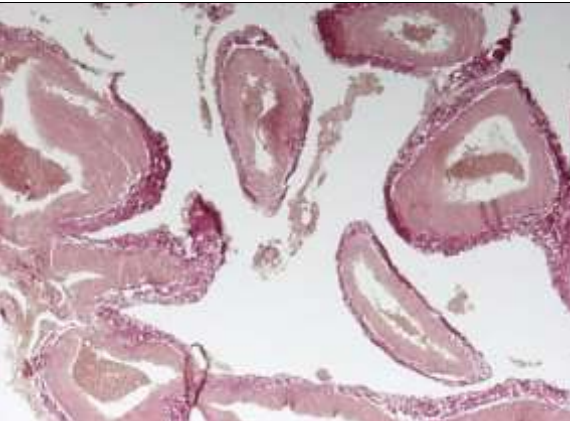


Рисунок 55 д – Срез сосудов чудесной артериальной сети рыси евразийской.
Окраска по Ван-Гизон.
Увеличение X 50.



Рисунок 55 е – Срез чудесной артериальной сети овцы домашней.
Отмечается отсутствие коллагеновых волокон в медиа сосуда.
Окраска по Ван-Гизон.
Увеличение X 200.

Рисунок 55 – Чудесные артериальные сети основания головного мозга животных. Серия гистологических срезов.

Их интима образована эндотелиальными клетками, тонким субэндотелиальным слоем (рисунок 55 а, 55 б, 55 в) и внутренней эластической мембраной (рисунок 55 в). Средняя оболочка данных артерий образована гладкими миоцитами, клетками фибробластического ряда и эластическими элементами (эластические волокна и мембраны) (рисунок 55 а, 55 б, 55 в).

Окраска по Ван-Гизон показывает на отсутствие в составе медики волокнистых компонентов рыхлой соединительной ткани, в частности коллагеновых волокон (рисунок 55 е). Наружная оболочка – адвентиция – представлена соединительной тканью и с наружи покрыта эндотелием (рисунок 55 а, 55 б).

2.5 Ликворная система головного мозга животных

У изучаемых животных ликворная система головного мозга представлена системой полостей головного мозга, а также сосудистыми телами.

Полости головного мозга млекопитающих представлены системой взаимосвязанных друг с другом желудочков мозга, а также мозговым водопроводом. Данная система тесно взаимодействует с субарахноидальным пространством и центральным каналом спинного мозга. В ее составе можно различить четвертый желудочек, мозговой (Сильвиев) водопровод, третий желудочек и два боковых желудочка мозга. Образование данных структур происходит в результате преобразования первичной полости нервной трубки.

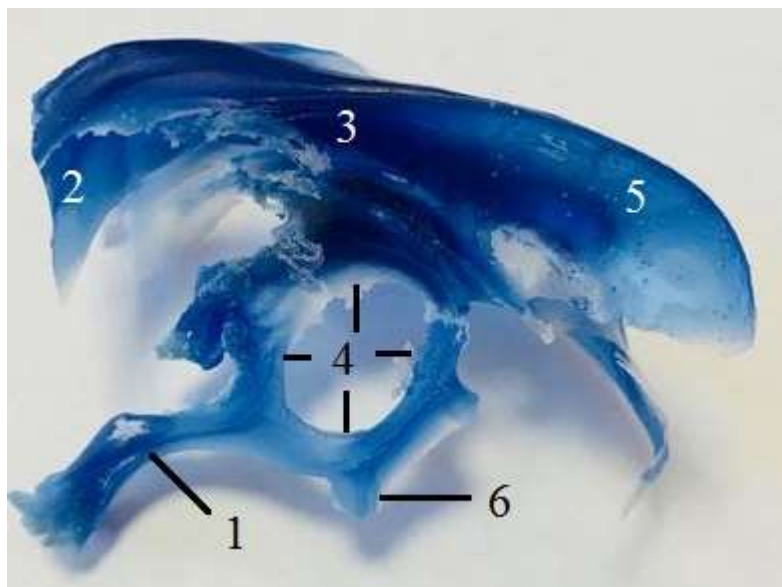


Рисунок 56 – Реплика полостей мозга быка домашнего. Инъекция пластмассой «Редонт-колир»:

- 1 – мозговой водопровод; 2 – каудальный рог бокового желудочка мозга;
3 – средняя часть бокового желудочка мозга; 4 – третий желудочек мозга;
5 – ростральный рог бокового желудочка мозга; 6 – воронка гипофиза.*

Четвертый желудочек мозга – *ventriculus quartus* (рисунок 58, 60 г, 60 д) – располагается в составе заднего мозга. Его дно образовано дорсальными поверхностями продолговатого мозга и мозгового моста. Оно образует углубление, имеющее ромбовидную форму – ромбовидную ямку (рисунок 57). Последняя с боков ограничена ножками мозжечка, а каудально продолжается в центральный канал спинного мозга. На ней различима медианно расположенная центральная борозда.

По бокам от последней лежат срединные возвышения (круглые столбы), ограниченные латерально боковыми бороздами. Каждое из возвышений несет лицевой холмик, в составе которого содержатся ядра лицевого и отводящего нервов. Каудальнее лицевых холмиков с каждой стороны располагается плоское возвышение – поле подъязычного нерва – содержащее ядро подъязычного нерва. По бокам от данных полей располагаются серые крылья, образованные ядрами IX и X пар черепных нервов. Область их каудальных концов образует писчее перо. Каудомедиально от ножек мозжечка располагается вестибулярное поле, имеющее вид небольшого возвышения и содержащее вестибулярные и улитковые ядра VIII пары черепных нервов.

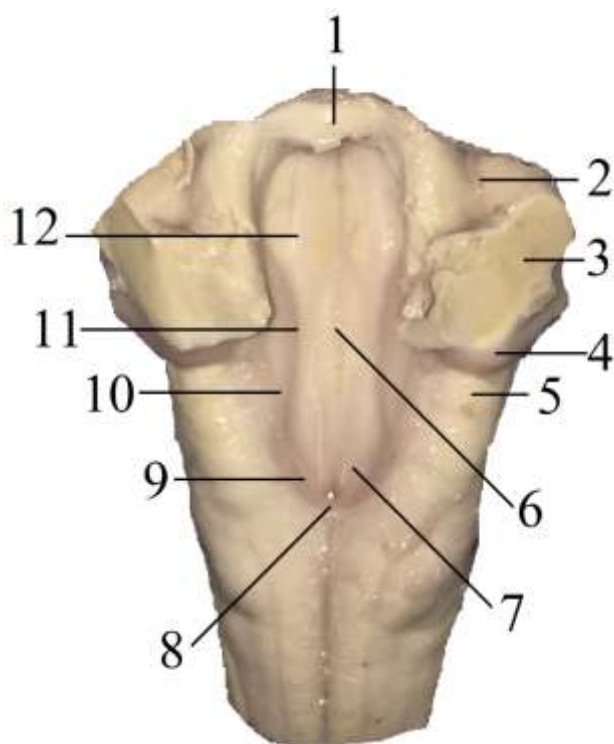


Рисунок 57 – дно четвертого желудочка мозга (ромбовидная ямка) быка домашнего:

- 1 – рostrальный мозговой парус;*
- 2 – рostrальная ножка мозжечка;*
- 3 – средняя ножка мозжечка;*
- 4 – слуховой бугорок; 5 – задняя ножка мозжечка;*
- 6 – срединная борозда;*
- 7 – поле подъязычного нерва; 8 – писчее перо;*
- 9 – серое крыло; 10 – вестибулярное поле;*
- 11 – боковая борозда;*
- 12 – лицевой холмик.*

Верхняя граница четвертого желудочка – крыша шатра (крыша четвертого желудочка мозга) лежит между передней и задней долями червячка мозжечка

(рисунок 62, 60 д). Спереди и сзади полость четвертого желудочка мозга ограничена рostrальным и каудальным мозговыми парусами. Боковыми стенками полости четвертого мозгового желудочка служат ножки мозжечка.

С подпаутинным пространством четвертый мозговой желудочек сообщается через парные отверстия – боковые апертуры (отверстия Люшки). Последние располагаются в области латеральных углов ромбовидной ямки. Рostrально полость четвертого мозгового желудочка сообщается с мозговым водопроводом.

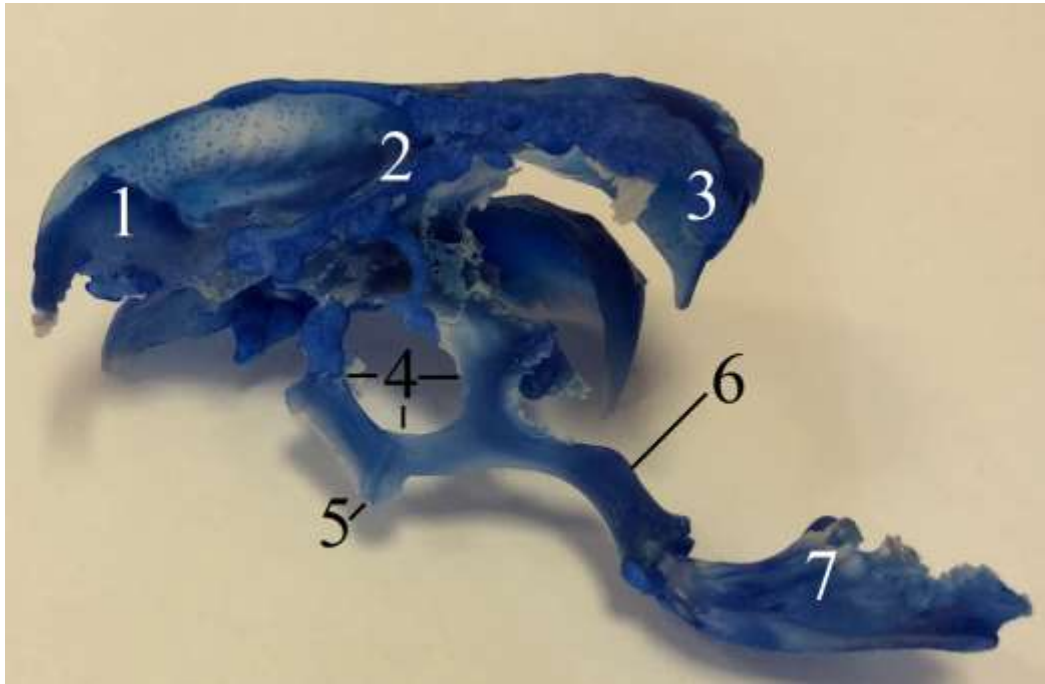


Рисунок 58 – Реплика полостей мозга лошади домашней. Инъекция пластмассой «Редонт-колир»:

1 – роstralный рог бокового желудочка мозга; 2 – средняя часть бокового желудочка мозга; 3 – каудальный рог бокового желудочка мозга; 4 – третий желудочек мозга; 5 – воронка гипофиза; 6 – мозговой водопровод; 7 – четвертый желудочек мозга.

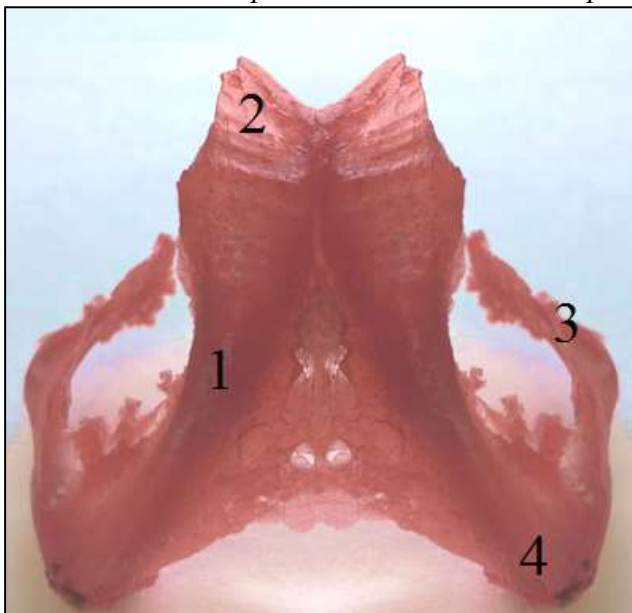


Рисунок 59 – Реплика боковых желудочков мозга быка домашнего:

1 – центральная часть бокового желудочка мозга; 2 – роstralный рог; 3 – вентральный рог; 4 – каудальный рог.

Мозговой (Сильвиев) водопровод – aquaeductus cerebri (Sylvii) (рисунок 56, 58, 60 д) располагается в составе среднего мозга и образует его полость. Он берет начало из четвертого мозгового желудочка отверстием, расположенным в области роstralного угла ромбовидной ямки и ограниченным сверху роstralным мозговым парусом.



Рисунок 60 а – Боковые желудочки мозга собаки домашней:
1 – центральная часть бокового желудочка;
2 – ростральный рог; 3 – каудальный рог.

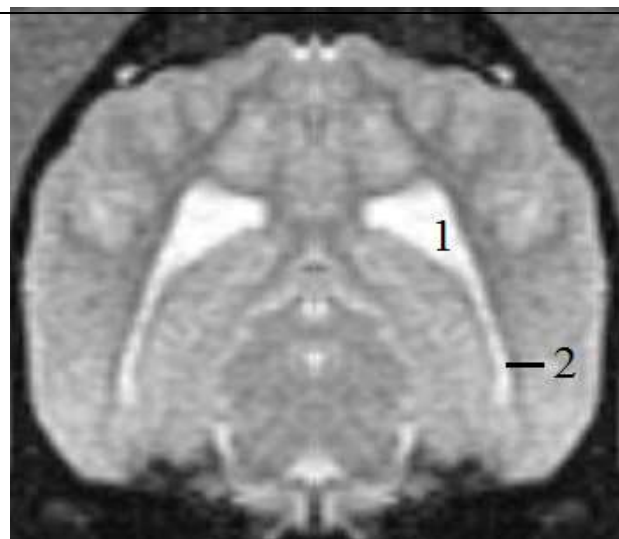


Рисунок 60 б – Боковые желудочки мозга собаки домашней:
1 – центральная часть бокового желудочка;
2 – височный рог.

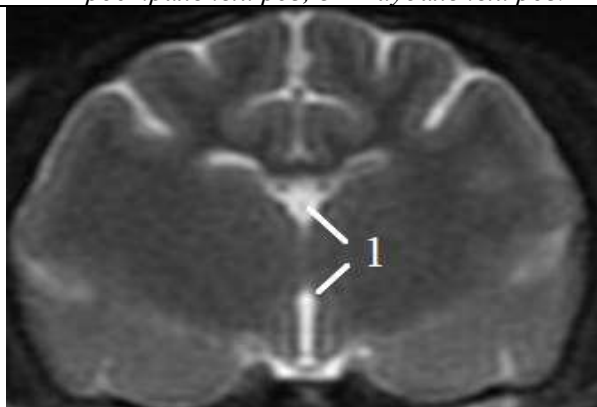


Рисунок 60 в – Полости головного мозга кошки домашней:
1 – часть третьего желудочка мозга, расположенная за зрительными буграми.

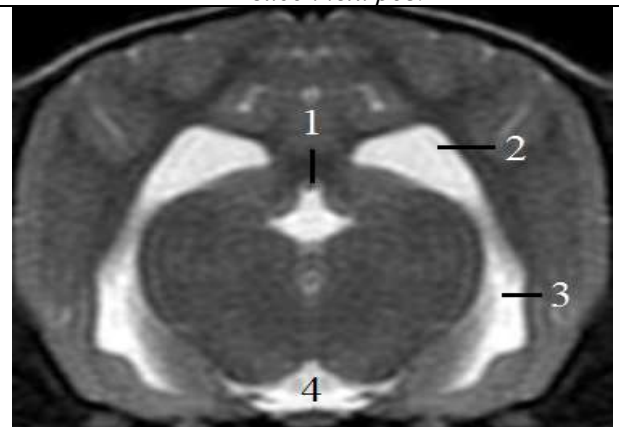


Рисунок 60 г – Полости головного мозга кошки домашней:
1 – надшишковидное углубление третьего желудочка мозга; 2 – каудальный рог бокового желудочка; 3 – височный рог бокового желудочка; 4 – четвертый желудочек мозга.

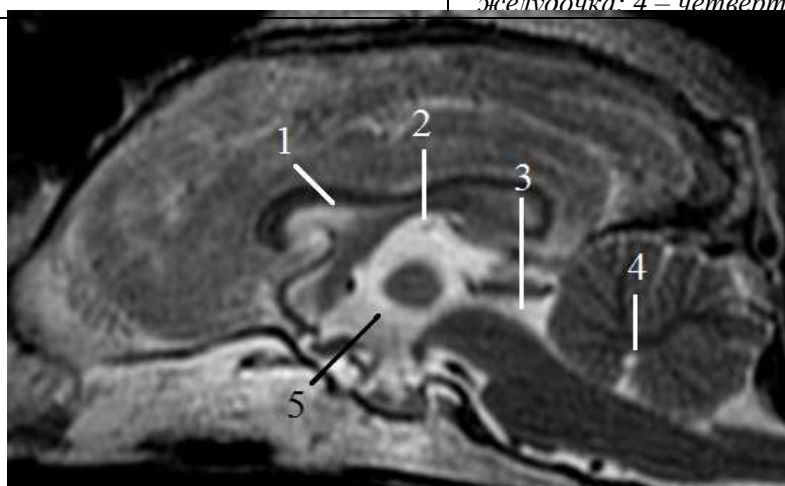


Рисунок 60 д – Полости головного мозга собаки домашней:
1 – боковой желудочек; 2 – надшишковидное углубление третьего желудочка мозга; 3 – мозговой водопровод; 4 – крыша четвертого желудочка мозга; 5 – третий желудочек мозга.

Рисунок 60 – Серия магнитно-резонансных томограмм желудочков мозга животных.

Третий желудочек мозга – *ventriculus tertius* (рисунок 56, 58, 60 в, 60 г, 60 д) заключен между частями промежуточного мозга и занимает центральное положение. Он имеет вид вертикальной щели, которую ограничивают шесть стенок. Латеральные стенки образованы медиальными поверхностями зрительных бугров. Нижней стенкой служит гипоталамус. Передняя стенка образована терминальной пластинкой, столбами свода и передней спайкой. Верхняя стенка – свод – образована сосудистой крышкой третьего желудочка, входящей в состав эпиталамуса. Каудальная стенка образована спайкой уздечки и каудальной эпиталамической спайкой. Над последней располагается выпячивание полости третьего желудочка мозга – надшишковидное углубление.

Третий желудочек мозга сообщается с боковыми желудочками мозга через межжелудочковые (Монроевы) отверстия. Последние ограничены передним отделом таламуса и столбами свода. Таким образом, третий желудочек мозга млекопитающих имеет форму, напоминающую кольцо.

Боковые желудочки мозга – *ventriculi laterales* (рисунок 56, 58, 59, 60 а, 60 б, 60 г, 60 д) – парные. Они располагаются в толще полушарий большого мозга и являются производными первичной полости переднего мозгового пузыря. Данные полости головного мозга имеют сложную щелевидную форму. Сложность их формы связана с тем, что они заходят во все отделы полушария за исключением островка. В составе полости каждого из боковых желудочков мозга можно выделить центральную часть, а также роstralные, каудальные и вентральные рога.

Центральная часть располагается в виде горизонтально расположенного щелевидного пространства в составе теменной доли. Сверху она ограничена волокнами мозолистого тела. Ее дно образует тело хвостатого ядра и сосудистая крышка. Медиальная стенка бокового желудочка мозга образована телом свода. Друг от друга центральные части правого и левого боковых желудочков мозга отделены сращением свода и сосудистой крышкой третьего желудочка мозга.

Ростральный (лобный) рог имеет вид щели, загнутой ростровентрально и сообщается с полостью обонятельной луковицы. Его верхнюю стенку образует мозолистое тело. Медиальной стенкой служат столбы свода и прозрачная перегородка, отделяющая правый ростральный рог от левого.

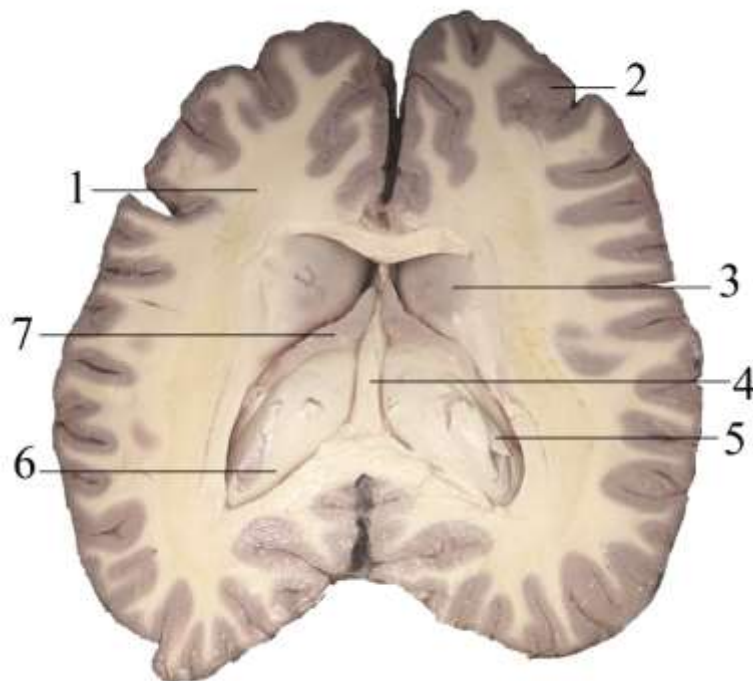


Рисунок 61 – Боковые желудочки головного мозга быка домашнего на горизонтальном срезе полушарий большого мозга:

1 – белое вещество; 2 – серое вещество; 3 – хвостатое ядро; 4 – свод; 5 – бахрома; 6 – желобоватый листок; 7 – сосудистое тело бокового желудочка мозга.

Каудальный (затылочный) рог вдаётся в затылочную долю полушария. Его верхняя и боковая стенки образованы волокнами мозолистого тела. Нижнюю и медиальную стенку формирует выпячивание белого вещества затылочной доли полушария.

Вентральный рог (височный) довольно глубоко проникает в височную область полушария. Его медиальная стенка образована гиппокампом, который вдаётся в полость бокового желудочка. Остальные стенки образованы белым мозговым веществом.

Полости головного мозга птиц. Система полостей головного мозга курицы домашней включает те же отделы, что и у млекопитающих. Четвертый желудочек

мозга располагается в составе ромбовидного мозга. По аналогии с млекопитающими его дно образовано ромбовидной ямкой. Крышей четвертого желудочка мозга служит сосудистая покрывка, заключенная между долями червячка мозжечка. Четвертый желудочек мозга через широкий мозговой водопровод соединяется с полостью третьего желудочка мозга. Последний имеет вид вертикальной щели, расположенной в составе промежуточного мозга. В его верхней части располагаются межжелудочковые (Монроевы) отверстия, соединяющие его полость с полостями слабо развитых боковых желудочков мозга. Переднюю стенку третьего желудочка мозга образует его сосудистое сплетение, заходящее через межжелудочковые отверстия в боковые желудочки, образуя их сплетения. В связи с тем, что у курицы домашней не наблюдается соединения зрительных бугров из-за их слабого развития и смещения в латерально, полость третьего желудочка у данного вида животного не имеет выраженной кольцевидной формы, свойственной млекопитающим. Ее форма приближена к форме двояковогнутого диска. Боковые желудочки мозга слабо развиты и представляют собой узкие щели, расположенные в дорсомедиальных участках полушарий.

Сосудистые тела (покрывки) располагаются в желудочках мозга. Они образуются из мягкой (сосудистой) оболочки головного мозга, которая в процесс эмбриогенеза продавливает эпителиальную покрывку головного мозга в сторону его желудочков.

Сосудистое тело четвертого желудочка (рисунок 62) мозга имеет вид треугольной пластинки, прилегающей к каудальному мозговому парусу. Вершиной данный треугольник направлен в сторону аборального угла ромбовидной ямки, а основание его следует дорсально. Вместе с каудальным мозговым парусом сосудистое тело образует заднюю стенку четвертого желудочка мозга. В образовании сосудистого тела четвертого желудочка мозга принимают участие ветви, отходящие от артерий мозжечка.

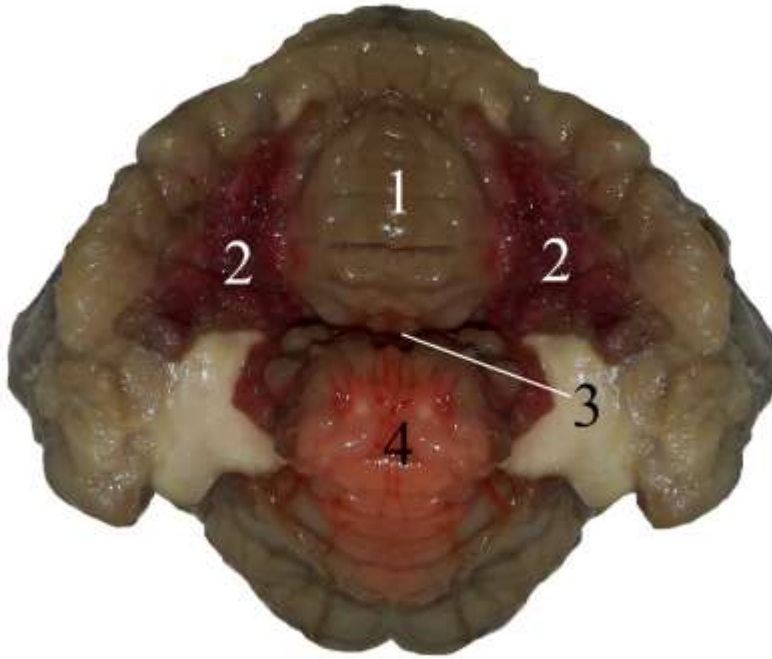


Рисунок 62 – Сосудистое тело четвертого желудочка мозга быка домашнего.

Фотографический снимок макропрепарата:

*1 – задняя доля червя;
2 – сосудистое тело четвертого желудочка мозга;
3 – крыша шатра; 4 – передняя доля червя.*

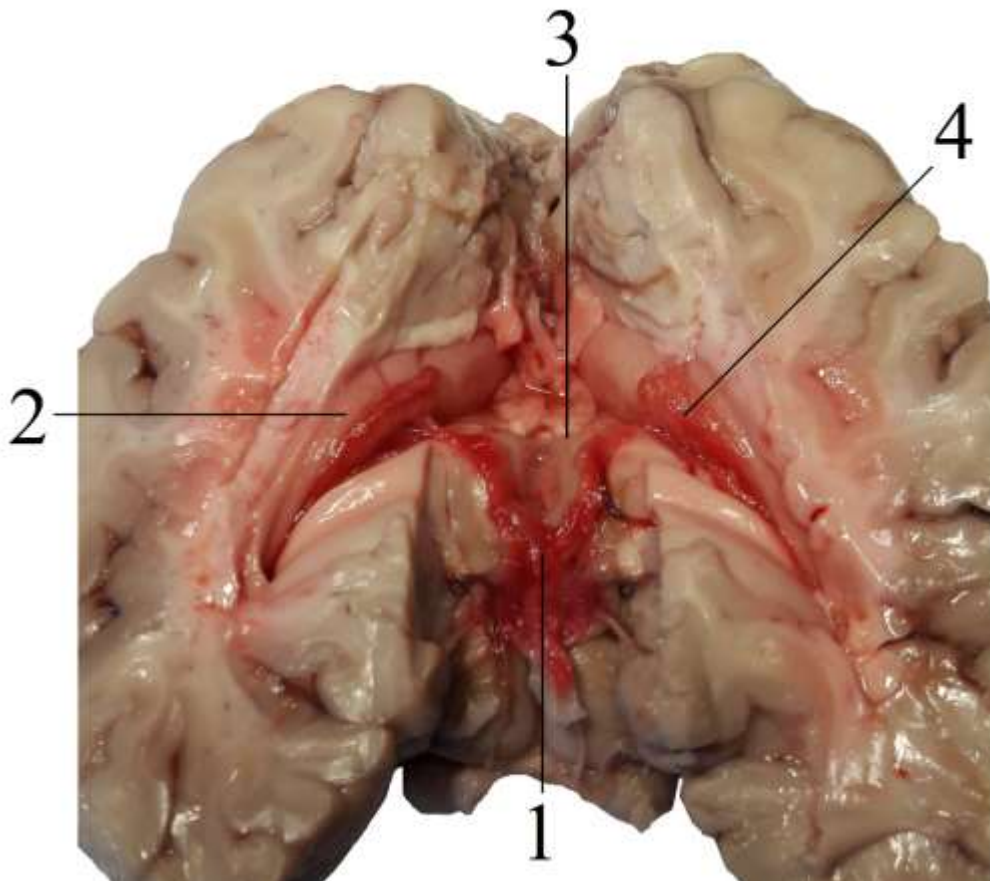


Рисунок 63 – Сосудистые тела желудочков мозга быка домашнего. Фотографический снимок макропрепарата:

1 – сосудистое тело третьего желудочка мозга; 2 – полость бокового желудочка мозга; 3 – зрительный бугор; 4 – сосудистое тело бокового желудочка мозга.

Сосудистое тело третьего желудочка мозга (рисунок 63) входит в состав гипоталамуса и лежит в виде тонкой пластинки под сводом мозга между зрительными буграми. Через межжелудочковые отверстия оно соединяется с сосудистыми телами боковых желудочков мозга (рисунок 63).

Сосудистые тела боковых желудочков мозга по сути представляют собой продолжение сосудистого тела третьего желудочка мозга. В составе бокового желудочка мозга его сосудистое тело занимает центральное положение, заходя в височный рог.

Гистологически сосудистые тела желудочков мозга животных представляют собой специализированный орган головного мозга. В основе последнего у изученных нами животных лежит соединительная ткань с проходящей в ее составе густой сосудистой сетью, а также нервными волокнами (рисунок 64 б, 64 в, 64 г, 64 д, 65 д, 65 е).

Сосудистые тела образуют многочисленные ворсины. Снаружи их покрывает однослойный эпителий. Клетки имеют кубическую и призматическую формы (рисунок 64 е, 65 б). На апикальной поверхности эпителиоцитов выявляется большое количество микроворсинок. В фазе активности эпителиоциты, покрывающие сплетения, увеличиваются в высоту. Местами около их апикальных концов можно видеть выделенный ими ликвор, расположенный у каймы микроворсинок (рисунок 64 е). Клетки, покрывающие сосудистые тела, лежат на базальной мембране. Последняя отделяет их от нижележащей соединительной ткани.

В составе соединительной ткани сосудистых тел вокруг звеньев гемомикроциркуляторного русла наблюдается скопление гладких миоцитов (рисунок 64 а, 65 а). Также в их соединительнотканной строме обнаруживаются тонкие нити коллагеновых волокон, лежащих по ходу ветвления сосудов (рисунок 65 б).

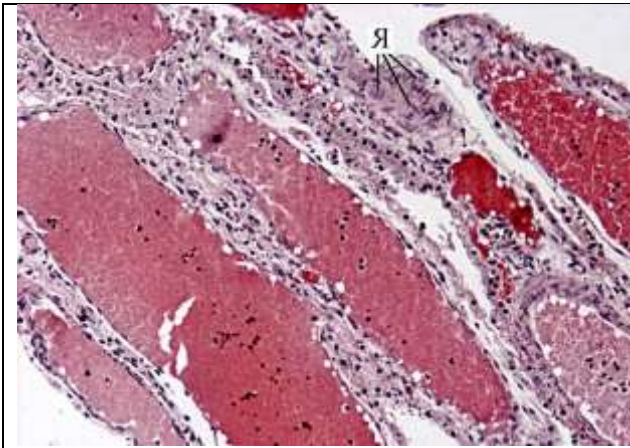


Рисунок 64 а – Срез сосудистого тела бокового желудочка мозга быка домашнего: Я – ядра гладких миоцитов
Окраска гематоксилином и эозином.
Увеличение X 100.

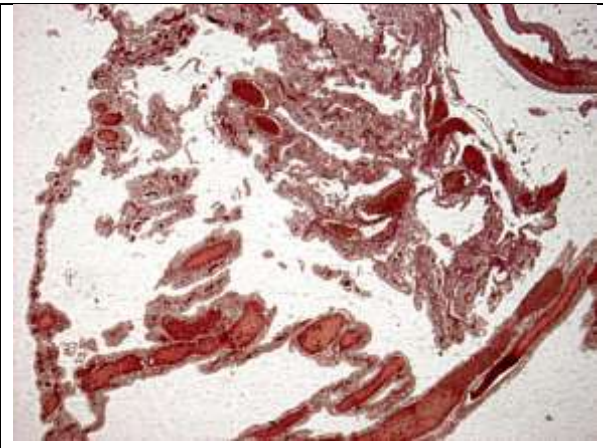


Рисунок 64 б – Срез сосудистого тела бокового желудочка мозга быка домашнего.
Окраска по Ван-Гизон.
Увеличение X 25.

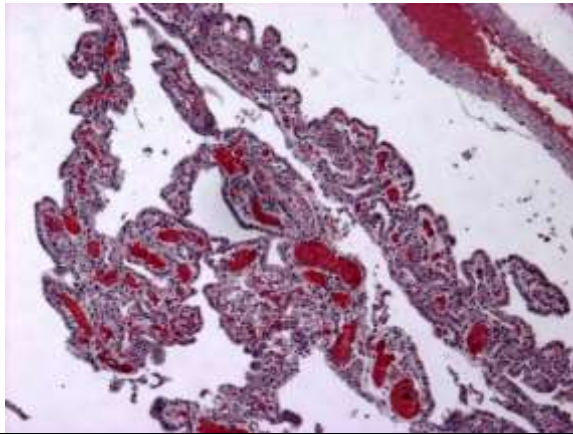


Рисунок 64 в – Срез сосудистого тела бокового желудочка мозга козы домашней.
Окраска гематоксилином и эозином.
Увеличение X 25.

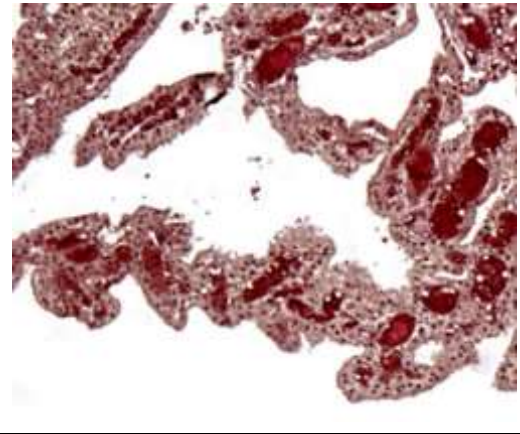


Рисунок 64 з – Срез сосудистого тела бокового желудочка мозга рыси евразийской.
Окраска по Ван-Гизон.
Увеличение X 50.

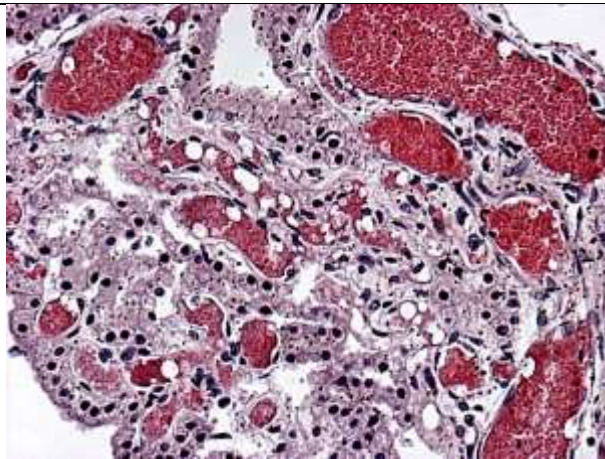


Рисунок 64 д – Срез сосудистого тела четвертого желудочка мозга кабана центральноевропейского.
Окраска гематоксилином и эозином.
Увеличение X 200.

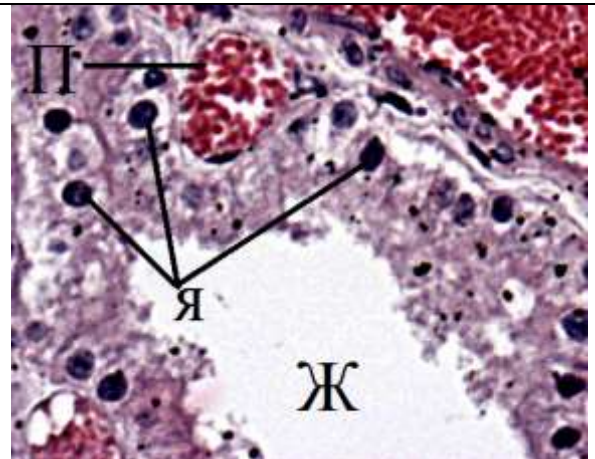
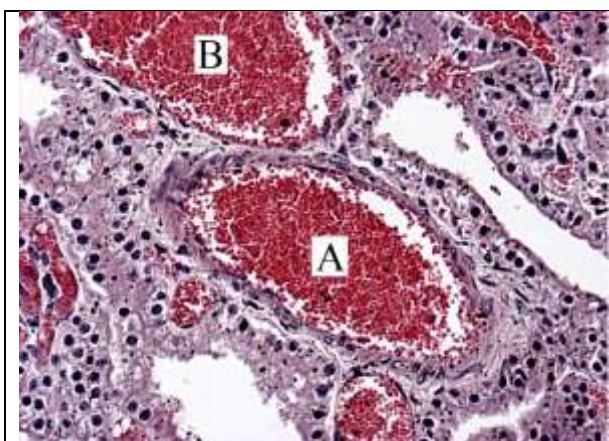
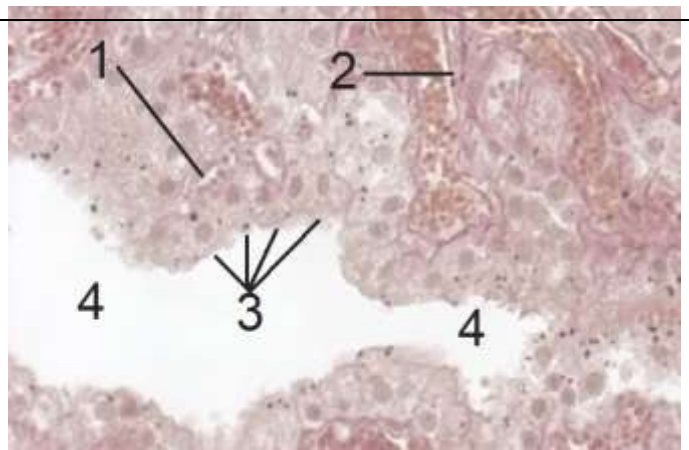


Рисунок 64 е – Эпителициты сосудистого тела бокового желудочка быка домашнего:
Ж – просвет желудочка; Я – ядро эпителицита; П – посткапилляр.
Окраска гематоксилином и эозином.
Увеличение X 400.

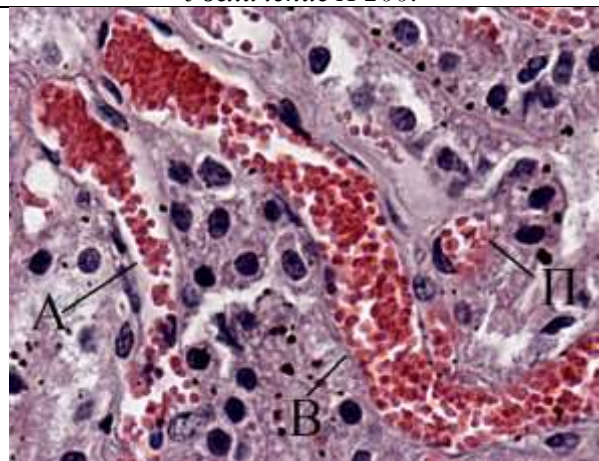
Рисунок 64 – Сосудистые тела желудочков головного мозга. Серия гистологических срезов.



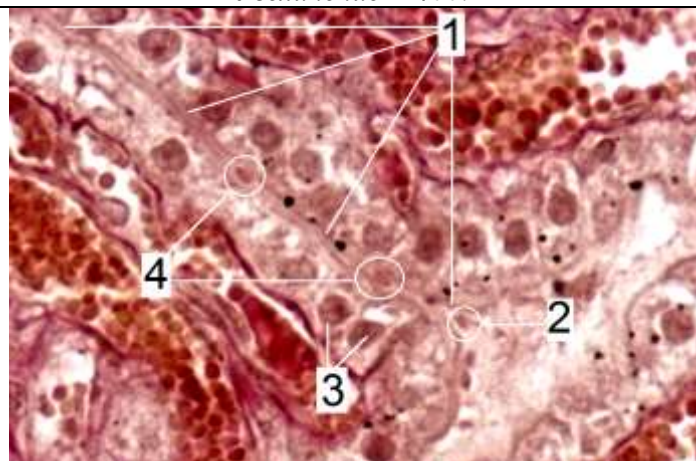
*Рисунок 65 а – Срез сосудистого тела четвертого желудочка мозга кабана центральноевропейского:
А – артерия; В – вена; Я – ядра гладких миоцитов.
Окраска гематоксилином и эозином.
Увеличение X 200.*



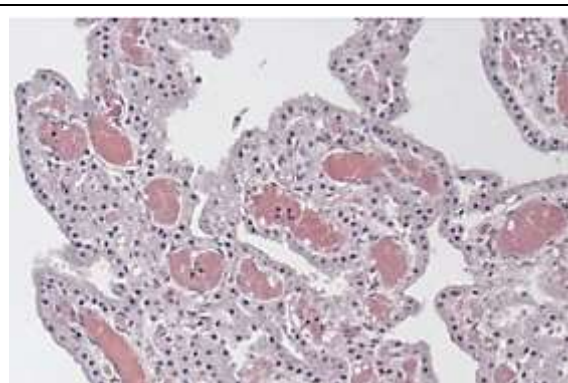
*Рисунок 65 б – Срез сосудистого тела четвертого желудочка мозга свиньи домашней:
1 – капилляр; 2 – коллагеновые волокна;
3 – эпителиоциты сплетений; 4 – просвет желудочка мозга.
Окраска по Ван-Гизон.
Увеличение X 400.*



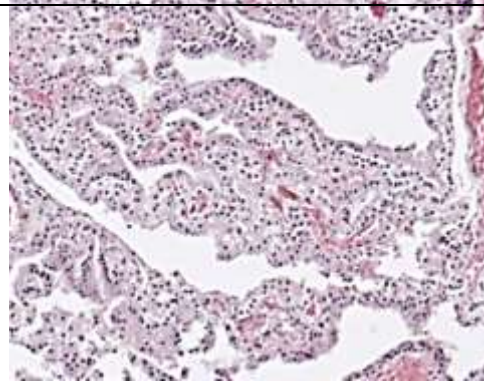
*Рисунок 65 в Срез сосудистого тела кошки домашней:
А – артериола; В – венула;
П – прекапилляр.
Окраска гематоксилином и эозином.
Увеличение X 400.*



*Рисунок 65 г – Продольный срез ворсины сосудистого тела бокового желудочка мозга собаки домашней:
1 – продольный срез капилляра; 2 – эритроцит, заходящий в устье капилляра; 3 – ядра окружающих капилляр перicyтов;
4 – эритроцит в просвете капилляра.
Окраска по Ван-Гизон.
Увеличение X 400.*



*Рисунок 65 д – Срез сосудистого тела бокового желудочка мозга овцы домашней.
Окраска гематоксилином и эозином.
Увеличение X 100.*



*Рисунок 65 е – Срез сосудистого тела бокового желудочка мозга козы домашней.
Окраска гематоксилином и эозином.
Увеличение X 50.*

Рисунок 65 – Сосудистые тела желудочков головного мозга. Серия гистологических срезов.

В составе сосудистых тел желудочков мозга обнаруживаются все пять компонентов гемомикроциркуляторного русла. Так, приносящие кровь к их участкам мелкие артерии (рисунок 65 а) подразделяются на артериолы (рисунок 65 в). Артериолы в свою очередь дают начало прекапиллярам (рисунок 65 в). Прекапилляры подразделяются на капилляры (рисунок 65 г). Путем слияния капилляров образуются посткапилляры (рисунок 64 е), образующие венулы (рисунок 65 в), переходящие в вены (рисунок 65 в).

2.6 Ультраструктура гематоэнцефалического барьера животных

Исследование ультраструктурной организации гематоэнцефалического барьера (ГЭБ) головного мозга птиц проводилась на примере капилляров коры полушарий большого мозга и ствола головного курицы домашней, а у млекопитающих – на примере капилляров коры полушарий мозжечка и коры полушарий большого мозга быка домашнего.

ГЭБ капилляров коры большого мозга и ствола головного мозга птицы представлен эндотелиальными клетками, базальной мембраной, сопровождающими клетками перицитами, а также глиальными астроцитами, прилежащими к стенке сосуда (рисунок 66, 67).

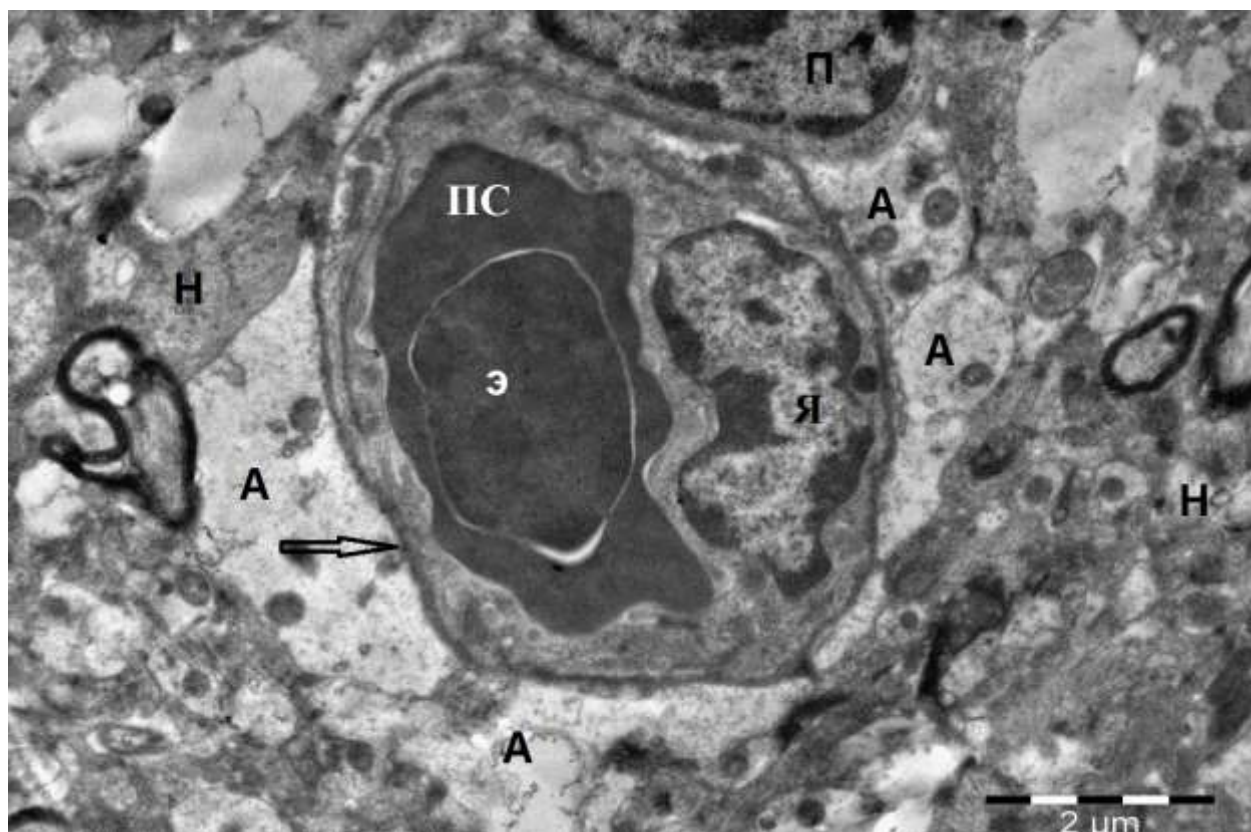


Рисунок 66 – Ультраструктура ГЭБ капилляра коры полушарий большого мозга птицы. Электронная микрофотография:

Я – ядро эндотелиальной клетки; П – перицит; А – ножки астроцитов; ПС – просвет кровеносного сосуда; Э – эритроцит с ядром; Н – нервная ткань; ↑ – базальная мембрана.

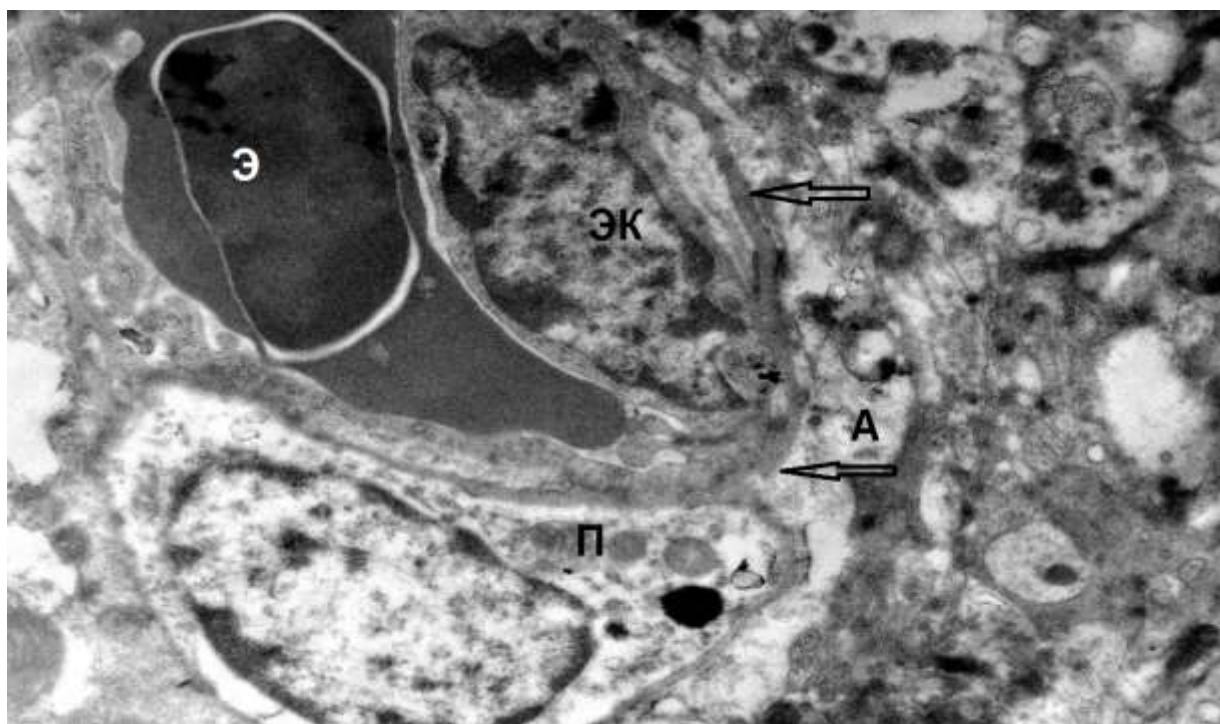


Рисунок 67 – Ультраструктура ГЭБ капилляра ствола головного мозга птицы. Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; Э – эритроцит в просвете кровеносного сосуда; А – ножка астроцита; П – перicyт; ↑ – базальная мембрана.

Эндотелиальные клетки кровеносных капилляров коры полушарий большого мозга (рисунок 68) и ствола головного (рисунок 69) очень плотно контактируют друг с другом при помощи плотных замыкающих контактов, не пропускающих крупномолекулярные соединения через ГЭБ. Диаметр просвета образованного ими капилляра варьирует примерно в пределах от 1 мкм до 3-4 мкм. В эндотелиоцитах выявляется одно ядро овальной или удлинённой лопастной формы, которое занимает большую часть объема клетки. Глыбки гетерохроматина в составе ядра распределены по его внутренней кариолемме.

Цитоплазма эндотелиоцитов капилляров изучаемых областей мозга содержит большое количество органелл. Так, в ней встречается множество темных мелких рибосом и розеток полирибосом, единичные короткие каналы гранулярного эндоплазматического ретикулума, определяются редкие мелкие округлые лизосомы, встречаются округлые фаголизосомы, округлые или овальные митохондрии с тонкими редкими кристами внутри, множество мелких везикул и пузырьков. Мелкие

пиноцитозные пузырьки в цитоплазме выявляются в небольшом количестве. Признаки активного пиноцитоза отсутствуют. Иногда в цитоплазме определяются стопочки сплюснутых каналов с окружающими пузырьками пластинчатого комплекса Гольджи и даже клеточный центр.

Люминальная поверхность эндотелиоцитов, обращенная в просвет сосуда, образует выросты и выпячивания в зависимости от их функциональной активности. С внешней стороны кровеносный сосуд окружает плотная базальная мембрана.

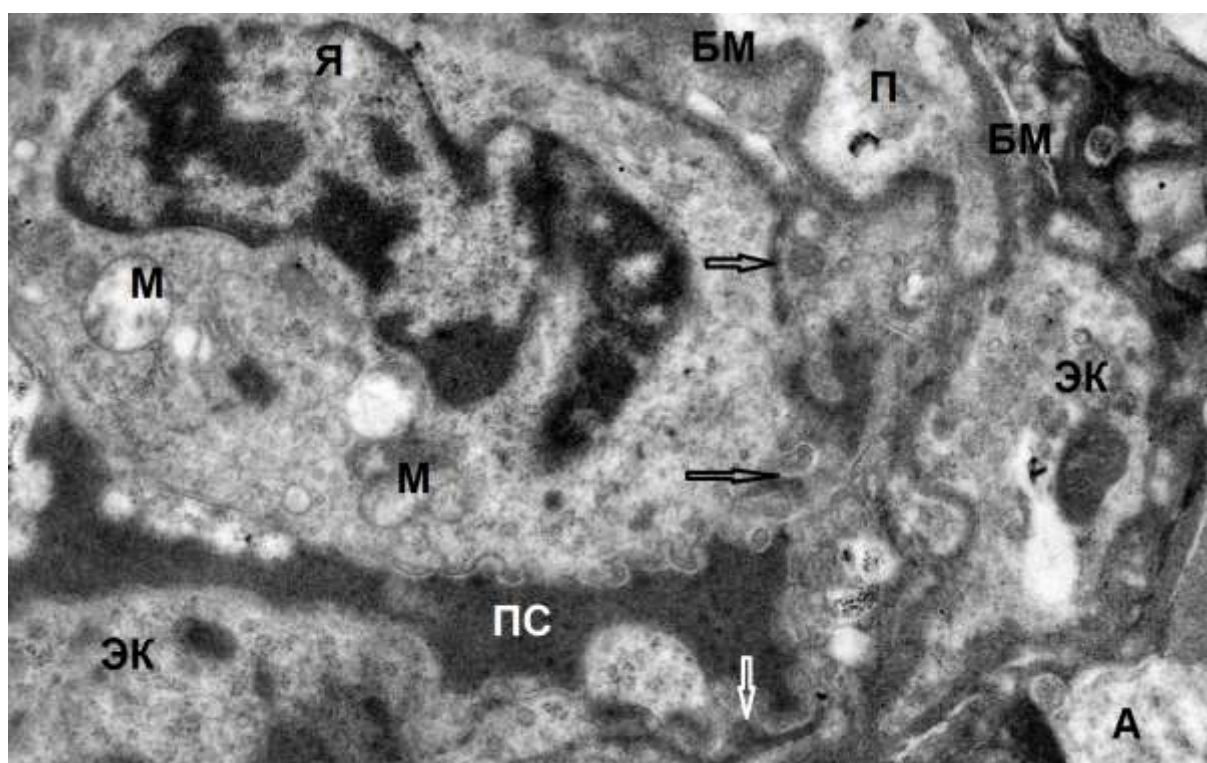


Рисунок 68 – Ультраструктура эндотелиоцита капилляра коры полушарий большого мозга птицы. Электронная микрофотография:

*ЭК – эндотелиальная клетка; Я – ядро эндотелиоцита; П – перицит;
А – ножка астроцита; ПС – просвет кровеносного сосуда; М – митохондрии;
БМ – базальная мембрана; ↑ – плотные контакты.*

Базальная мембрана эндотелиальных клеток в капиллярах полушарий большого мозга птицы представлена непрерывным слоем электроплотного фибриллярного материала, толщина которого варьирует от 40-50 до 100 нм (рисунок 70).

У отдельных капилляров ствола головного мозга, особенно при отсутствии перицитов базальная мембрана относительно тонкая и несколько рыхлая (рисунок 69). При этом в капиллярах, окруженных сопровождающими клетками – перицитами, базальная мембрана толще и плотнее (рисунок 71).

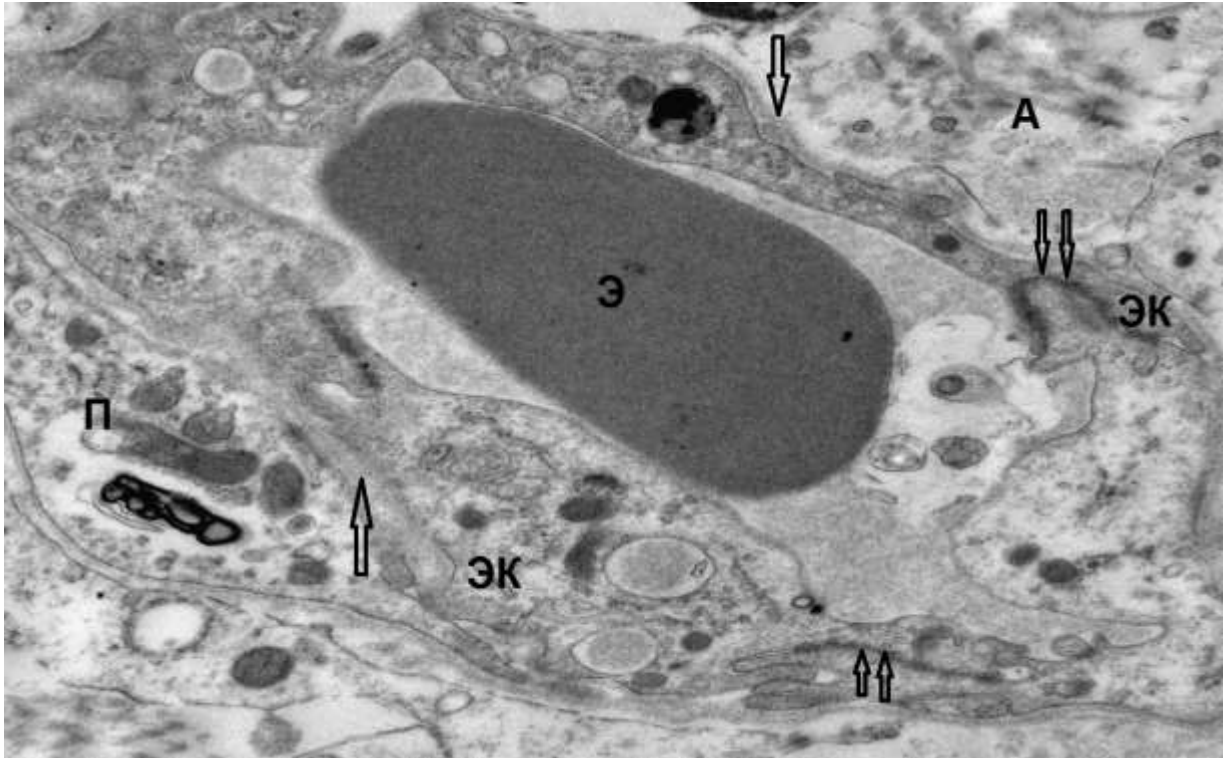


Рисунок 69 – Ультраструктура эндотелиоцита капилляра ствола головного мозга птицы. Электронная микрофотография:

*ЭК – эндотелиальная клетка; Э – эритроцит; А – ножка астроцита; П – пероцит;
 ↑ – базальная мембрана; ↑↑ – плотные контакты.*

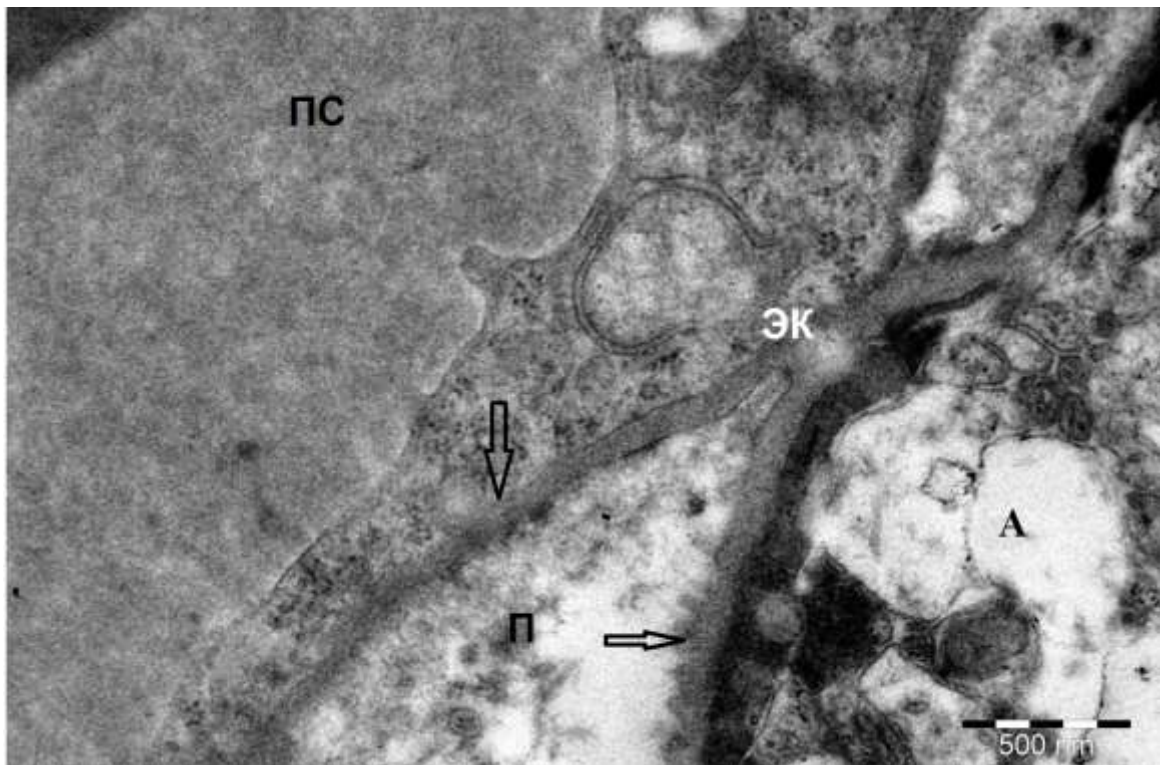


Рисунок 70 – Ультраструктура ГЭБ коры полушарий большого мозга птицы. Электронная микрофотография:

*ЭК – эндотелиальная клетка; П – пероцит; ПС – просвет кровеносного сосуда;
 А – ножка астроцита; ↑ – базальная мембрана.*

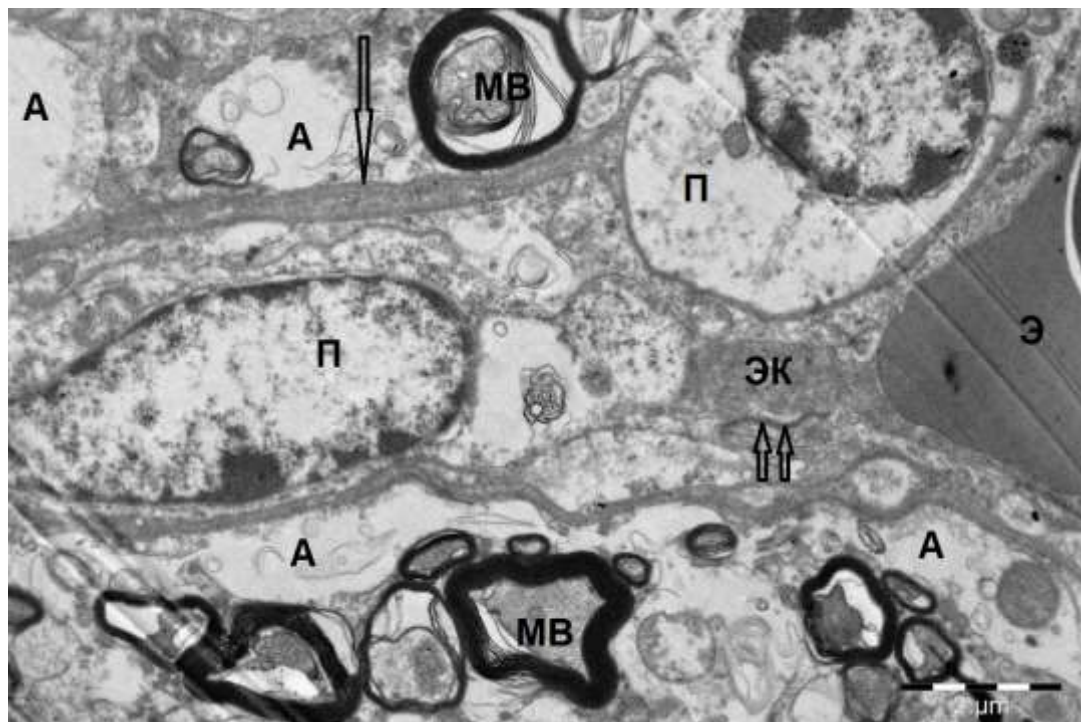


Рисунок 71 – Ультраструктура ГЭБ ствола головного мозга птицы.

Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; Э – эритроцит в просвете кровеносного капилляра;

А – ножки астроцитов; П – перицит; МВ – миелиновые нервные волокна;

↑ – базальная мембрана; ↑↑ – плотные контакты.

Базальная мембрана полностью покрывает аблюминальную поверхность эндотелиоцитов. Расщепляясь, она создает дубликатуры и полностью окружает в них соседние сопровождающие клетки – перициты. Если перициты отсутствуют – базальная мембрана соседствует с отростками астроглиальных клеток.

Сопровождающие эндотелиальные клетки капилляров коры большого мозга и ствола головного мозга птицы – перициты, регулируют просвет капилляра. Чаще всего они располагаются в расщепленных участках базальной мембраны. Это отростчатые светлые клетки со светлыми крупными округлыми или несколько вытянутыми ядрами (рисунок 71, 72).

В цитоплазме перицитов выявляется небольшое количество органелл – многочисленные каналы гранулярного эндоплазматического ретикулума, единичные округлые светлые митохондрии, единичные мелкие электроноплотные первичные лизосомы, гетерогенные фаголизосомы, гетерогенные мелкие гранулы.

Вокруг базальной мембраны капилляров коры большого мозга и ствола головного мозга птицы располагаются расширенные на концах отростки – «ножки» светлых астроцитов, содержащих в цитоплазме тонкие нити микрофиламентов и небольшое количество митохондрий. Они плотно обхватывают сосуды вместе с перичеситами или без них (рисунок 74).

На рисунке 73 также хорошо видны отростки оптически светлых астроцитов, формирующих вокруг сосудов своеобразные «муфты». В их цитоплазме определяются редкие митохондрии, пузырьки, мелкие везикулы, а также редкие микрофиламенты.

В случае повышенной функциональной активности ядерная оболочка перичесита становится извилистой, ядро укрупняется, а в цитоплазме выявляются крупные гетерогенные осмиофильные темные фаголизосомы (рисунок 75).

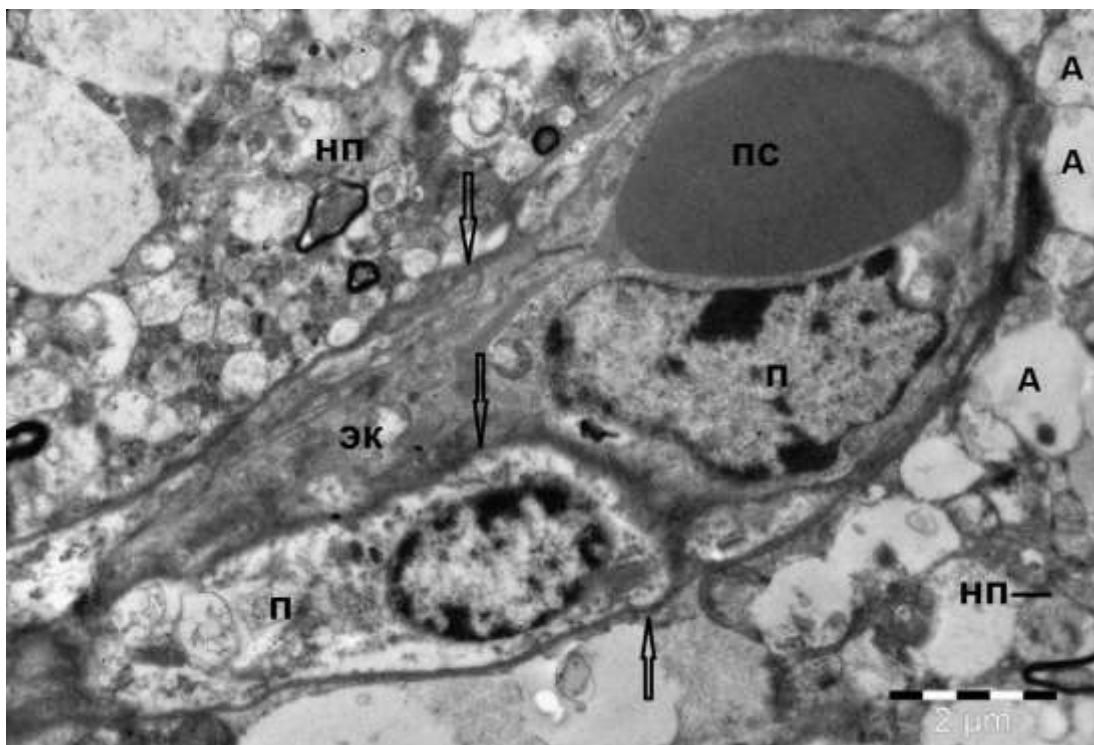


Рисунок 72 – Ультратонкое взаимоотношение элементов ГЭБ капилляра полушарий большого мозга птицы. Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; П – перичесит; ПС – просвет кровеносного сосуда; А – ножки астроцитов; НП – нейропил; ↑ – базальная мембрана.

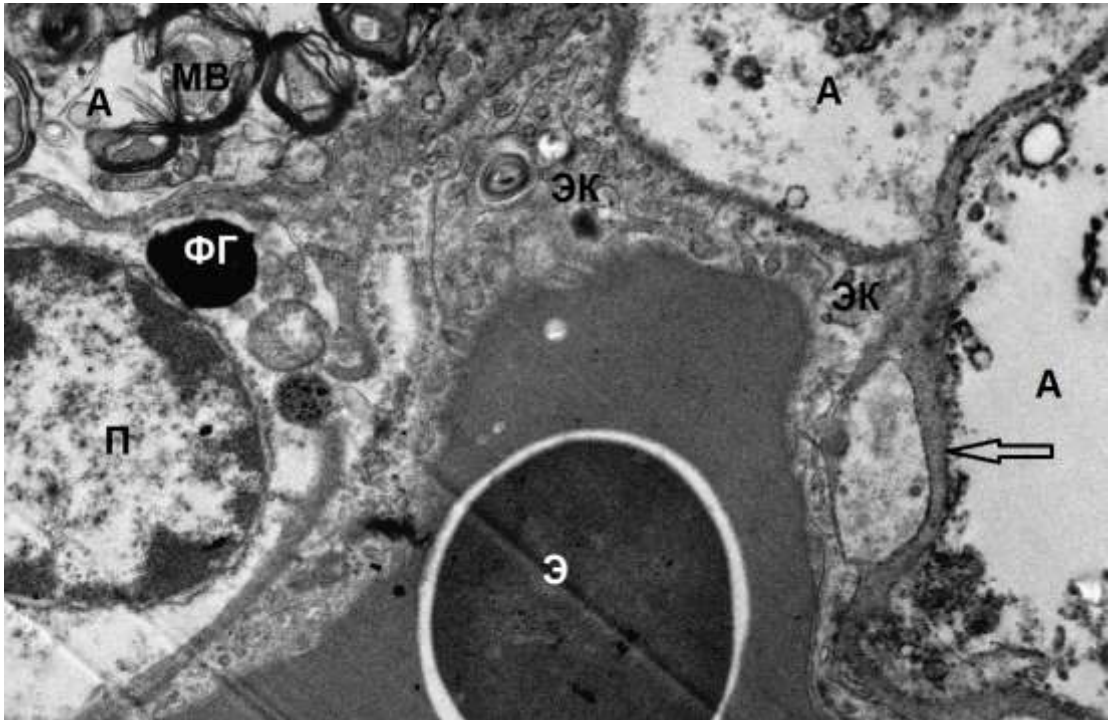


Рисунок 73 – Ультратонкое взаимоотношение элементов ГЭБ капилляра ствола головного мозга птицы. Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; Э – ядерный эритроцит в просвете кровеносного сосуда; А – астроциты; П – перицит; ФГ – фаголизосомы; МВ – миелиновые нервные волокна; ↑ – базальная мембрана.

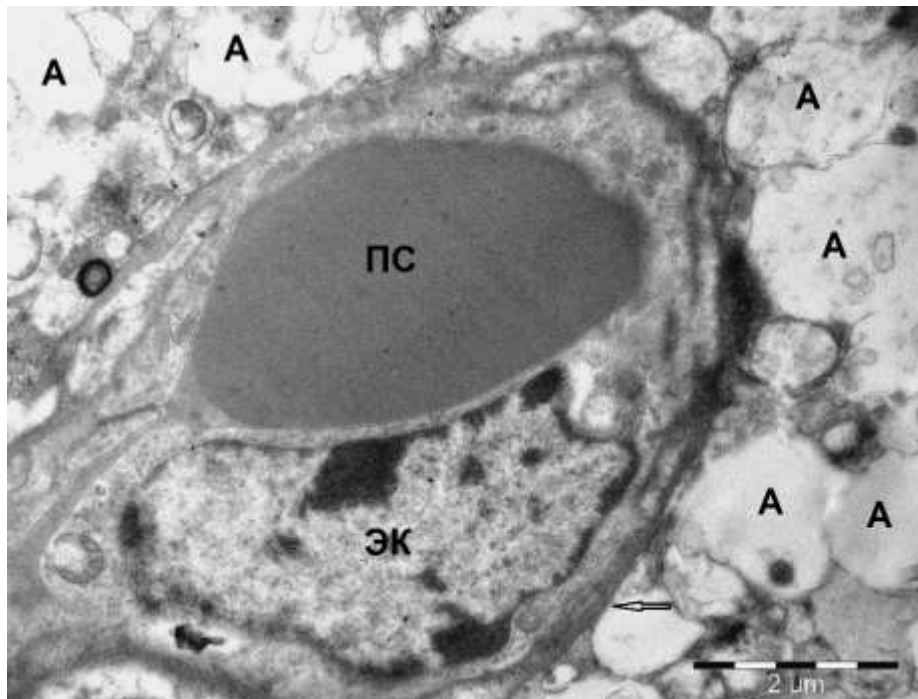


Рисунок 74 – Ультратонкое взаимоотношение астроцитов и эндотелиальной клетки капилляра коры полушарий большого мозга птицы.

Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; ПС – просвет кровеносного сосуда; А – ножки астроцитов; ↑ – базальная мембрана.

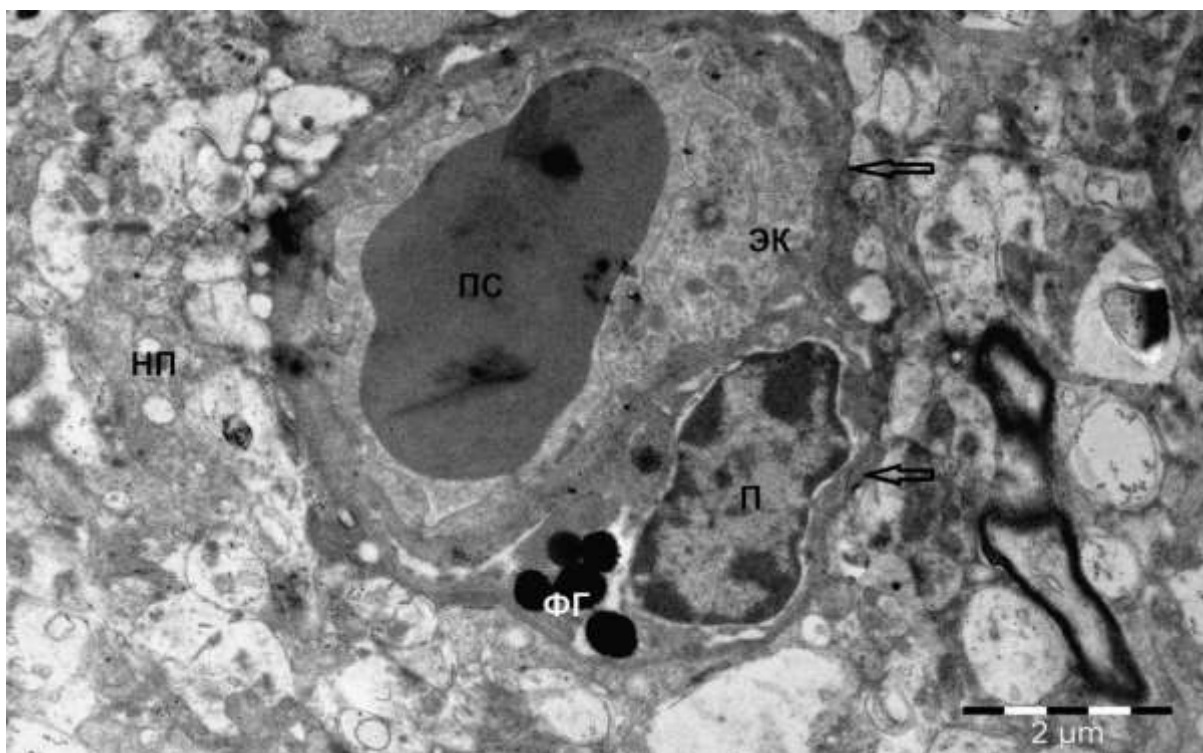


Рисунок 75 – Ультраструктура перицита, сопровождающего капилляр коры полушарий большого мозга птицы в период его повышенной функциональной активности.

Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; ПС – просвет кровеносного сосуда; П – перицит; ФГ – фаголизосомы; НП – нейротиль; ↑ – базальная мембрана.

Гематоэнцефалический барьер (ГЭБ) капилляров коры мозжечка и коры полушарий большого мозга млекопитающих состоит из нескольких клеточных слоев и межклеточного вещества. К ним необходимо отнести слой эндотелиальных клеток, их базальную мембрану, включающую в свой состав перициты, и клетки астроцитарной глии, формирующие своеобразные «муфты» вокруг кровеносных сосудов (рисунок 76, 77).

Эндотелиальные клетки капилляров коры мозжечка и коры полушарий большого мозга млекопитающих имеют полигональную форму и удлинены по ходу сосуда. Плотнo контактируя друг с другом, они образуют кровеносный капилляр. Диаметр просвета капилляров исследуемых областей мозга варьирует примерно в пределах от 1 мкм до 5 мкм. В эндотелиоцитах выявляется одно ядро удлиненной лопастной или овальной формы. Иногда ядра сильно вытянуты и имеют довольно изрезанные края. Ядро почти полностью занимает цитоплазму удлиненной клетки,

которая довольно бедна органеллами (рисунок 78, 79). Последние располагаются большей частью вокруг ядра. В цитоплазме определяются округлые или овальные митохондрии с тонкими редкими кристами внутри, значительное количество рибосом и полирибосом, единичные короткие каналы гранулярного эндоплазматического ретикулума, множество мелких везикул и пузырьков. Обращает на себя внимание тот факт, что пиноцитозные пузырьки в цитоплазме выявляются не обильно.

Эндотелиальные клетки соединяются между собой плотными замыкающими контактами, которые позволяют сохранять прочные межклеточные связи и не пропускать крупные молекулы из крови. Люминальная поверхность, обращенная внутрь сосуда, вероятно в зависимости от функционального состояния иногда образует выросты и выпячивания (рисунок 80, 81).

Базальная мембрана эндотелиальных клеток коры мозжечка и коры полушарий большого мозга представлена непрерывным слоем электроплотного фибриллярного материала, толщина которого варьирует от 40-50 до 200 нм (рисунок 77, 82). Она полностью покрывает аблюминальную поверхность эндотелиоцитов, гранича с другой стороны с астроцитами в случае отсутствия между ними перицита. Если есть один или несколько перицитов базальная мембрана расщепляется и формирует дубликатуру, окутывая и эндотелиоцит и перициты в своих складках (рисунок 83, 84).

Перициты – это сопровождающие эндотелиоциты клетки, регулирующие просвет капилляра. Чаще всего они располагаются в расщепленных участках базальной мембраны. Они представляют собой отростчатые светлые клетки со светлыми крупными округлыми или несколько вытянутыми ядрами. В их цитоплазме выявляется небольшое количество органелл, представленных немногочисленными вытянутыми, а иногда очень короткими каналами гранулярного эндоплазматического ретикулума, единичными округлыми светлыми митохондриями, единичными мелкими электроплотными первичными лизосомами и гетерогенными фаголизосомами в виде остаточных телец (рисунок 84, 85).

Сосуд обычно сопровождают один или два-три перицита. На рисунке 85 демонстрируются одновременно два перицита в расщепленной базальной мембране.

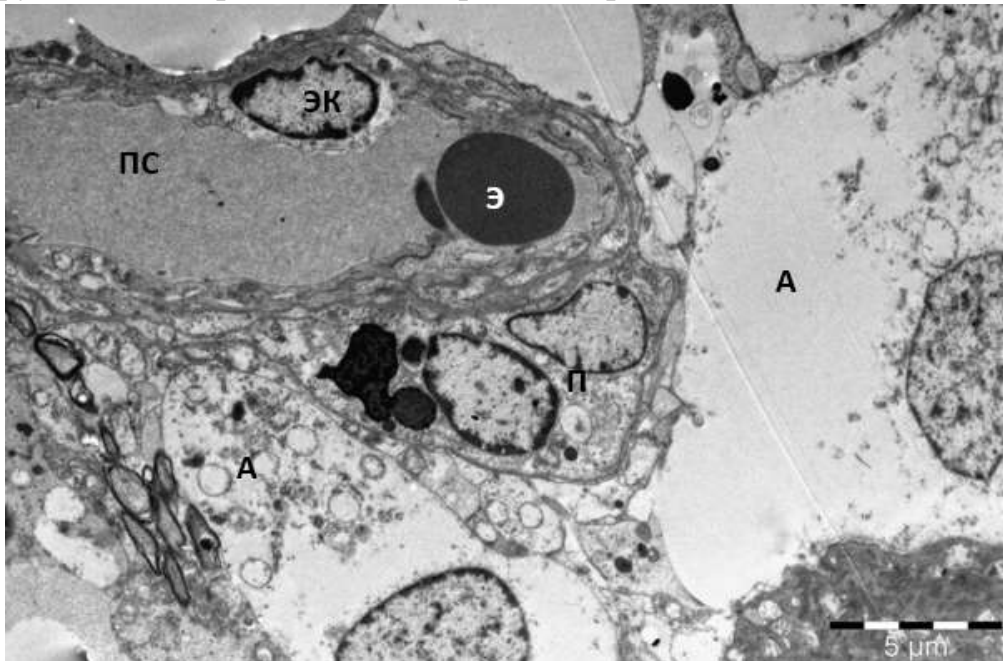


Рисунок 76 – Ультраструктура ГЭБ капилляра коры мозжечка млекопитающего. Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; П – перицит; А – астроцит; ПС – просвет кровеносного сосуда; Э – эритроцит.

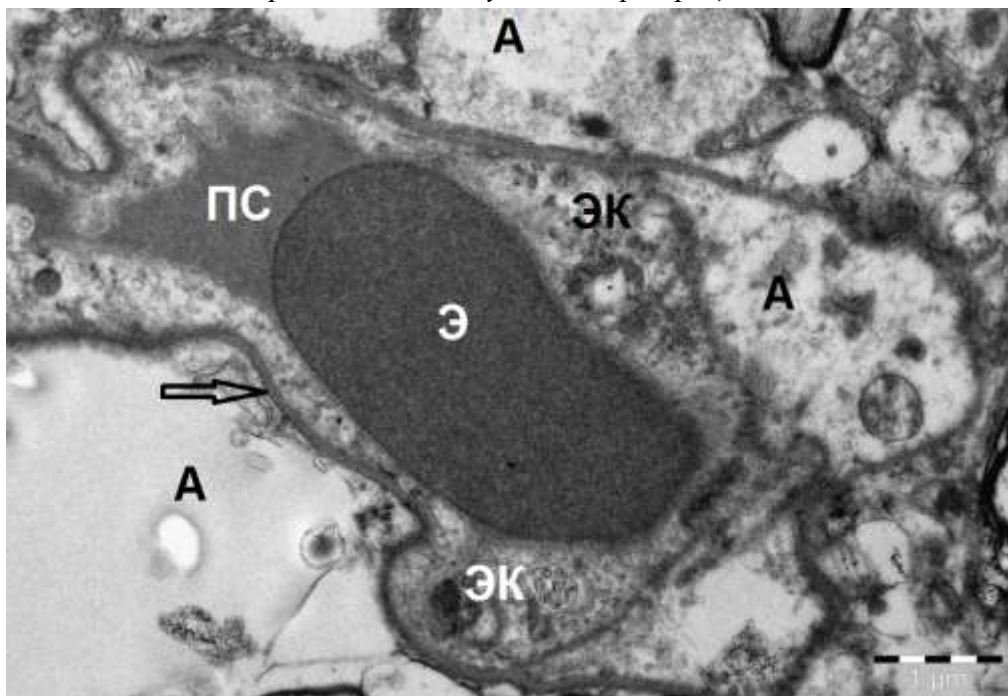


Рисунок 77 – Ультраструктура ГЭБ капилляра коры больших полушарий головного мозга млекопитающего. Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; П – перицит; А – ножки астроцитов; ПС – просвет кровеносного сосуда; Э – эритроцит; ↑ – базальная мембрана.

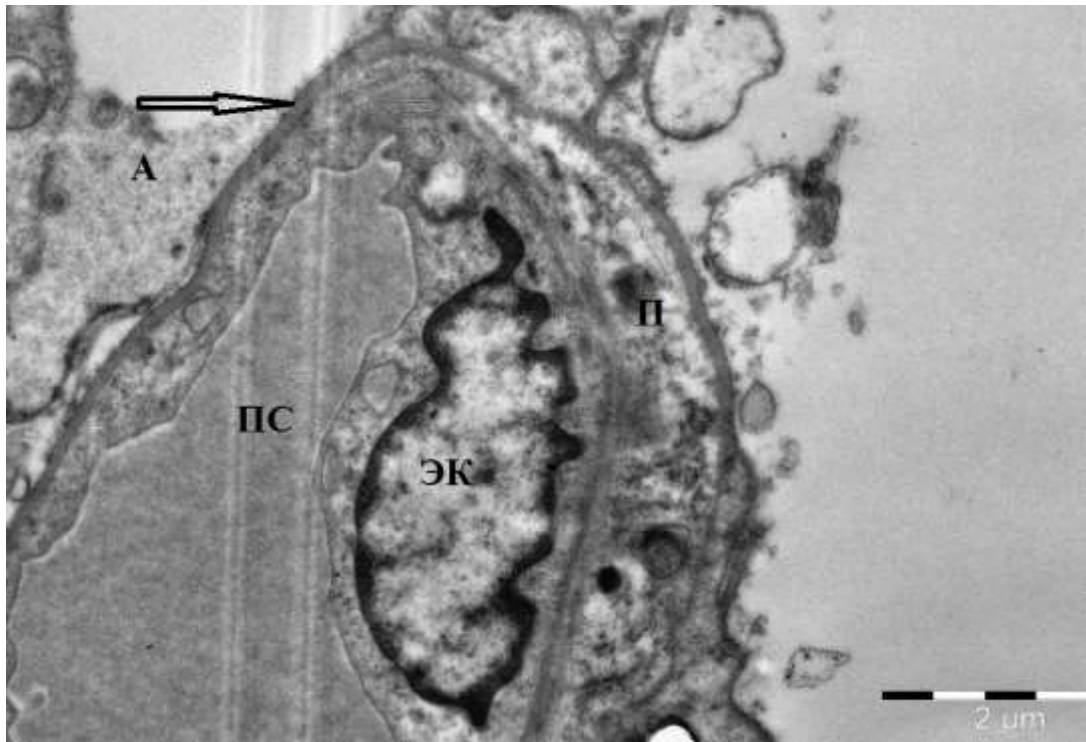


Рисунок 78 – Ультраструктура эндотелиальной клетки капилляра коры мозжечка млекопитающего. Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; П – перицит; А – астроцит; ПС – просвет кровеносного сосуда; Э – эритроцит; ↑ – базальная мембрана.

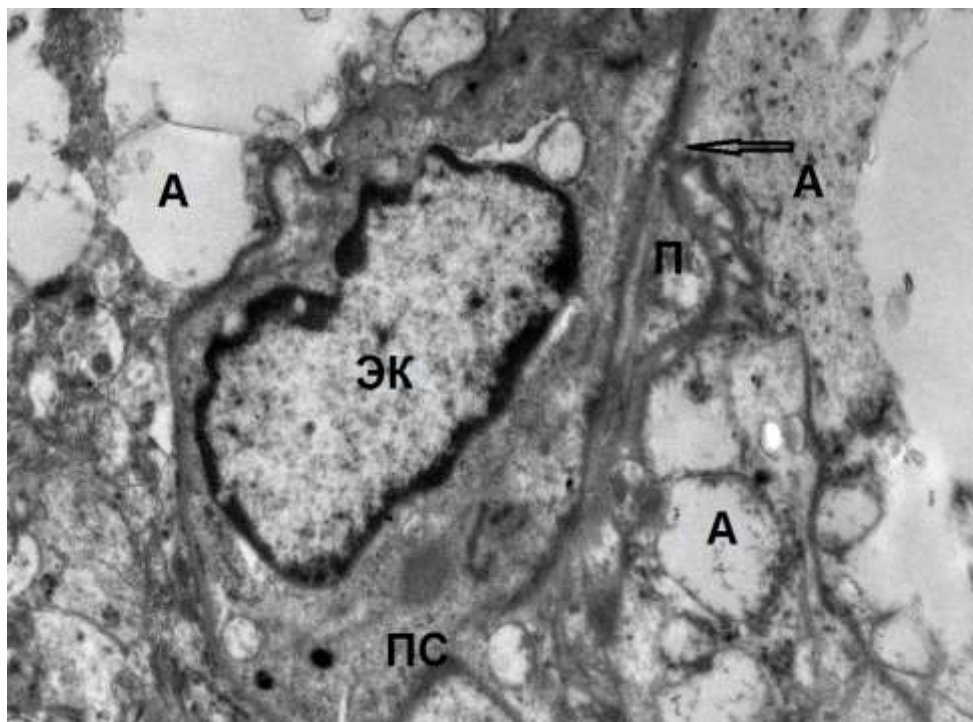


Рисунок 79 – Ультраструктура эндотелиальной клетки капилляра коры больших полушарий головного мозга млекопитающего.

Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; П – перицит; А – ножки астроцитов; ПС – просвет кровеносного сосуда; ↑ – базальная мембрана.

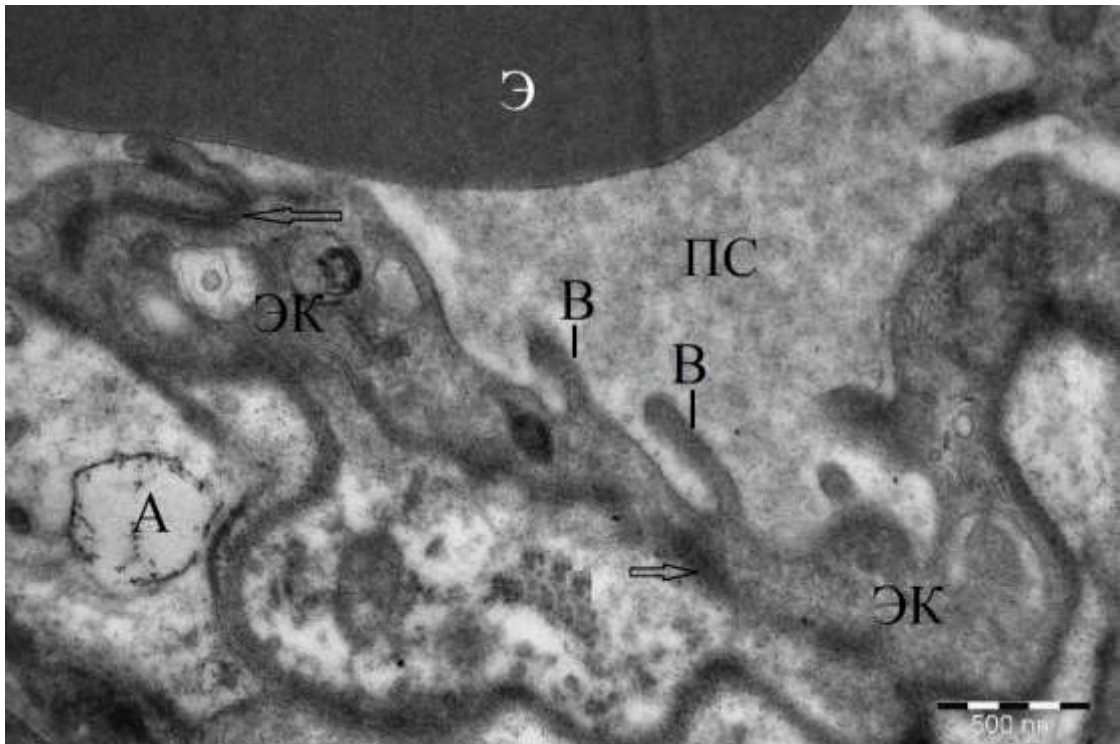


Рисунок 80 – Ультраструктура эндотелиоцита капилляра коры мозжечка млекопитающего в фазе активности. Электронная микрофотография:
 ЭК – эндотелиальная клетка; А – ножка астроцита; ПС – просвет кровеносного сосуда;
 В – выросты цитоплазмы эндотелиоцита; Э – эритроцит; ↑ – плотные контакты.

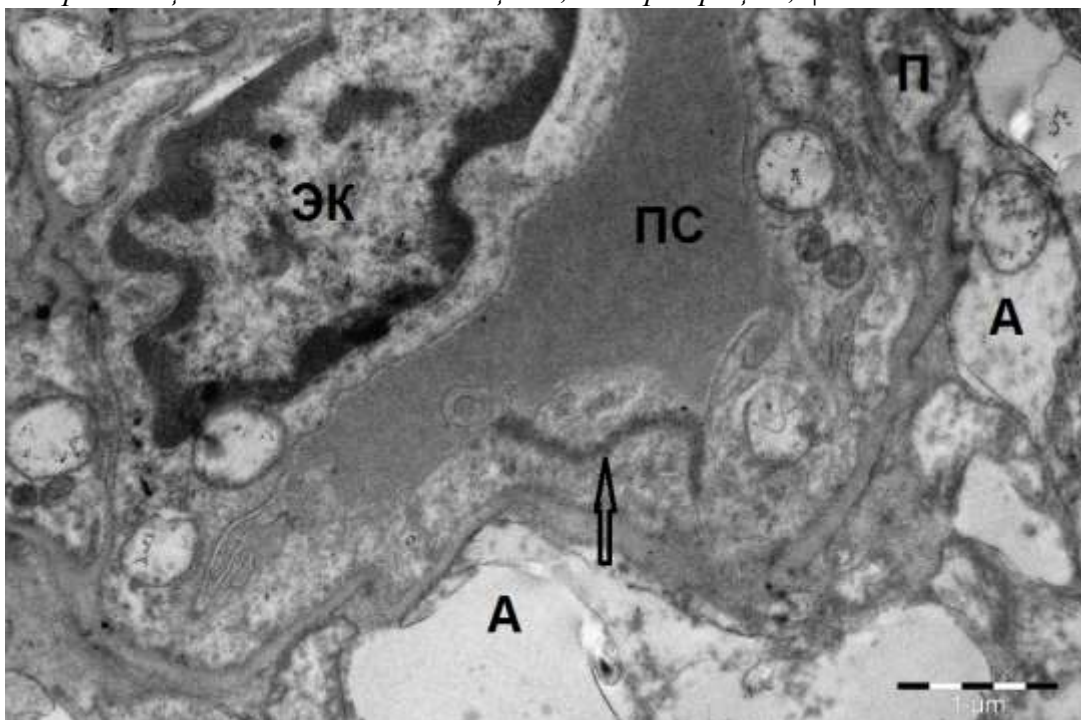


Рисунок 81 – Ультраструктура эндотелиоцита капилляра коры больших полушарий головного мозга млекопитающего в фазе активности.

Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; П – перицит; А – ножки астроцитов; ПС – просвет кровеносного сосуда; ↑ – плотные контакты.

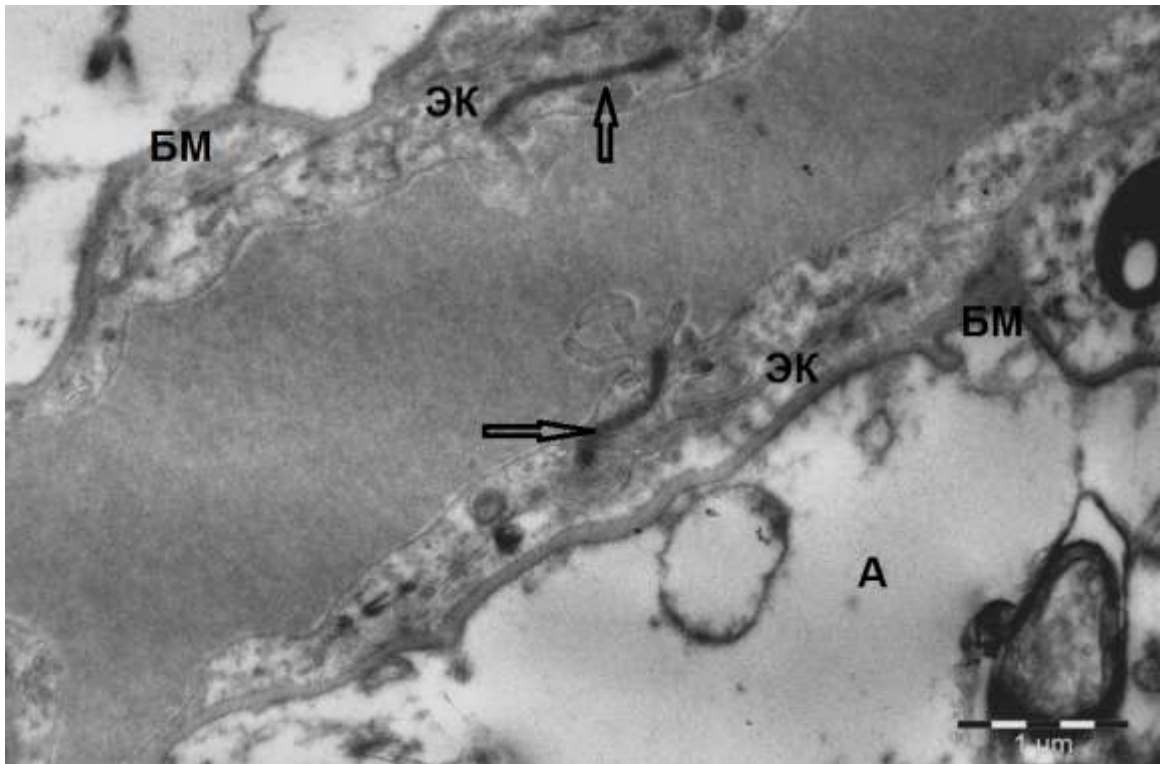


Рисунок 82 – Ультраструктура базальной мембраны капилляра коры мозжечка млекопитающего. Электронная микрофотография:
ЭК – эндотелиальная клетка; П – перицит; А – астроцит; БМ – базальная мембрана; ПС – просвет кровеносного сосуда; Э – эритроцит; ↑ – плотные контакты.

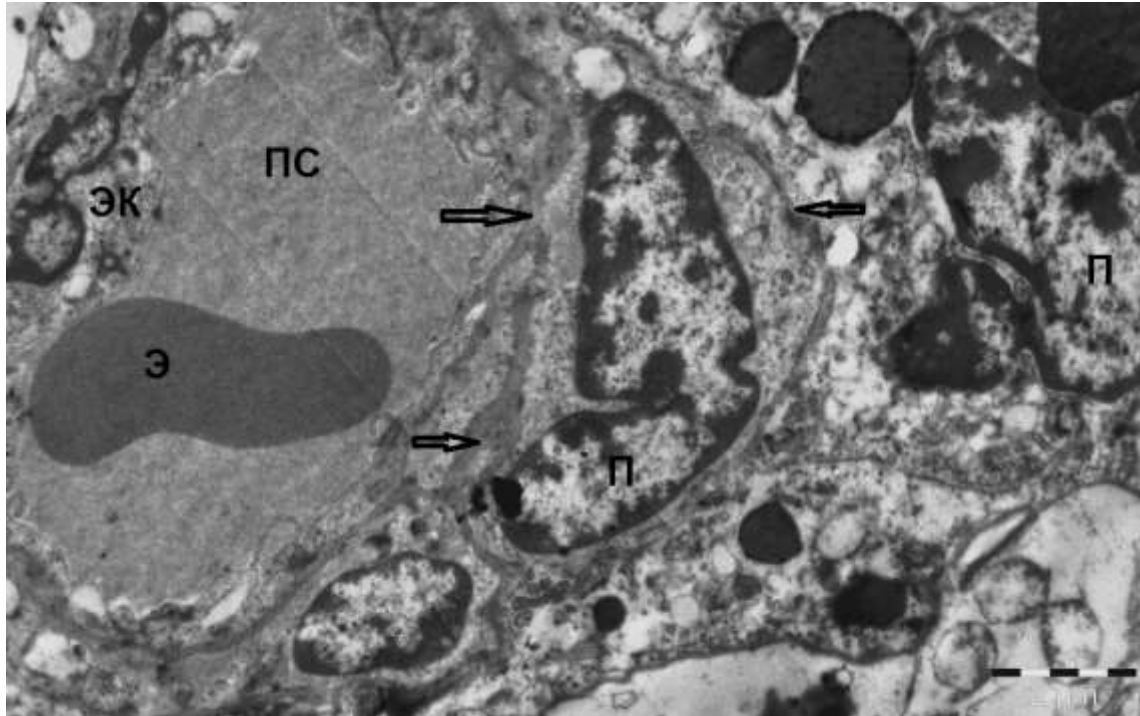


Рисунок 83 – Ультратонкое взаимоотношение эндотелиоцита капилляра коры мозжечка млекопитающего с перицитом.
Электронная микрофотография:
ЭК – эндотелиальная клетка; П – перицит; ПС – просвет кровеносного сосуда; Э – эритроцит; ↑ – базальная мембрана.

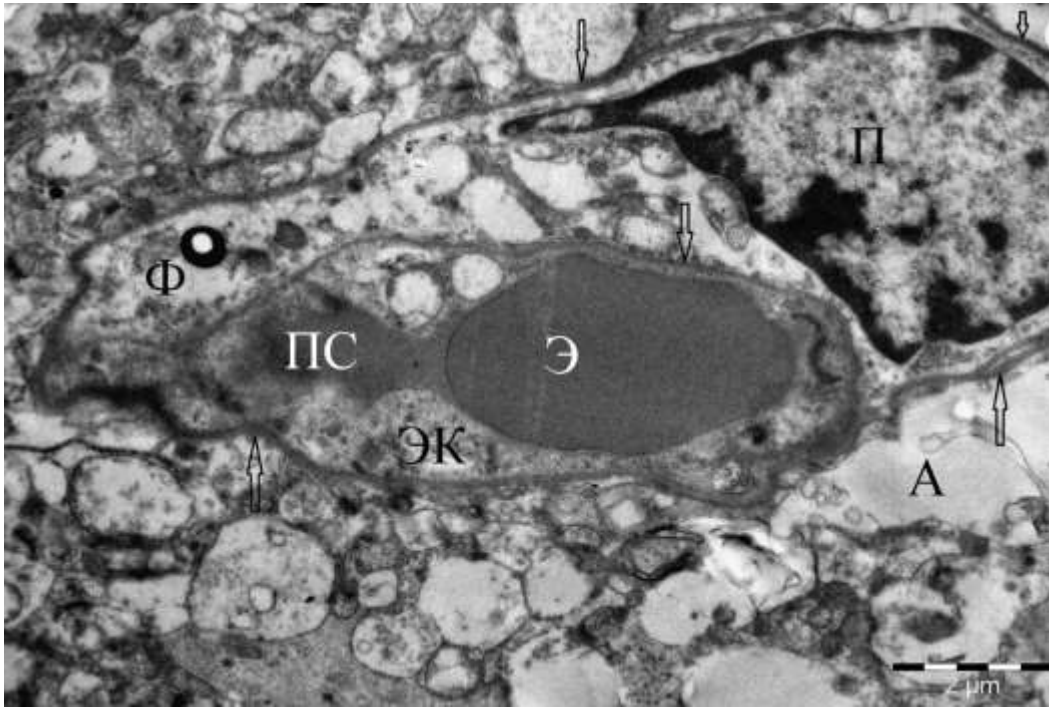


Рисунок 84 – Ультратонкое взаимоотношение эндотелиоцита капилляра коры больших полушарий головного мозга млекопитающего с перицитом.

Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; П – перицит; А – ножка астроцита; ПС – просвет кровеносного сосуда; Э – эритроцит; Ф – фаголизосома в цитоплазме перицита; ↑ – базальная мембрана.

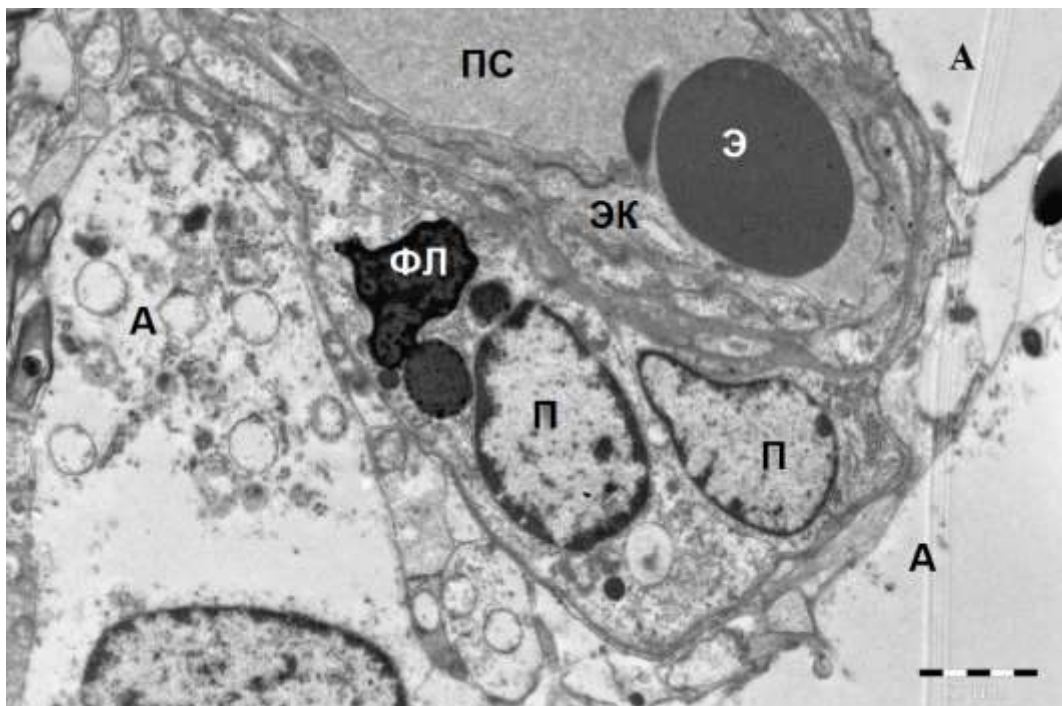


Рисунок 85 – Ультратонкое взаимоотношение эндотелиоцита капилляра коры мозжечка млекопитающего с перицитами и астроцитами.

Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; П – перицит; А – астроцит; ПС – просвет кровеносного сосуда; Э – эритроцит; ФЛ – фаголизосома.

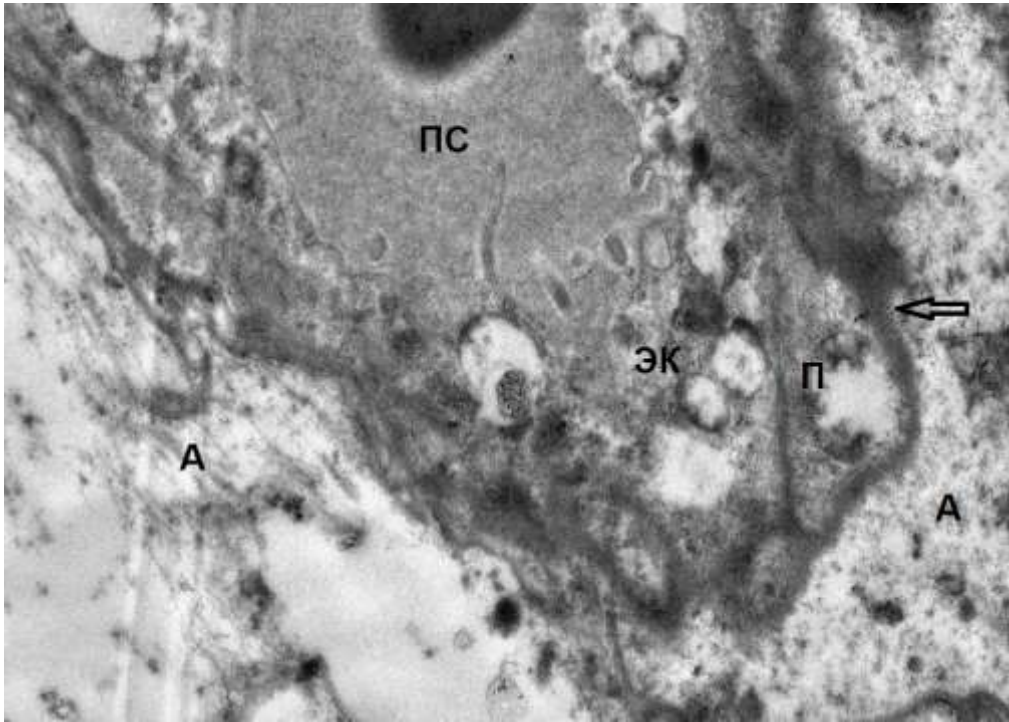


Рисунок 86 – Фрагмент астроцитарной оболочки капилляра коры мозжечка млекопитающего. Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; П – перicyт; А – астроцит; ПС – просвет кровеносного сосуда; ↑ – базальная мембрана.

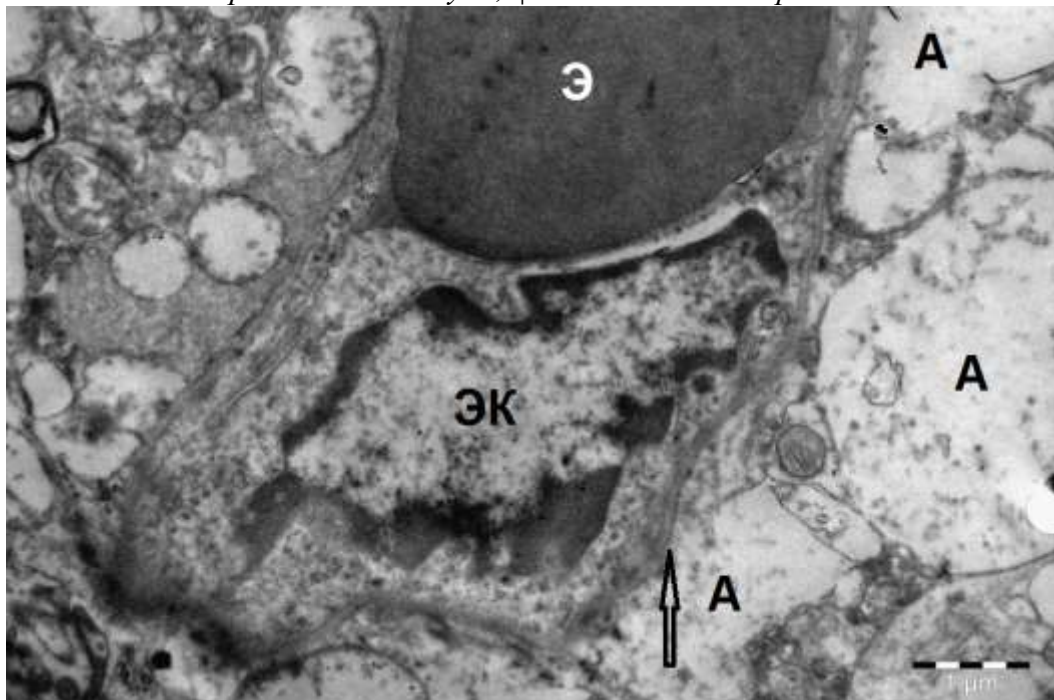


Рисунок 87. Фрагмент астроцитарной оболочки капилляра больших полушарий головного мозга млекопитающего. Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; А – ножки астроцитов; Э – эритроцит в просвете кровеносного сосуда; ↑ – базальная мембрана.

Капилляры исследуемых областей головного мозга млекопитающих характеризуются наличием сплошной астроцитарной оболочки вокруг базальной мембраны. Зачастую это расширенные концы отростков – «ножек» оптически светлых астроцитов, содержащих местами тонкие нити микрофиламентов. Они плотно обхватывают сосуды вместе с перицитами или без них (рисунок 86).

Однако местами встречаются непосредственно в контакте с кровеносным сосудом тела астроцитарных клеток – крупных светлых глиальных клеток размерами от 7 до 25 мкм (фрагмент светлого астроцита хорошо виден на рисунке 85).

Астроциты – оптически светлые глиальные клетки мозга, формирующие непрерывный защитный слой, окружающий кровеносные сосуды мозга за базальной мембраной (рисунок 87). Астроциты контролируют сохранность плотных контактов, активность перицитов и просвет капилляров. В электроносветлой цитоплазме их отростков выявляются редкие округлые митохондрии, микрофибриллы, пузырьки и везикулы, мелкодисперсные гранулы и редких протофибриллы. Также иногда в них встречаются единичные фаголизосомы – остаточные тельца, свидетельствующие о фагоцитарной функции.

2.7 Ультраструктура сосудистых тел желудочков мозга и гематоликворного барьера животных

Ультраструктуру сосудистых тел желудочков мозга и гематоликворного барьера животных изучали на примере быка домашнего.

Сосудистое тело бокового желудочка мозга представляет собой ворсинчатое образование, стромой которого служит соединительная ткань. Снаружи сосудистое тело покрыто одним слоем эпителиальных клеток, имеющих кубическую или призматическую форму. В каждой его ворсинке находится капилляр, выстланный эндотелиальными клетками. В просвете капилляров часто выявляются эритроциты. В ворсинках встречается несколько типов капилляров, отличающихся по своей морфологии и выстланных фенестрированным эндотелием.

Первый тип – тонкостенные капилляры, не сопровождаемые перицитами (рисунок 88). Диаметр их просвета составляет примерно 2-4 мкм, а стенка состоит из одного слоя светлых вытянутых эндотелиальных клеток, контактирующих между собой при помощи плотных контактов. Местами плотные контакты переходят в контакты по типу "замка". Эндотелиальные клетки снаружи окружает слабо выраженная тонкофибрилярная базальная мембрана (толщина примерно около 10-20 нм). В цитоплазме определяется небольшое число округлых митохондрий с матриксом средней электроплотности, значительное количество полирибосом, множество мелких и крупных пузырьков, в том числе и множество пиноцитозных (рисунок 89).

Второй тип – капилляры, окруженные слоем вытянутых клеток-перицитов (рисунок 90). Между перицитами и эндотелиальными клетками располагается тонкая базальная мембрана. Однако последняя получает большее развитие, чем в капиллярах первого типа. В цитоплазме эндотелиоцитов определяется множество мелких и крупных пузырьков, в том числе и множество пиноцитозных. В светлой цитоплазме перицитов выявляется небольшое число органелл: мелкие митохон-

дрии, полирибосомы, короткие каналы гранулярного эндоплазматического ретикулума, мелкие лизосомы, фаголизосомы и умеренное количество пиноцитозных пузырьков; иногда определяется небольшой пластинчатый комплекс Гольджи.

Третий тип – капилляры, окруженные довольно толстой "муфтой" из нескольких замурованных в расщепления толстой базальной мембраны перицитов (рисунок 91). При этом создается впечатление наслаивания перицитов или их отростков друг на друга. Образующие данный тип капилляров вытянутые эндотелиальные клетки в своей ультраструктуре не имеют каких-либо существенных особенностей. В их светлой цитоплазме выявляется большое количество рибосом и полирибосом, небольшое количество мелких округлых митохондрий, единичный небольшой пластинчатый комплекс Гольджи, большое количество везикул и пузырьков, в том числе и множество пиноцитозных как со стороны люминальной, так и со стороны аблюминальной поверхностей. Эндотелиоциты контактируют при помощи плотных контактов и лежали на толстой плотной базальной мембране. Перициты в капиллярах данного типа имеют некоторые особенности в строении. По структуре они напоминают миофибробласты, так как в их цитоплазме на больших увеличениях микроскопа хорошо просматривались тончайшие микрофиламенты (рисунок 92). Кроме того, в их цитоплазме определялись округлые небольшие митохондрии с тонкими кристами и полирибосомы. Помимо этого, на внутренних мембранах данных клеток располагалось большое количество пиноцитозных пузырьков, расположенных как в сторону окружающей соединительной ткани, так и со стороны эндотелиоцитов.

Нами были отмечены изменения в клетках данных капилляров при увеличении их функциональной активности. Так, эндотелиоциты вытянутые в состоянии покоя вдоль хода сосуда, в фазе функциональной активности выбухают внутрь его просвета. Особенно это заметно в области ядра (рисунок 93). За счет таких изменений они становятся "высокими" вглубь сосуда, по-видимому, увеличивая всасывающую поверхность.

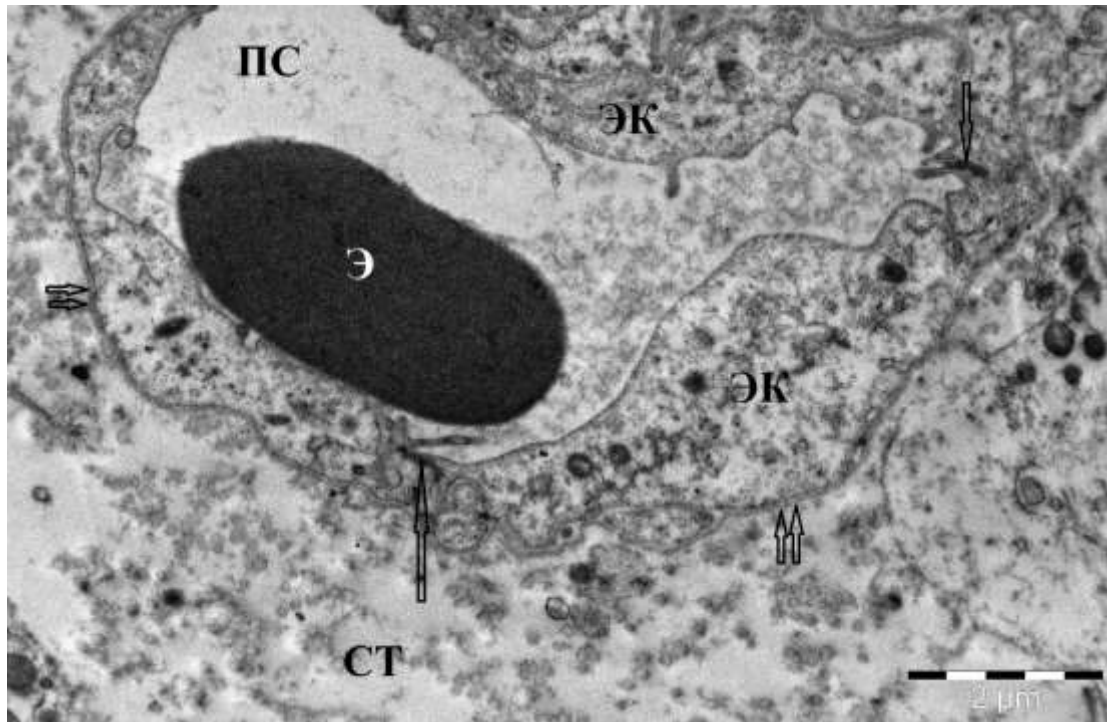


Рисунок 88. Ультраструктура капилляра сосудистого тела бокового желудочка мозга. Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; Э – эритроцит в просвете кровеносного сосуда; ПС – просвет сосуда; СТ – окружающая соединительная ткань;

↑ – плотные контакты; ↑↑ – базальная мембрана.

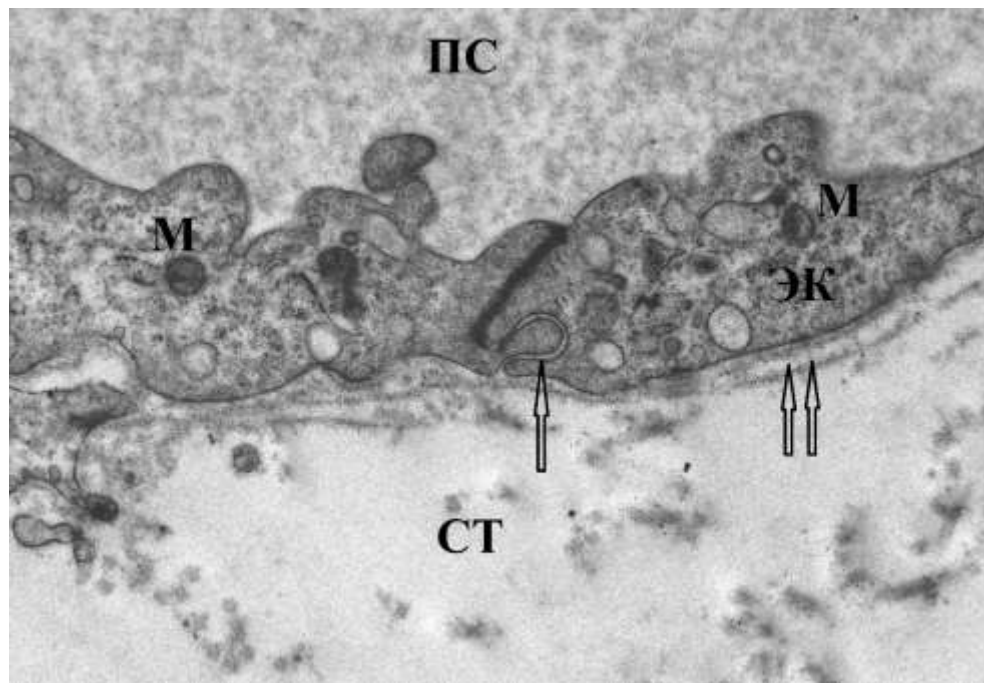


Рисунок 89 – Ультраструктура эндотелиоцита капилляра сосудистого тела бокового желудочка мозга. Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; М – митохондрии; ПС – просвет сосуда; К – плотные контакты; СТ – окружающая соединительная ткань; ↑ – контакт по типу "замка"; ↑↑ – базальная мембрана.

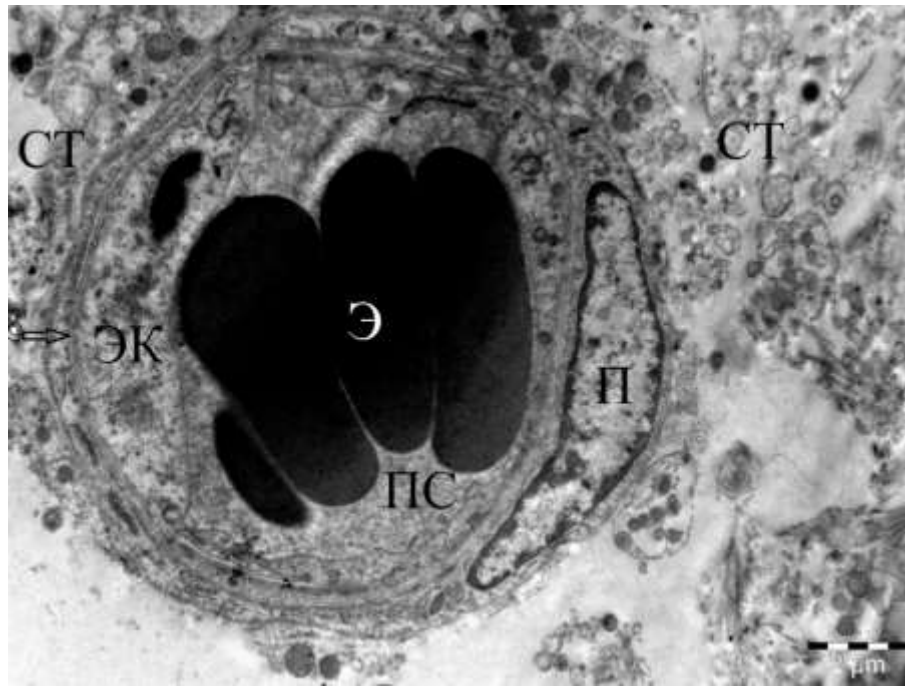


Рисунок 90 – Ультраструктура капилляра сосудистого тела бокового желудочка мозга. Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; П – перицит; ПС – просвет сосуда; Э – эритроциты; СТ – окружающая соединительная ткань; ↑ – базальная мембрана.

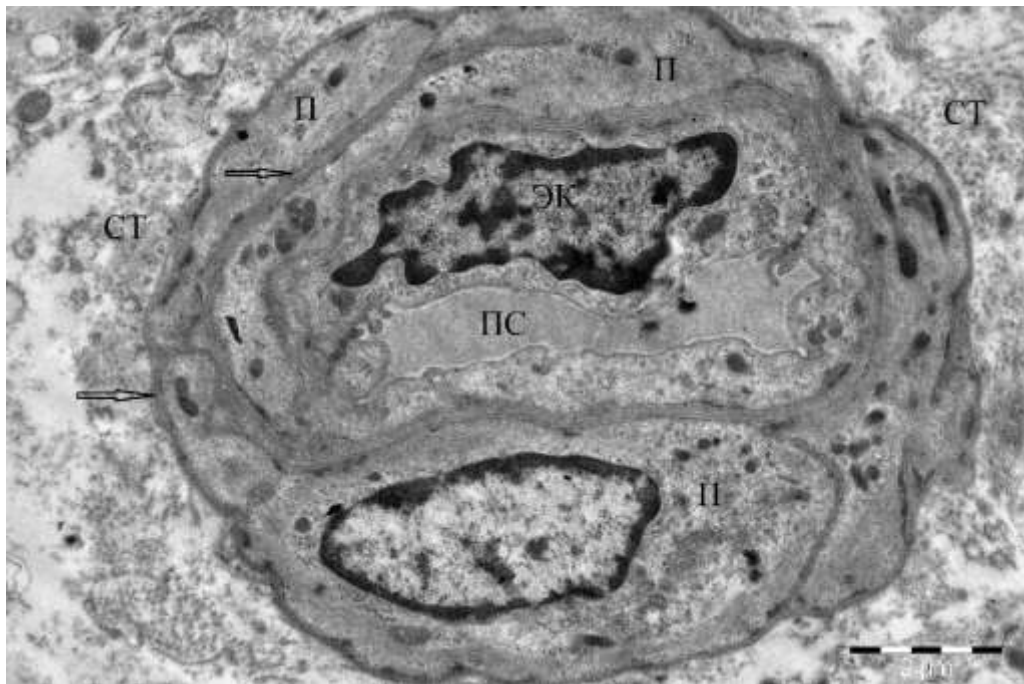


Рисунок 91 – Ультраструктура капилляра сосудистого тела бокового желудочка мозга, покрытого плотной муфтой перицитов. Электронная микрофотография:

ЭК – эндотелиальная клетка; П – перицит; ПС – просвет сосуда; СТ – окружающая соединительная ткань; ↑ – базальная мембрана.

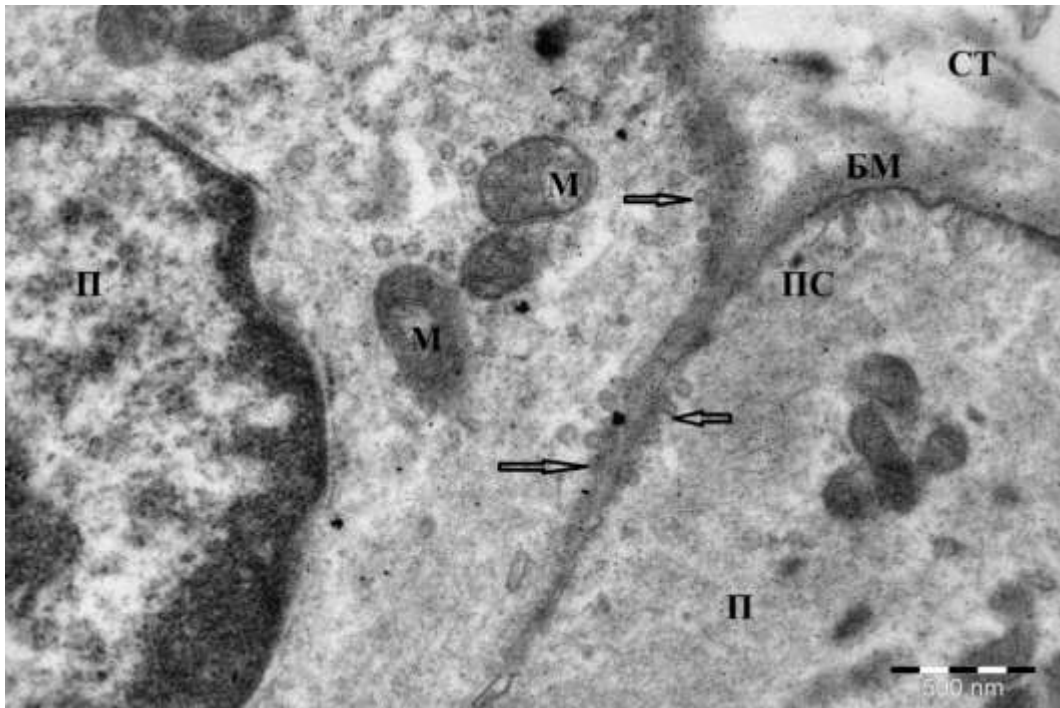


Рисунок 92 – Ультраструктура перицита капилляра сосудистого тела бокового желудочка мозга. Электронная микрофотография:
П – перицит; СТ – окружающая соединительная ткань; БМ – базальная мембрана; М – микрофиламенты; ↑ – пиноцитозные пузырьки.

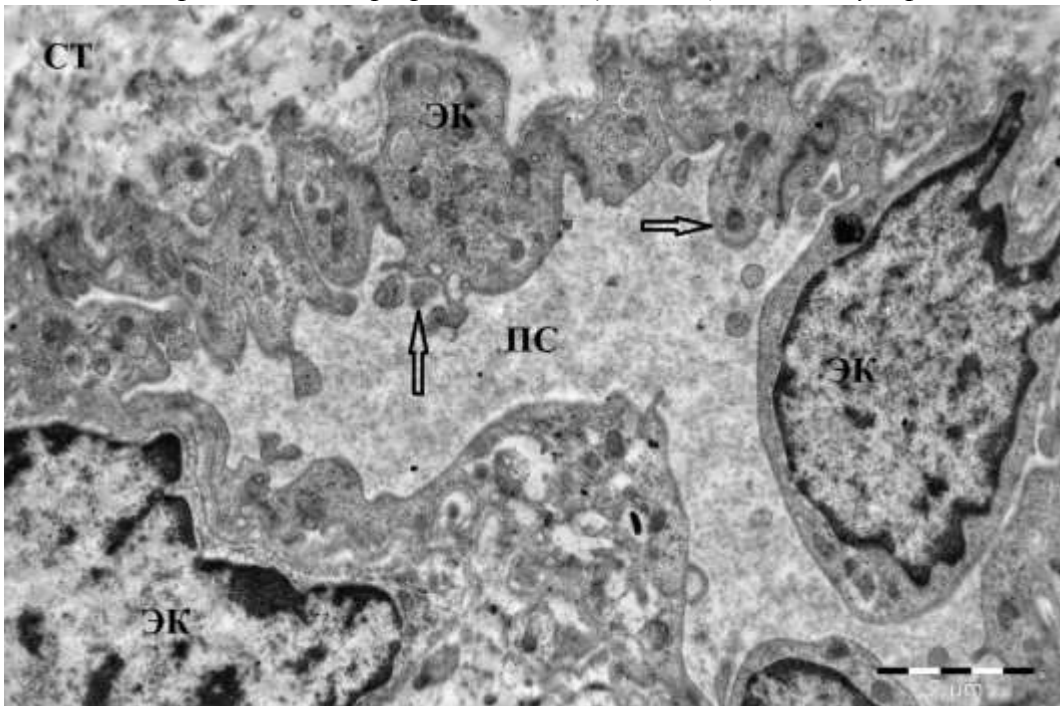


Рисунок 93 – Ультраструктура эндотелиоцита капилляра сосудистого тела бокового желудочка мозга в период функциональной активности. Электронная микрофотография:
ЭК – эндотелиальная клетка; ПС – просвет сосуда; СТ – окружающая соединительная ткань; ↑ – выросты цитоплазмы эндотелиоцита внутрь просвета сосуда

Также всасывающая поверхность увеличивается за счет образования выростов цитоплазмы внутрь просвета сосуда. В цитоплазме эндотелиоцитов и перицитов увеличивается количество округлых электроноплотных митохондрий. Клетки гипертрофируются, цитоплазма становится электроноплотной из-за увеличения микрофиламентов, полирибосом и пиноцитозных пузырьков. При больших увеличениях хорошо видно утолщение базальной мембраны сосуда за счет ее разрыхления (рисунок 94).

Капилляры во всех ворсинках лежат в составе рыхлой соединительной ткани, содержащей кроме них и коллагеновых структур, редкие клеточные элементы (фибробласты, гистиоциты-макрофаги), а также хорошо визуализирующиеся отдельные нервные волокна, покрытые миелиновой оболочкой (рисунок 95).

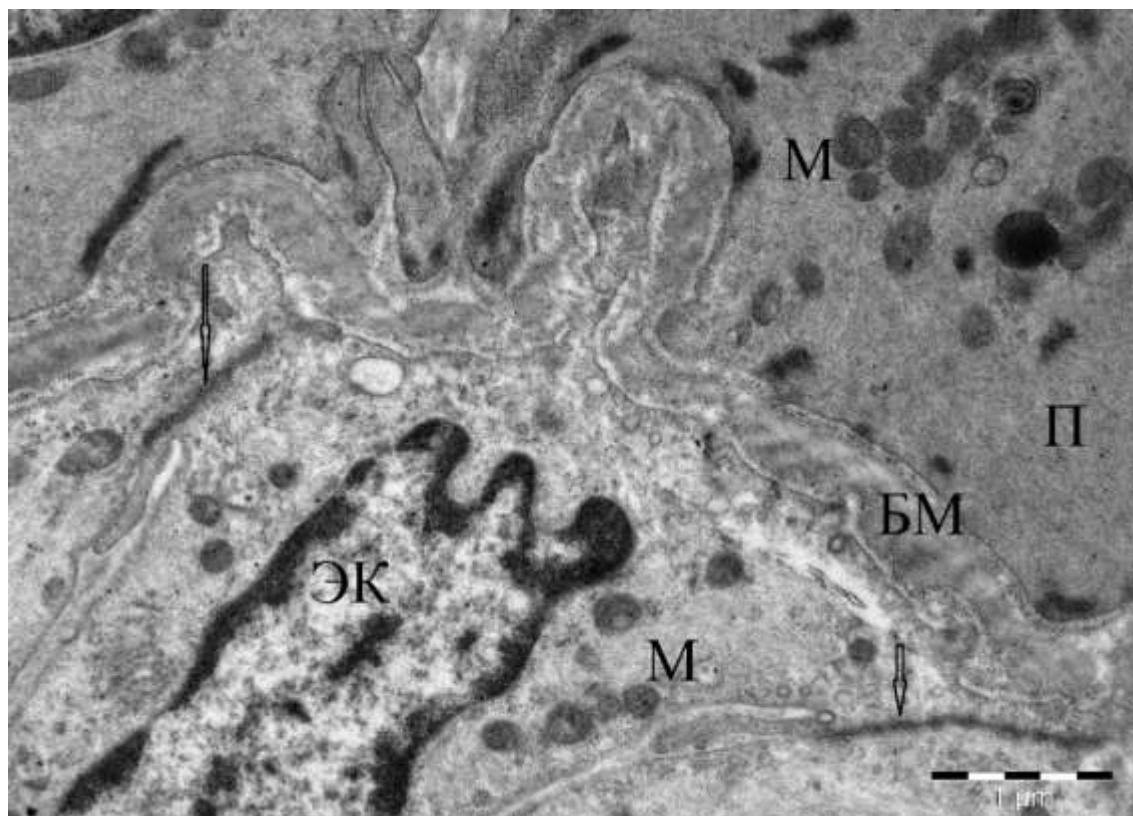


Рисунок 94 – Ультраструктурные изменения базальной мембраны в период активности эндотелиоцита капилляра сосудистого тела бокового желудочка мозга. Электронная микрофотография:

*ЭК – эндотелиальная клетка; П – перицит;
М – митохондрии; БМ – базальная мембрана; ↑ – плотные контакты.*

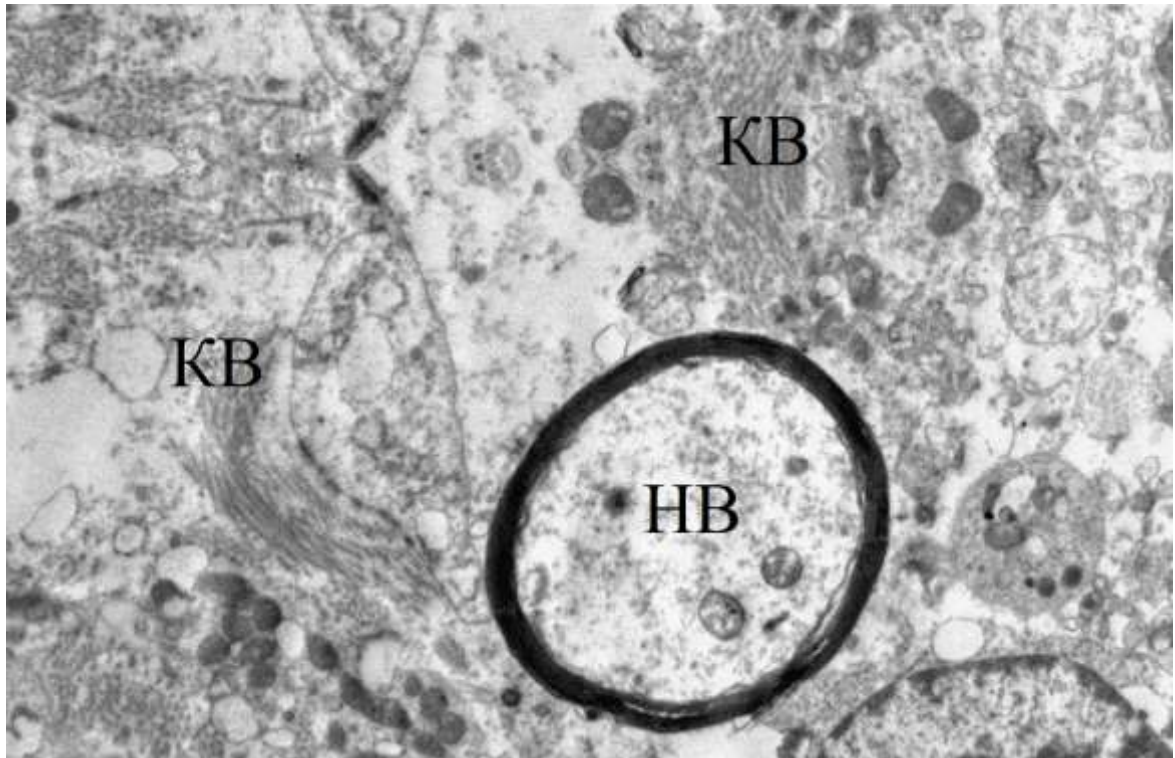


Рисунок 95 – Ультраструктура соединительной ткани в сосудистом теле бокового желудочка мозга. Электронная микрофотография:

*НВ – нервное волокно с миелиновой оболочкой;
КВ – коллагеновые волокна соединительной ткани.*

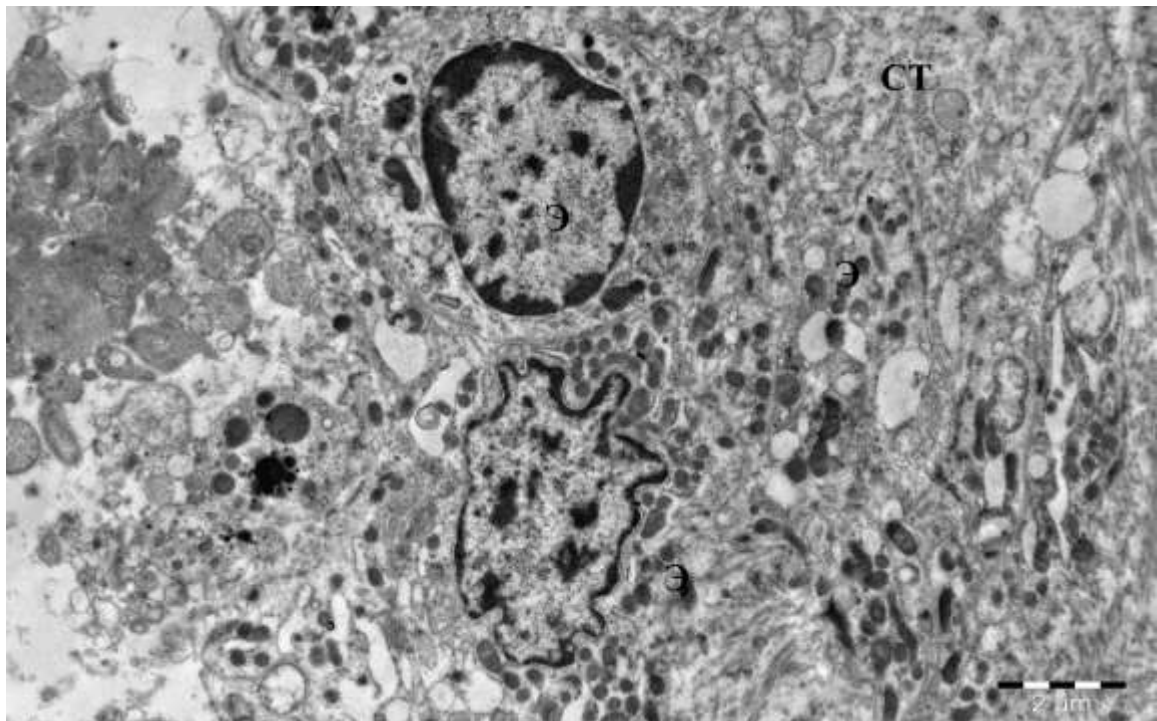


Рисунок 96 – Ультраструктура эпителия сосудистого тела бокового желудочка мозга. Электронная микрофотография:

Э – эпителиальная клетка; СТ – соединительная ткань.

Снаружи сосудистое тело покрыто одним слоем крупных эпителиальных клеток кубической или цилиндрической формы, плотно соединяющихся между собой (рисунок 96).

Ядра данных клеток занимают чаще всего центральное положение, имеют разную форму, от круглой до вытянутой с изрезанными краями, на их внутренней кариолемме лежит прерывистый слой глыбок гетерохроматина. Вероятно, разница формы ядер зависит от функциональной активности клетки.

Микроскопически создается впечатление многослойности эпителиального покрова на большей части сосудистого тела. Не исключена вероятность того, что такая морфологическая картина складывается вследствие прохождения разреза через несколько пластов завернутого эпителия. На базальной поверхности клеток выявляются выпячивания цитоплазмы, а на них электроноплотные десмосомы, формирующие, так называемый, базальный лабиринт (рисунок 97).

Множественные скопления митохондрий разных размеров и разной формы, от мелких округлых до крупных вытянутых, с темным внутри митохондриальным матриксом и заметными тонкими кристами, определяются большей частью в цитоплазме клеток на их базальном конце (рисунок 98). Кроме того, здесь выявляется большое количество различных вакуолей, везикул и пузырьков.

На апикальной поверхности эпителиальных клеток, покрывающих сплетения, выявляются неравномерно расположенные разнонаправленные цитоплазматические выросты – микроворсинки (рисунок 99). Апикальная поверхность вместе с микроворсинками покрывает нежная пограничная мембрана типа гликокаликса. Боковые клеточные поверхности эпителиальных клеток в апикальной части соединяются большей частью простыми контактами, а местами с помощью десмосом.

В цитоплазме апикальной части эпителиальных клеток, выстилающих наружную поверхность сплетения, обнаруживается небольшое число округлых мелких митохондрий с тонкими кристами, гранулы рибосом и полирибосом, немного коротких каналов гранулярного эндоплазматического ретикулума, иногда мелкие округлые электроноплотные лизосомы.

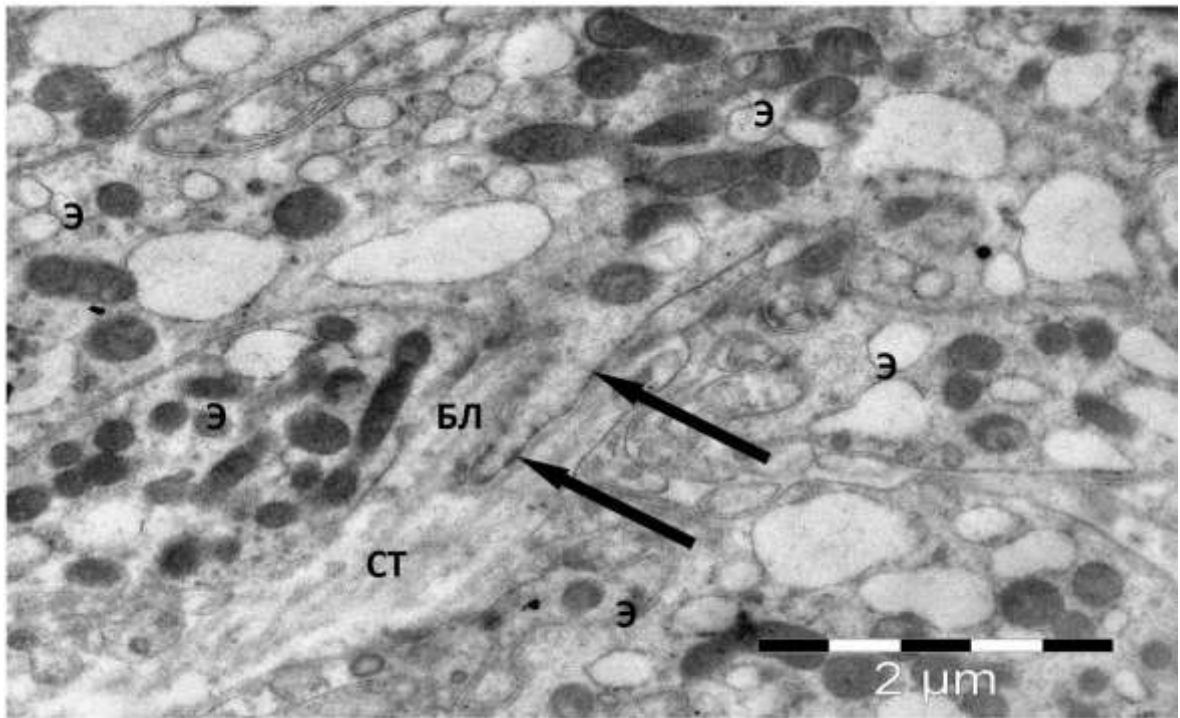


Рисунок 97 – Ультраструктура базальной части эпителиоцита сосудистого тела бокового желудочка мозга.

Электронная микрофотография:

*Э – эпителиоцит; БЛ – базальный лабиринт; СТ – соединительная ткань;
↑ – десмосомы.*

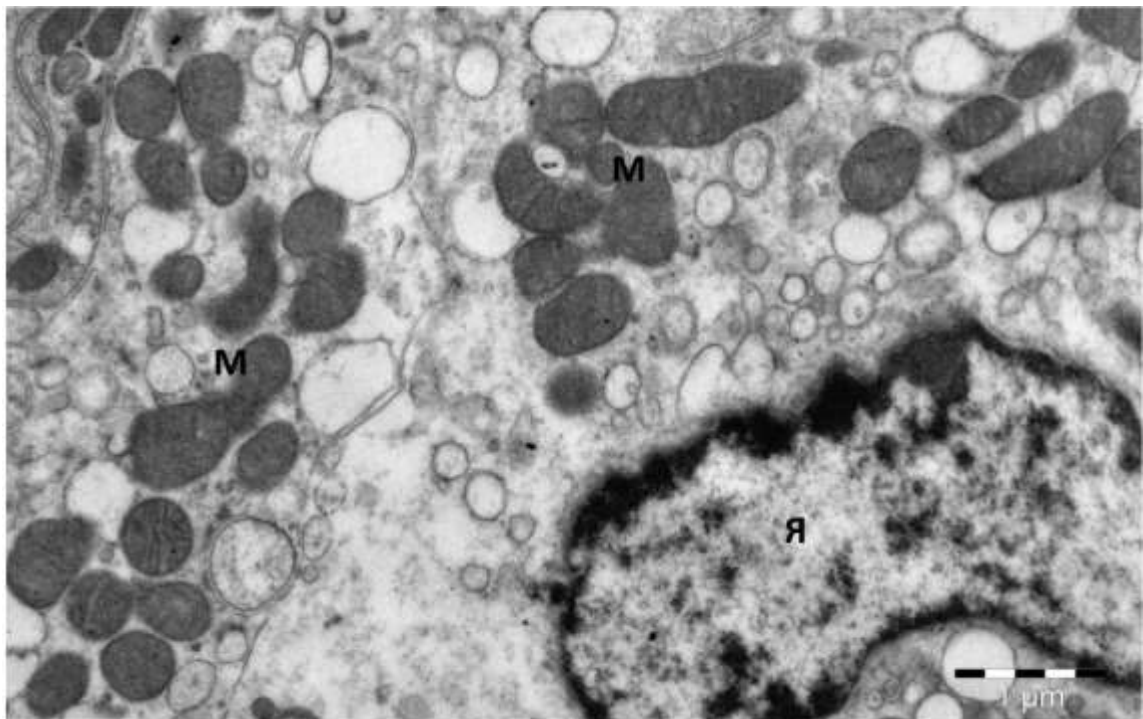


Рисунок 98 - Ультраструктура эпителиоцита сосудистого тела бокового желудочка мозга. Электронная микрофотография:

М – митохондрии; Я – ядро.

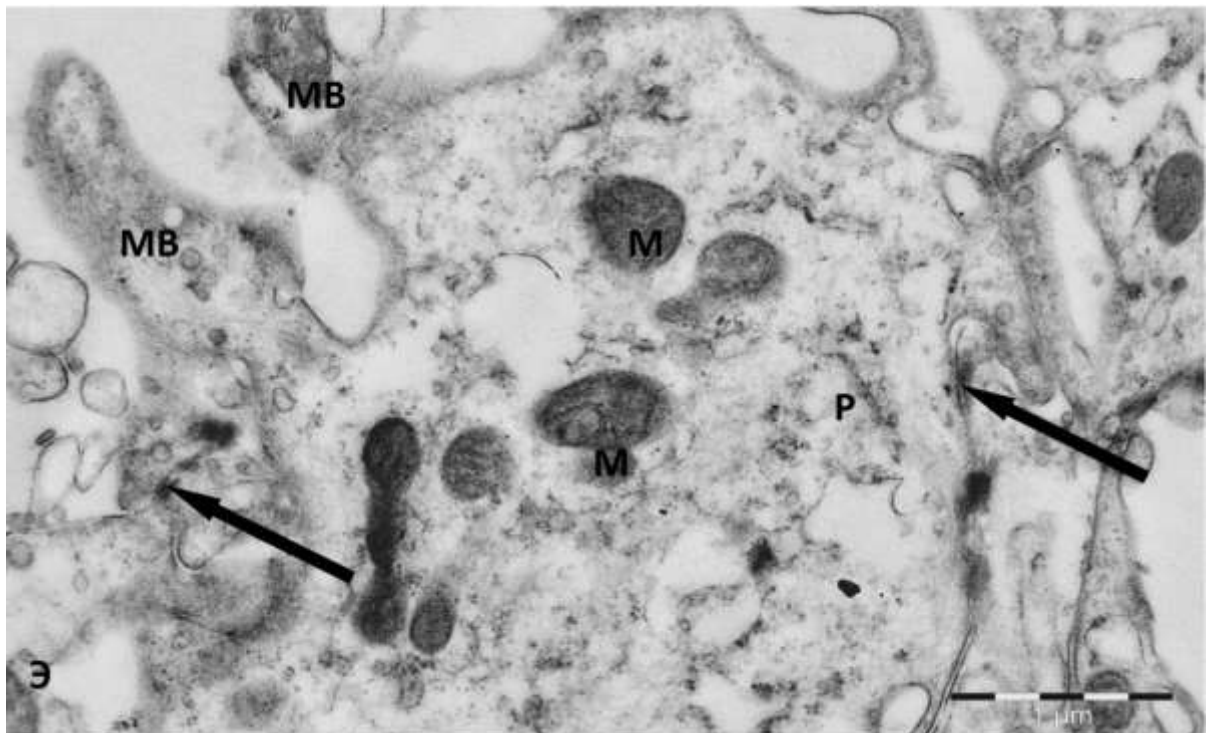


Рисунок 99 – Ультраструктура апикальной поверхности эпителиоцита сосудистого тела бокового желудочка мозга.

Электронная микрофотография:

М – митохондрии; MB – микроворсинки; P – рибосомы; ↑ – десмосомы.

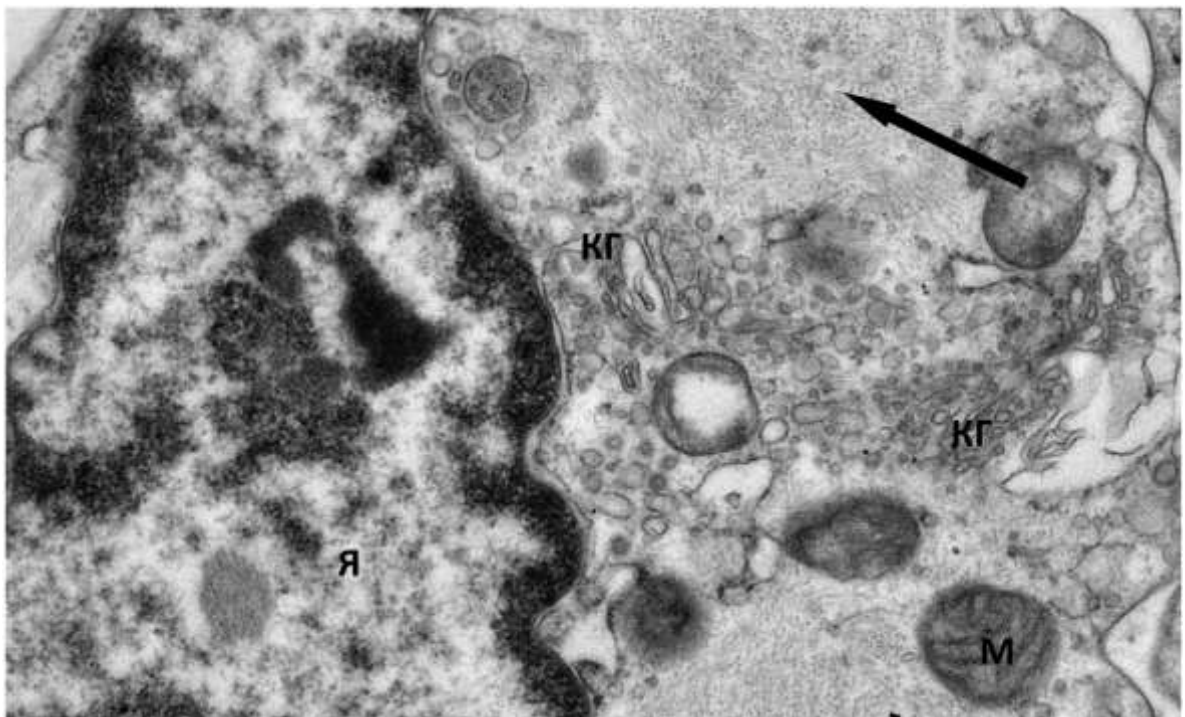


Рисунок 100 – Ультраструктура апикальной части эпителиоцита сосудистого тела бокового желудочка мозга в период функциональной активности. Электронная микрофотография:

Я – ядро; М – митохондрии; КГ – комплекс Гольджи; ↑ – сократительные микрофиламенты.

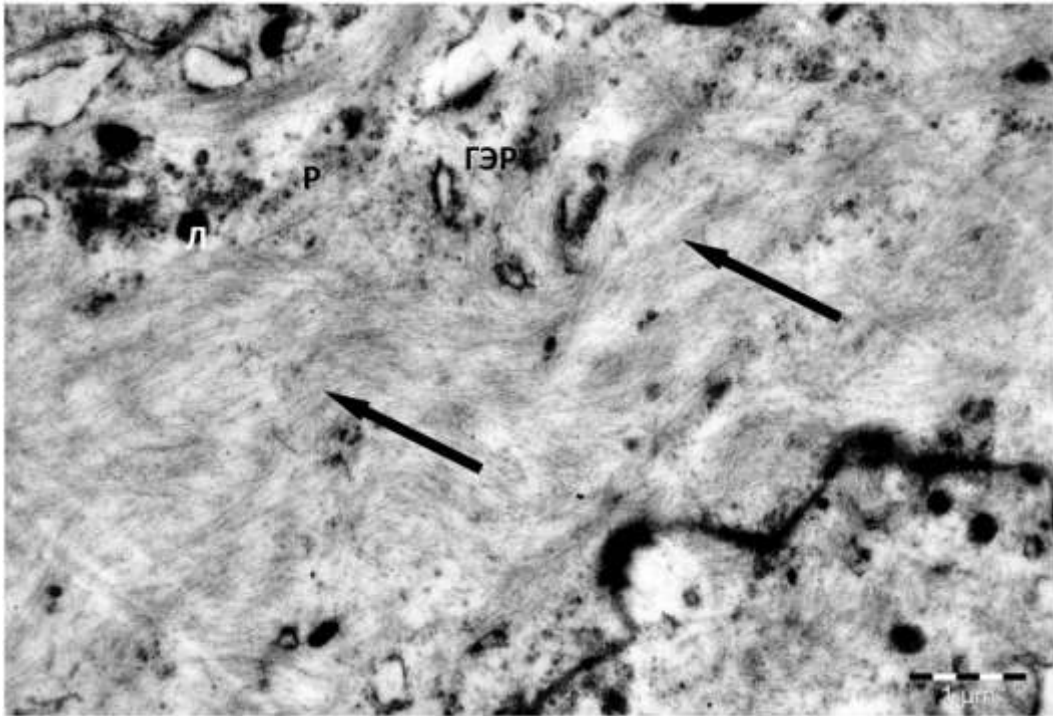


Рисунок 101 – Ультраструктура цитоплазмы эпителиоцита сосудистого тела бокового желудочка мозга в период функциональной активности. Электронная микрофотография:
ГЭР – гранулярный эндоплазматический ретикулум; Р – рибосомы; Л – лизосомы;
 ↑ – сократительные микрофиламенты

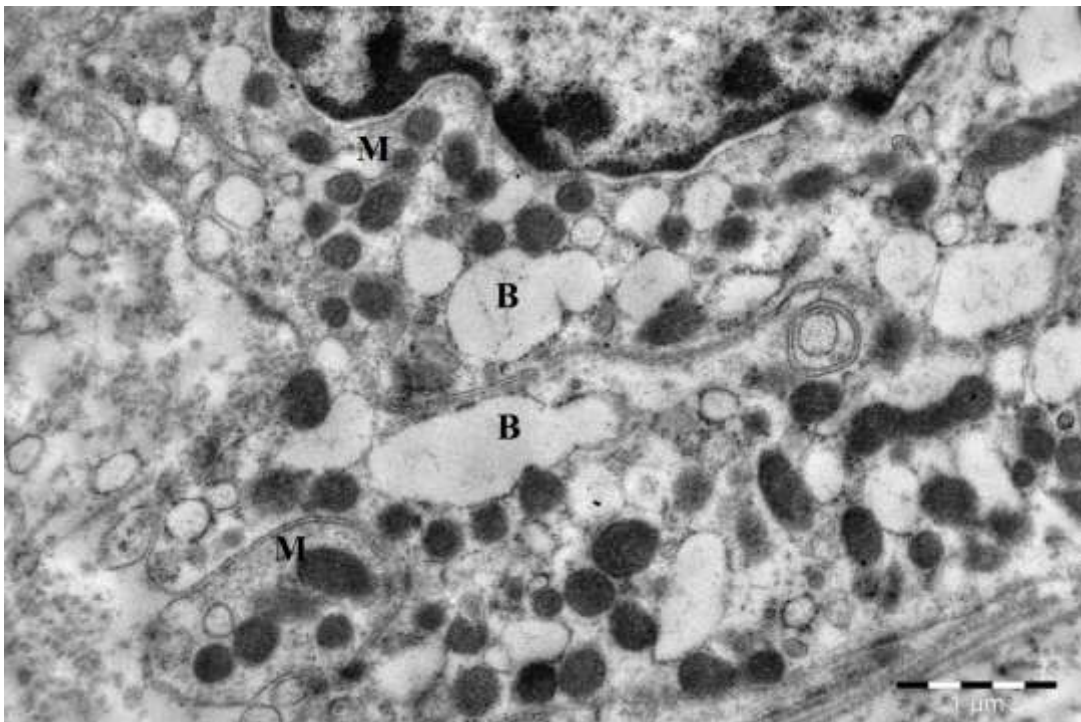


Рисунок 102 – Ультраструктура базальной части эпителиоцита сосудистого тела бокового желудочка мозга в период функциональной активности. Электронная микрофотография:
В – вакуоли; М – митохондрии.

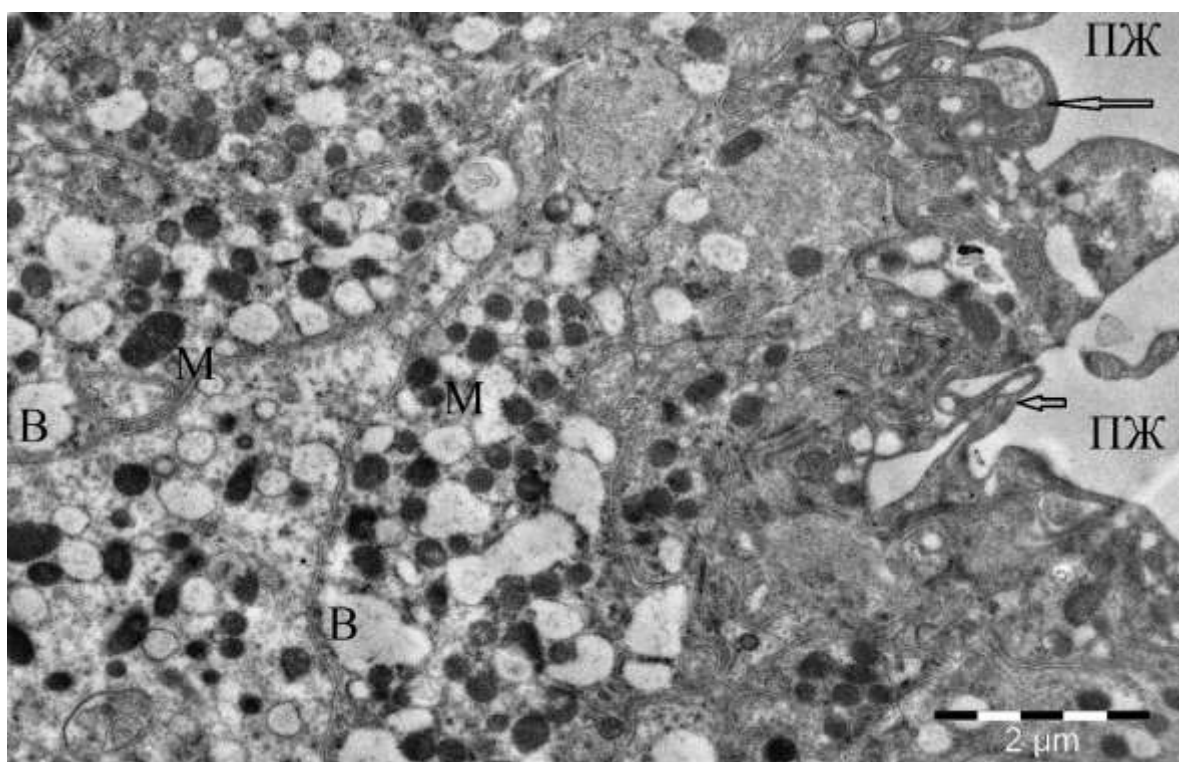


Рисунок 103 – Ультраструктура эпителиоцитов сосудистого тела бокового желудочка мозга в период функциональной активности.

Электронная микрофотография:

М – митохондрии; В – вакуоли; ПЖ – просвет желудочка мозга; ↑ – лабиринты из микроворсинок.

В отдельных эпителиальных клетках встречаются единичные гипертрофированные пластинчатые комплексы Гольджи с большим количеством пузырьков, свидетельствующих о функциональной активности (рисунок 100). Для апикальной части клетки и для цитоплазматических выростов, образующих микроворсинки, характерно большое количество тончайших сократительных актиновых микрофиламентов, густо заполняющих цитоплазматический матрикс (рисунок 101).

На электронно-микроскопическом уровне нами были отмечены изменения в эпителиальных клетках, покрывающих наружную поверхность сосудистого тела в период их функциональной активности. В их цитоплазме или на внутренних клеточных мембранах мы не нашли признаков пиноцитоза. При этом цитоплазма базальной части клетки содержала большое количество пузырьков и везикул разных размеров. Так же, в этой части цитоплазмы обращало на себя внимание расширение

каналов гранулярного эндоплазматического ретикулума и превращение их в вакуоли, содержащие хлопьевидное вещество при большом скоплении митохондрий с темным матриксом, то есть с большой затратой энергии (рисунок 102). В период функциональной активности апикальная часть цитоплазмы данных клеток также становится электроноплотной, а микроворсинки сплетаются, формируя лабиринтообразные структуры. В составе последних вероятно содержится выработанный клетками ликвор (рисунок 103).

Таким образом, проанализировав ультраструктурную организацию сосудистых тел желудочков мозга, мы пришли к выводу, что к структурам, образующим гематоликворный барьер у животных, относятся: капилляр висцерального типа с фенестрированными эндотелиоцитами, его непрерывная базальная мембрана, соединительнотканые элементы толщи ворсинки сосудистого тела, кубический эпителий и его непрерывная базальная мембрана.

3. ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Основная цель проводимого нами исследования заключалась в изучении особенностей морфологии и васкуляризации головного мозга птицы на примере курицы домашней, домашних млекопитающих и их диких сородичей, обитающих в естественном биоценозе, на примере кролика домашнего, лошади домашней, свиньи домашней, быка домашнего, козы домашней, овцы домашней, собаки домашней, кошки домашней, а также рыси евразийской и кабана центральноевропейского. Кроме того, перед нами стояли задачи: изучить особенности строения системы полостей головного мозга данных животных; установить закономерности гистоструктуры и ультраструктуры сосудистых тел желудочков головного мозга; установить закономерности ультраструктурной организации гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров у животных.

Нами было установлено, что в строении головного мозга курицы домашней прослеживается ряд принципиальных отличий, свойственных для птиц и не имеющих места у млекопитающих. Так наибольшего развития из всех его отделов получает передний мозг. В результате этого головной мозг получает округлую форму при небольшой длине. Данную особенность формы головного мозга птиц отмечает в своей работе Савельев, С. В. (2005).

В основе полушарий большого мозга птицы лежат мощные базальные ганглии, при этом его крыша развита слабо. Таким образом, мы согласны с мнениями Андреевой, Н. Г., Обухова, Д. К. (1999), Обухова, Д. К. (1999), Воронова, Л. Н. (2003), Rehkamper, G. et al. (2001), указывающим на то, что у птиц сохраняется зауропсидный тип строения головного мозга.

Установленная нами средняя масса головного мозга у домашней курицы, равная $3,12 \pm 0,31$, совпадает с данными Вракина, В. Ф., Сидоровой, М. В. (1984), Гудина, В. А., Лысова, В. Ф., Максимова, В. И. (2010), которые указывают что у кур масса головного мозга колеблется в пределах 3-4 г. Однако его относительная масса у изученных нами домашних кур, при их средней массе тела $1976,38 \pm 123,44$ г, составляет 0,16%, что не совпадает с мнением Ландышевой, А. Ю. и Алексева, В. В.

(2016), которые указывают на то, что величина данного показателя у птиц колеблется в пределах от 0,20 до 5,00%.

Интересным фактом является то, что размер головного мозга изученных нами кур коррелирует с размерами черепной полости и полностью ее заполняет. На данную особенность, свойственную курообразным, указывают Галитовская, Н. В. и Гольдштейн, О. С., (2015).

Нами было установлено, что на долю ромбовидного мозга у курицы домашней, при его средней массе $0,98 \pm 0,08$ г, приходится в среднем 31,41% от общей массы головного мозга. Данный показатель вписывается в интервал 29,26-32,95%, который свойственен для данного соотношения у домашних птиц, по мнению Сусленко, С. А. (2009). Также он близок к данным, полученным Галитовской, Н. В., Гольдштейн, О. С. (2015), которые указывают на то, что у домашних курицы и индейки на массу ромбовидного мозга приходится 31,70% от общей массы головного мозга.

Нами было отмечено отсутствие у домашней курицы мозгового моста. Таким образом, задний мозг у данного вида животных представлен одним мозжечком. Продолговатый мозг курицы домашней широкий и сильно выступает вентрально. На границе со спинным мозгом он слабо изгибается рострально. Данную особенность строения продолговатого мозга у птиц отмечает в своей работе Сусленко, С. А. (2009). По нашему мнению, наличие данных изгибов продолговатого мозга у курицы домашней обусловлено его скелетотопией и подвижностью головы.

В составе мозжечка у курицы домашней можно выделить хорошо развитый червячок, изрезанный поперечными бороздами на десять долей. На подобное подразделение червячка у птиц указывают Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К. (1999). Его передний конец соприкасается с полушариями конечного мозга. По бокам от червячка лежат слабо развитые боковые доли – клочки. На наличие последних в своей работе указывают Рамер, А., Парсонс, Т. (1992).

В составе большого мозга можно выделить конечный, промежуточный и средний мозг. Нами было установлено, что на его долю у курицы домашней, при

его средней массе $2,13 \pm 0,21$ г, в среднем приходится 68,27% от массы головного мозга. Это совпадает с данными Галитовской, Н. В., Гольдштейн, О. С. (2015), которые указывают, что на долю большого мозга у домашних курицы и индейки приходится 68,30% от массы мозга.

В составе среднего мозга у курицы домашней различимы крупное двуххолмие и широкая полость мозгового водопровода. Двуххолмие представлено крупными зрительными холмами, при этом слуховые холмы анатомически не развиты. Зрительные холмы в виду сильного развития смещаются за пределы полушарий и хорошо видны. На схожее строение последних у курообразных указывают в своих работах Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С. (2015) и Сусленко, С. А. (2009).

Нами было установлено, что промежуточный мозг домашней курицы характеризуется отсутствием сосцевидных тел и наличием небольших зрительных бугров, между которыми располагается щелевидная полость – третий мозговой желудочек. Воронка, гипофиз и эпифиз развиты хорошо. На слабое развитие зрительных бугров у птиц указывают Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К. (1999), а на отсутствие сосцевидных тел ссылаются Зеленецкий, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В. (2005).

В составе конечного мозга у птицы можно выделить полушария, обонятельный мозг, полосатые тела и базальные ганглии, а также слабо развитые боковые желудочки. Полушария разделены срединной продольной щелью. Они сдавлены спереди и имеют каплевидную форму. Схожую форму полушарий конечного мозга в своей работе описывает Сусленко, С. А. (2009). По нашему мнению, данная форма полушарий конечного мозга у птиц возникла в процессе эволюции в связи с их деформацией в результате компрессионного воздействия крупных глазных яблок.

Поверхность полушарий конечного мозга домашней курицы по нашим данным фактически гладкая. Напротив, Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С., (2015) указывают на наличие у домашних кур слабых борозд, разграничивающих доли полушарий.

Однако на поверхности полушарий конечного у курицы домашней можно различить одну пологую борозду – *valescula* – следующую вдоль их латерального края. Наличие последней у птиц описывают Константинов, Л. В., Обухов, Д. К. (1999).

Также можно отметить у домашней курицы отсутствие мозолистого тела. На его отсутствия у птиц ссылаются Сусленко, С. А., (2009), Гудин, В. А., Лысов, В. Ф., Максимов, В. И. (2010), Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В. (2010). Предположительно отсутствием мозолистого тела у домашней курицы и остальных видов птиц мы объясняем отсутствие у данного класса животных новой коры в составе плаща.

Обонятельные луковицы у домашней курицы по сравнению с млекопитающими малы и тесно примыкают к полушариям. Помимо этого, обонятельные тракты и грушевидные доли выражены очень слабо, так как практически не отделены от остальных частей конечного мозга. Слабое развитие структур обонятельного мозга у домашней курицы и остальных видов птиц объясняет слабое развитие обоняния у данного класса животных. На последнее обстоятельство указывает Савельев, С. В. (2005). Также, по нашему мнению, слабое развитие обоняния у птиц может быть причиной слабого развития коры полушарий конечного мозга.

Нами было установлено что, основными источниками артериального кровоснабжения головного мозга у домашней курицы являются внутренняя сонная и позвоночная артерии. По аналогии с млекопитающими донные источники образуют каротидный и вертебробазилярный бассейны. На участие данных источников в кровоснабжении головного мозга птицы указывают Турганбаева, А. С., Беличенко, В. М., Шошенко, К. А. (2011).

Внутренняя сонная артерия, проникнув в полость черепа, получает название мозговой сонной артерии. Обе мозговые сонные артерии на базальной поверхности головного мозга у курицы домашней не образуют артериального кольца, свойственного млекопитающим. Однако они образуют межкаротидный анастомоз, который имеет вид буквы Н. Данный анастомоз образуется за счет толстой соедини-

тельной ветви между мозговыми сонными артериями, расположенной за гипофизом. Наличие этого анастомоза у кур кросса белый ломан описано нами впервые.

Напротив, зарубежные авторы (Arad Z., Midtgard U., Bernstein M. H., 1987; Carvalho, A. D. and Campos, R. A., 2011; Ozudogru, Z., Balkaya, H. and Ozdemir, D., 2016) указывают, что данный анастомоз имеет X-образную форму и образуется путем бокового слияния мозговых сонных артерий.

Левая мозговая сонная артерия у курицы домашней делится на левую роstralную и левую заднюю мозговые артерии. Правая мозговая сонная артерия дает начало правой роstralной мозговой артерии и вентральной артерии покрывки среднего мозга. Таким образом, у курицы домашней имеется только одна левая задняя мозговая артерия. Подобный ход и ветвление мозговых сонных артерий у птиц описывает в своей работе Сусленко, С. А. (2009).

Позвоночная артерия у курицы домашней, достигнув атланта, отдает медиальную ветвь, которая проникает через поперечное отверстие атланта в позвоночный канал, где участвует в образовании вентральной спинномозговой артерии. Последняя проникает в мозговую полость через затылочное отверстие, где соединяется с каудальной мозговой артерией через базилярную артерию путем прямого артериального анастомоза типа «конец в конец». Базилярная артерия следует в составе продольной срединной борозды продолговатого мозга. Она участвует, в основном, в кровоснабжении ромбовидного мозга, отдавая множественные мелкие ветви продолговатому мозгу, а также роstralные и каудальные артерии мозжечка. Эти закономерности строения кровеносной системы головного мозга у изучаемого кросса кур отмечены нами впервые.

Таким образом, ткани головного мозга у курицы домашней получают артериальную кровь непосредственно от ветвей мозговых сонных и базилярной артерий. Сопоставив диаметр просвета данных сосудов, мы пришли к выводу, что они в разной степени принимают участие в кровоснабжении головного мозга у данного вида животных.

Так, у курицы домашней, в среднем на долю мозговых сонных артерий приходится 84,47%, а на долю базилярных артерий – 15,53% от общего объема артериальной крови, поступающей в головной мозг. Приведенные морфометрические данные характеризуют степень участия в кровоснабжении головного мозга курицы домашней вертебробазилярного и каротидного бассейнов и установлены нами впервые.

Установлено, что мозговые сонные и базилярная артерии курицы домашней представляют собой артерии мышечного типа. В отличие от аналогичных артерий млекопитающих, у курицы домашней все оболочки стенки данных сосудов характеризуются слабым развитием. По нашему мнению, мозговые сонные и базилярная артерия у курицы домашней, как у представителя класса птиц, представлены артериями мышечного типа не случайно. Артерии данного типа за счет превалирующего развития гладкомышечных волокон в составе интимы способны создавать сопротивление движущемуся потоку крови, а также регулировать поступление крови к органам. На данную особенность функционирования сосудов мышечного типа указывают Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж. (2009). У птицы существует острая необходимость в частых изменениях гемодинамики в органах и в особенности в головном мозге. Эта необходимость у них возникает в связи с тем, что в момент полета частота сердечных сокращений у данного класса животных увеличивается в 2,5 и более раз. Подобные изменения пульсовой волны у птиц во время полета описаны в работе Кескпайк, Ю., Лехт Р., Хрома П. (2012). Таким образом, по нашему мнению, наличие у мозговых сонных и базилярной артерий птиц признаков свойственных артериям мышечного типа можно считать адаптогенным приспособлением к полету в связи с этологией и экологией данного класса животных.

В результате проведенного исследования мы пришли к выводу, что головной мозг млекопитающих получает большее развитие чем у какой-либо другой таксономической группы животных. В частности, это относится к птицам. Схожее мнение в своих работах высказывают Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К. (1999), Савельев, С. В. (2005).

Эволюционное развитие головного мозга млекопитающих шло по пути увеличения относительной площади коры полушарий конечного мозга за счет развития складчатости плаща и своеобразном «наползании» его на все остальные отделы головного мозга.

При этом не остался в стороне и ромбовидный мозг. Так, у изученных нами млекопитающих, в отличие от курицы домашней, в составе мозжечка на смену клочкам появляются сильно развитые полушария. Так же, отдельно можно отметить наличие у млекопитающих мозгового моста, отсутствующего у птиц.

Таблица 9 – Степень развития головного мозга и интеллекта животных в соответствии с значениями их индексов церебрализации и энцефализации

Изучаемое животное	Индекс церебрализации	Изучаемое животное	Коэффициент энцефализации
Курица домашняя	0,005	Курица домашняя	0,166
Кролик домашний	0,018	Кролик домашний	0,261
Свинья домашняя	0,096	Свинья домашняя	0,369
Кошка домашняя	0,128	Кабан центральноевропейский	0,436
Кабан центральноевропейский	0,131	Рысь евразийская	0,545
Овца домашняя	0,249	Бык домашний	0,620
Собаки средних пород	0,296	Овца домашняя	0,691
Собаки малых пород	0,305	Лошадь домашняя	0,717
Собаки крупных пород	0,351	Кошка домашняя	0,757
Коза домашняя	0,353	Коза домашняя	0,824
Бык домашний	0,420	Собаки крупных пород	0,907
Рысь евразийская	0,491	Собаки средних пород	0,910
Лошадь домашняя	0,551	Собаки малых пород	1,029

Более сильное развитие мозжечка у млекопитающих по сравнению с птицами вероятно связано с их наземным образом жизни, который подразумевает наличие хорошей координации движений и постоянного контроля за центром тяжести тела, что необходимо для приспособления к более агрессивной и сложной среде обитания.

Интересным фактом, отмеченным нами в процессе изучения морфологии головного мозга у исследованных млекопитающих, является половой диморфизм, касающийся его массы. Так, у самцов, в пределах одного вида, головной мозг был несколько тяжелее чем у самок. Однако данные различия являлись статистически недостоверными, поэтому мы сочли возможным не приводить их в своей работе. Наличие данного диморфизма у животных отмечают в своих работах Савельев, С. В. (2005) и Vyagnet, O., Onyeanusì, S. R., and Ibrahim, N. D. G. (2009).

Нами было установлено что масса головного мозга свиньи домашней несколько меньше массы головного мозга кабана. На уменьшение массы головного мозга у домашних животных в процессе их domestikации по сравнению с их дикими сородичами указывает Clutton-Brock J., 1997, 1999.

В соответствии со значениями индекса церебрализации, характеризующего степень развития головного мозга, и коэффициента энцефализации, характеризующего степень развития интеллекта, изученных нами животных можно выстроить в два ряда, отраженных в таблице 9.

Из таблицы видно, что оба ряда не совпадают друг с другом. Таким образом, можно сделать вывод, что не у всех животных степень развития интеллекта зависит от степени развития головного мозга. Однако возможно данная закономерность имеет место в классе птиц и у лиссэнцефальных млекопитающих.

По мнению Савельев, С. В. (2005) масса мозга по отношению к единице массы тела уменьшается в соответствии с увеличением размеров животного. Однако, как видно из таблицы 10, не у всех изученных нами животных прослеживается данная закономерность.

Таким образом, мы не совсем согласны с данным заключением Савельев, С. В., и считаем, что данная закономерность прослеживается не у всех животных, а только в пределах таксономических групп.

Таблица 10 – Степень отношения массы мозга (г) к единице массы тела (г) у изученных животных

Изучаемое животное	Масса мозга (г)	Масса тела (г)	Отношение массы головного мозга к массе тела
Свинья домашняя	108,36±10,72	122327,56±7356,34	1/1129
Бык домашний	438,69±42,76	458367,57±27483,68	1/1045
Кабан центральноевропейский	123,51±11,96	116236,44±6978,59	1/941
Лошадь домашняя	488,36±46,79	432659,36±29423,46	1/886
Курица домашняя	3,12±0,31	1976,38±123,44	1/633
Кролик домашний	10,85±1,07	6523,56±436,24	1/600
Овца домашняя	110,87±10,98	49365,47±2974,66	1/445
Коза домашняя	131,12±12,87	48769,37±2964,77	1/371
Собаки крупных пород	118,12±11,77	39732,63±2381,69	1/336
Собаки средних пород	82,31±8,09	22863,21±1379,78	1/278
Рысь евразийская	98,26±9,36	19637,23±1825,11	1/200
Кошка домашняя	22,37±2,13	3894,82±371,73	1/174
Собаки малых пород	50,16±4,97	8261,28±483,66	1/164

Полушария большого мозга кролика домашнего имеют относительно небольшие размеры. В передней части они сильно сужены и заострены. Обонятельные луковицы имеют значительный объем. Мозговой мост выражен нечетко. Мозжечок не имеет компактной формы, уплощен спереди назад и несет относительно небольшие полушария. Головной мозг у данного представителя зайцеобразных сохранил множество архаических черт в своем строении, однако он устроен в соответствии с общим планом строения головного мозга млекопитающих. В первую очередь архаичность его развития связана со слабым развитием коры полушарий конечного мозга. Последнее обстоятельство подтверждается наличием на поверхности плаща малого числа борозд и, как следствие этого, отсутствие извилин. Таким образом, кролика домашнего можно отнести к лиссэнцефальным животным.

Однако у кролика на латероventральной поверхности полушария различима базальная пограничная борозда, состоящая из роstrальной и каудальной частей. Границей между ними служит короткая Сильвиева борозда, следующая дорсально.

Наличие базальной пограничной и Сильвиевой борозд мы наблюдали у остальных изученных нами млекопитающих. Это обстоятельство дает возможность сделать вывод, что данные борозды являются постоянными для данного класса животных.

Головной мозг лошади домашней сравнительно длинный и более сжат с боков чем у жвачных животных. Полушария большого мозга в меньшей степени надвигаются на мозжечок, чем у жвачных. Из всех изученных животных поверхность полушарий большого мозга лошади обладает самым сложным рисунком. Данный рисунок образован множеством змеевидно и угловато идущих, многократно делящихся борозд. К последним можно отнести Сильвиеву, эктосильвиеву, надсильвиеву, эктомаргинальную, эктолатеральную и пресильвиеву борозды.

У представителей семейства свиней головной мозг характеризуется сильным развитием обонятельных трактов. Извилины на поверхности полушарий конечного мозга у свиней выражены менее четко, чем у хищных. Головной мозг имеет характерный изгиб, направленный дорсально. У свињи домашней ход и ветвление борозд на поверхности полушарий большого мозга схож со жвачными и идентичен с кабаном центральноевропейским. К ним можно отнести Сильвиеву, эктосильвиеву, надсильвиеву, эктомаргинальную и латеральную борозды. При этом Сильвиева борозда у свиней, в отличие от жвачных, не разделяется на ветви, а следует дорсально. В ее глубине заметен островок Рейля. Также, в отличие от лошади, у представителей рода свиней наблюдается отсутствие пресильвиевой борозды.

У домашних жвачных, в отличие от остальных, изученных нами млекопитающих, большой мозг сравнительно короткий, широкий и высокий. Его полушария спереди сужены, а сзади значительно расширены. В результате такого строения он приобретает форму, близкую к грушевидной. Однако, напротив Савельев, С. В.,

(2005) утверждает, что в процессе эволюции у млекопитающих наблюдается увеличение полушарий в ростокаудальном направлении, а не в латеролатеральном. Полушария большого мозга у жвачных в большей степени надвигаются на мозжечок, чем у лошади. На их поверхности располагаются те же борозды, что и у представителей семейства свиней. Однако у жвачных имеется пресильвиева борозда, характерная для лошади домашней и кошки домашней.

У собаки домашней форма головного мозга зависит от формы черепа, характерной для каждой породы. Она может быть грушевидной или более округлой. Большая часть мозжечка прикрыта полушариями большого мозга. На дорсолатеральной поверхности полушарий большого мозга собаки можно различить борозды и извилины свойственные для лошади домашней, а также представителей семейства свиней и подотряда жвачных: Сильвиеву, эктосильвиеву, надсильвиеву и эктомаргинальную борозды. Латеральная борозда, в отличие от вышеперечисленных животных, у собаки домашней отсутствует, а Сильвиева борозда идет дорсально и не разветвляется. Также у собаки наблюдается отсутствие пресильвиевой борозды, свойственной лошади домашней, кошке домашней и жвачным. Помимо этого, у собаки на дорсолатеральной поверхности плаща имеются крестовидная, петлевидная и венечная борозды, не свойственные лошади домашней, а также представителей семейства свиней и подотряда жвачных.

Рисунок борозд поверхности полушария большого мозга кошки домашней и рыси евразийской схож с собакой домашней. Однако в отличие от собаки домашней, у кошачьих имеется пресильвиева борозда, характерная для лошади домашней и жвачных. Так же у кошки домашней эктосильвиева борозда не полная и состоит из краниальной и каудальной частей. За счет отсутствия средней части у кошки домашней она не замыкается дорсально. У рыси евразийской эктосильвиева борозда полная и включает в своем составе все три части.

Таким образом, у всех изученных нами млекопитающих, можно отметить на поверхности полушарий большого мозга наличие Сильвиевой борозды. То есть данная борозда является для них постоянной. На ее постоянство у млекопитающих

также указывают Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К. (1999), Курбанова, М. М. (2000), Климов, А. Ф., Акаевский, А. И. (2003).

Помимо этого, у всех изученных нами млекопитающих, кроме кролика, можно отметить наличие эктосильвиевой, надсильвиевой и эктомаргинальной борозд. Данное обстоятельство дает возможность предположить, что они являются постоянными бороздами дорсолатеральной поверхности полушарий большого мозга для гуреэнцефальных млекопитающих.

У кролика домашнего на медиальной поверхности полушария располагаются борозда мозолистого тела и слабо развитая поясная борозда. У данного вида млекопитающих, а также у лошади домашней, свиней и жвачных в составе поясной борозды можно различить борозду колена и борозду валика. У собаки домашней данные борозды разобщены, поэтому поясная борозда у данного вида представлена только бороздой валика. У кошки домашней и рыси евразийской в составе поясной борозды можно также выделить только борозду валика, так как борозда колена у них отсутствует. Таким образом, мы наблюдали наличие у всех изученных млекопитающих на медиальной поверхности полушария борозды мозолистого тела и поясной борозды в разной степени их развития. В связи с этим мы считаем, что данные борозды медиальной поверхности полушария большого мозга являются постоянными для млекопитающих. Также постоянство поясной борозды у млекопитающих отмечают Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К. (1999), Курбанова, М. М. (2000), Климов, А. Ф., Акаевский, А. И. (2003).

Помимо вышеперечисленных борозд у всех изученных животных, кроме кролика, мы наблюдали наличие эктогенуальной, энтосплениальной и затылочно-височной борозд. В связи с этим мы считаем, что данные борозды медиальной поверхности полушария большого мозга являются постоянными для гуреэнцефальных млекопитающих.

Помимо данных борозд у собаки мы наблюдали наличие энтогенуальной борозды, расположенной между бороздой колена и эктогенуальной бороздой. Так же

у кошачьих мы наблюдали сильное развитие борозды мозолистого тела. Ее ростральная часть следует по вентрокраниальному краю полушария, отграничивая обонятельные тракты и луковицу. По нашему мнению, наличие данных структур и степень их выраженности связана с сильным развитием обонятельного мозга у хищных.

Также у собаки домашней и кошачьих нами отмечено наличие крестовидной, петлевидной и венечной борозд, несвойственных остальным видам изученных нами млекопитающих. Таким образом мы склонны считать, что данные борозды являются постоянными для хищных.

Проанализировав наличие, ход и расположение борозд на поверхности полушарий конечного мозга, мы пришли к выводу что каждому из отрядов, изученных нами млекопитающих, характерна особая схема их расположения. При этом данная схема более отчетливо выражена у мелких видов животных по сравнению с более сложной схемой, характерной для более крупных видов. Усложнение рисунка борозд полушарий большого мозга у различных видов млекопитающих связано с увеличением поверхности их коры, что, по-видимому, связано с увеличением массы тела.

Таким образом, глубина и рисунок борозд на поверхности полушарий конечного мозга у млекопитающих крайне изменчивы и зависят от уровня организации животных. На данное обстоятельство в своей работе указывает Ленченко, Е. М. (2009). В свою очередь по данным Андреевой, Н. Г. и Обухова, Д. К. (1999) у животных наблюдаются весомые различия в рисунке борозд как на индивидуальном уровне, так и на уровне отрядов, семейств, родов и видов.

В процессе исследования мы наблюдали симметричность расположения описанных выше борозд на поверхностях правого и левого полушарий у исследуемых нами животных. На наличие симметрии структурных элементов в составе полушарий указывает Ленченко, Е. М. (2009).

Кровоснабжение головного мозга у изученных млекопитающих осуществляется за счет крови поступающей из двух относительно самостоятельных бассейнов – каротидного и вертебробазилярного.

При этом, у различных видов животных данные системы получают неодинаковое развитие, но имеют одинаковое происхождение. Так, каротидный бассейн образуется за счет системы сонных артерий, а вертебробазилярный за счет позвоночных артерий.

У кролика домашнего, лошади домашней, собаки домашней и кошки домашней из каротидного бассейна берут начало внутренние сонные артерии, а из вертебробазилярного бассейна базилярная артерия.

У парнокопытных и рыси евразийской сосуды каротидного бассейна принимают участие в образовании чудесных артериальных сетей основания головного мозга.

По расположению данные сети являются интродуральными, а не эпидуральными, как это указывается в литературе (Шевченко, Б. П., 2008; Малофеев, Ю. М., Бассауэр, Г. М., 2012). То есть они располагаются между двумя листками твердой оболочки головного мозга в составе циркулярного венозного синуса.

Суммарный диаметр просвета сосудов, образующих чудесную артериальную сеть основания головного мозга у изученных животных, в значительной степени превышает суммарный диаметр выходящих из них мозговых сонных артерий. Данное обстоятельство обуславливает увеличение скорости тока крови на выходе из сети, то есть в системе, образованной мозговыми сонными артериями. Сопоставив суммарный диаметр сосудов, образующих сеть и сосудов из нее выходящих можно прийти к выводу, что за счет наличия данных сосудистых структур скорость кровотока в мозговых сонных артерий у быка домашнего может увеличиваться в 3,86 раза, у свиньи домашней в 1,51 раза, у кабана 1,46 раза, у овцы домашней 2,82 раза, у козы домашней в 3,79 раза, у рыси евразийской 2,98.

За счет значительной густоты расположения сосудов, образующих чудесные сети, а также индекса ветвления приносящих сосудов, превышающего единицу,

скорость кровотока в самих сетях снижается. Данное обстоятельство обуславливает гашение систолической волны. Помимо этого, учитывая то обстоятельство, что кровь к головному мозгу поступает по нескольким путям, имеющим разный диаметр просвета и впадающих в сеть, за счет ее наличия осуществляется постоянный и равномерный приток крови к тканям мозга.

За счет снижения скорости крови в сосудах сети увеличивается время, необходимое для теплообмена. Последний проходит между имеющей большую температуру артериальной кровью, поступающей в мозг, и венозной кровью циркулярного синуса с меньшей температурой, омывающей сосуды сети. При этом за счет сильного ветвления сосудов, образующих сети, увеличивается площадь соприкосновения их стенок с венозной кровью. Последнее обстоятельство объясняет тот факт, что адвентиция сосудов, образующих чудесные артериальные сети, снаружи покрыта эндотелием.

Таким образом, по нашему мнению, основными функциями чудесной артериальной сети основания головного мозга являются – гемодинамическая и терморегулирующая. В связи с этим мы согласны с Шевченко, Б. П. (2008), который указывает, что благодаря данным сетям на базальной поверхности мозга образуется биологический теплообменник.

В некоторых случаях мы наблюдали отхождения от чудесной артериальной сети основания головного мозга артериальных ветвей, следующих в сторону гипофиза. Данное обстоятельство позволяет нам предположить, что сосуды, входящие в состав сети помимо гемодинамической и терморегулирующей функции являются транспортными путями для его гормонов.

Нами установлено, что артерии непосредственно образующие чудесные сети у изученных животных, относятся к сосудам мышечного типа. По нашему мнению, за счет преобладания в составе их средней оболочке гладких миоцитов, данные сосуды способны регулировать кровоток при различных физиологических нагрузках. Об этой функции артерий мышечного типа в своей работе упоминает Данилов, Р. К., (2006).

Чудесные артериальные сети основания головного мозга дают начало мозговым сонным артериям. Нами было установлено, что у изученных животных мозговая сонная артерия по типу своего строения относится к сосудам смешенного типа. Благодаря такому строению данная артерия обладает высокими эластическими свойствами и способна к сильному сокращению, участвуя тем самым в регуляции кровотока. Данные свойства артерий эластического типа в своих работах описывают Данилов, Р. К. (2006) и Ленченко, Е. М. (2009).

Нами установлено, что мозговые сонные артерии у парнокопытных и рыси евразийской имеют аналогичный ход и ветвление с внутренними сонными артериями лошади, собаки и кошки, то есть подразделяются на базальной поверхности мозга на ростральный и каудальные соединительные артерии, образующие артериальный анастомоз основания головного мозга (Виллизиев круг). Подобное ветвление мозговых сонных артерий у жвачных описывают – Шевченко, Б. П. (2008), Мануйлов, Э. А. (2011), Малофеев, Ю. М., Бассауэр, Г. М. (2012), Ding, Y., Shao, B., Wang, J., (2007), Ashwini, C. A., Shubha, R. and Jayanthi, K. S. (2008), Kieltyka-Kurc, A., Frąckowiak, H., Zdun, M., Nabzdyk, M., Kowalczyk, K., Tołkacz, M. (2014). Так же по литературным данным схожая схема ветвления мозговых сонных артерий характерна и для свиньи домашней (Ashwini, C. A., Shubha, R. and Jayanthi, K. S., 2008).

В результате проведенного нами исследования установлено, что наиболее примитивно устроенные чудесные артериальные сети характерны для овцы домашней, свиньи домашней и кабана центральноевропеского.

Исходя из числа источников образования чудесной артериальной сети основания головного мозга, наиболее примитивной сетью обладает овца домашняя. Данное сосудистое образование у нее представлено ростральной чудесной артериальной сетью. В ее формировании принимают участие только ростральные и аборальные ветви верхнечелюстной артерии, имеющие каротидное происхождение. На участие данных ветвей в образовании чудесной артериальной сети у жвачных указывают Мануйлов, Э. А. (2001), Яблоньски, Р. (2011).

У свиньи домашней и кабана центральноевропейского чудесные артериальные сети основания головного мозга представлены аборальными сетями. В образовании последних, в отличие от овцы, принимают участие внутренние сонные и мышцелковые артерии, а также ветви, отходящие от верхнечелюстных артерий. При этом внутренние сонные артерии у представителей рода свиней сохраняются на протяжении всей жизни. Вне черепной полости они делятся на несколько ветвей, образуя внечерепные части сети. Данные ветви следуют в полость черепа через разорванные отверстия и вливаются во внутрочерепную часть чудесной сети, около впадения в нее мышцелковой артерии, берущей начало от наружной сонной артерии. При этом позвоночная артерия у свиньи не участвует в кровоснабжении головного мозга, так как по выходу из поперечного канала через поперечное отверстие третьего шейного позвонка она разветвляется на многочисленные ветви, питающие мышцы шеи, а также отдает спинномозговые ветви первым сегментам спинного мозга. Таким образом, аборальная чудесная артериальная сеть у свиньи домашней и у кабана центральноевропейского образуется артериальными ветвями, берущими начало только из каротидного бассейна.

Помимо овцы домашней, свиньи домашней и кабана чудесная артериальная сеть основания головного мозга полностью формируется из каротидного бассейна и у рыси евразийской. Так, в образовании рostrальной чудесной сети у данного вида животных принимают участие рostrальные ветви верхнечелюстной артерии. Аборальная чудесная сеть формируется за счет аборальных ветвей верхнечелюстных артерий и за счет внутренних сонных артерий. Таким образом, все сосуды, формирующие чудесную артериальную сеть основания головного мозга у рыси евразийской, являются ветвями общих сонных артерий, то есть имеют каротидное происхождение.

Таким образом, у овцы, свиньи домашней, кабана центральноевропейского и рыси евразийской чудесная артериальная сеть основания головного мозга полностью формируется из каротидного бассейна.

Базиллярная артерия у овцы домашней, свиньи домашней и кабана центрально-европейского образуется за счет слияния медиальных ветвей затылочных артерий, берущих начало от общих сонных артерий. То есть, базиллярная артерия у данных животных питает ромбовидный мозг кровью, поступающей из каротидного бассейна. Таким образом, головной мозг у овцы домашней, свиньи домашней и у кабана получает кровь исключительно из каротидного бассейна кровоснабжения. Данное обстоятельство противоречит мнению многих отечественных и зарубежных авторов (Речкалов, А. А., 2006; Елубаева, А. М., Курманбаева, М. Ж., Тулекукенова, Г. К., 2011; Иванов, Д. В., Доль, А. В., Павлова, О. Е., Аристамбекова, А. В., 2013; Puchades-Orts, A., Nombella-Gomez, M., Ortuno-Pacheco, G., 1981; Hillen, B., 1991; Ocal, M.K., Ozer M.K., 1992; Majewska-Michalska, E., 1998; Ashwini, C. A., Shubha, R. and Jayanthi, K. S., 2008; Aydin, A., 2008; Aydin, A., Ozkan, Z. E., Yilmaz, S., Igun, R., 2009).

Базиллярная артерия у рыси евразийской образуется путем слияния медиальных ветвей позвоночных артерий. То есть, текущая по ней кровь, питающая преимущественно ткани ромбовидного мозга, имеет вертебробазиллярное происхождение. При этом большой мозг получает артериальную кровь по мозговой сонной артерии преимущественно из каротидного бассейна. Сопоставив друг с другом диаметры просвета источников, принимающих участие в кровоснабжении головного мозга рыси евразийской, имеющих каротидное и вертебробазиллярное происхождение, мы пришли к выводу, что у данного вида животных на долю каротидной системы приходится 74,30%, а на долю вертебробазиллярной – 25,70% от общего объема крови, поступающей в головной мозг.

Интересным фактом является то, что на ряду со свиньей домашней и кабаном у козы домашней, в отличие от остальных изученных нами парнокопытных, мы не наблюдали возрастной редукции внутренней сонной артерии. У козы домашней внутренняя сонная артерия сохраняется на протяжении всей жизни. Также на возможность неполной редукции внутренней сонной у парнокопытных указывают Малофеев, Ю. М., Бассауэр, Г. М., (2012), Выдрин, М. И., Зеленецкий, Н. В. (2012).

Поэтому мы не согласны с мнением Шевченко, Б. П. (2008) который утверждает, что внутренняя сонная артерия у жвачных функционирует только у молодняка, а с возрастом наблюдается ее возрастная редукция. Действительно, мы наблюдали возрастную редукцию у быка домашнего и овцы домашней ее среднего участка, проходящего в хрящевом канале между барабанным пузырем и скалистой частью каменистой кости. Данная редукция происходит в результате ее облитерации, возникающей за счет увеличения костного барабанного пузыря.

У козы домашней чудесная артериальная сеть основания головного мозга состоит из роstralной и аборальной чудесных сетей. В образовании роstralной чудесной артериальной сети принимают участие роstralные ветви верхнечелюстных артерий. В образовании аборальной чудесной артериальной сети принимают участие три постоянных источника. К ним относятся аборальные ветви верхнечелюстных артерий, внутренние сонные артерии и медиальные ветви позвоночных артерий. Таким образом, за счет наличия медиальных ветвей позвоночных артерий, в формировании чудесной артериальной сети основания головного мозга у козы домашней участвуют два бассейна – каротидный и вертебробазиллярный. Сопоставив величину просветов сосудов, образующих сеть, мы пришли к выводу, что на долю вертебробазиллярного бассейна в ее формировании у козы домашней приходится 13,78% от всего объема поступающей крови, а на каротидный бассейн приходится 86,22%.

В формировании чудесной артериальной сети основания головного мозга у быка домашнего также участвуют оба бассейна. В образовании роstralной чудесной сети у данного вида животных принимают участие роstralные ветви верхнечелюстных артерий. В образовании каудальной чудесной артериальной сети у быка домашнего принимают участие аборальные ветви верхнечелюстных артерий, а также помимо свойственных для козы домашней медиальных ветвей позвоночных артерий, еще и сильно развитые мышечковые артерии, имеющие каротидное происхождение. В связи с этим степень участия вертебробазиллярного бассейна в фор-

мировании чудесной артериальной сети основания головного мозга у быка домашнего составляет 14,51%, а каротидного 85,49% от всего объема поступающей в нее крови.

Таким образом, у козы и быка домашнего позвоночные артерии наряду с каротидными источниками принимают участие в образовании чудесной артериальной сети основания головного мозга. То есть, в составе последней у данных видов животных происходит смешивание крови, поступающей из каротидного и вертебробазилярного бассейнов. Из чудесной артериальной сети основания головного мозга кровь поступает в мозговые сонные артерии, которые участвуют своими ветвями в образовании артериального анастомоза основания головного мозга. Ветви последнего питают преимущественно большой мозг. Таким образом, ткани большого мозга у козы и быка домашнего получают кровь из двух источников – каротидного и вертебробазилярного бассейнов.

Базилярная артерия у козы и быка домашнего снабжает кровь преимущественно ромбовидный мозг. Она образуется путем слияния медиальных ветвей затылочных артерий, берущих начало от общих сонных артерий. Таким образом базилярная артерия у данных видов животных имеет каротидное происхождение.

Сопоставив диаметр мозговых сонных и базилярной артерий, а также учитывая тот факт, что в составе крови, поступающей в мозг из мозговых сонных артерий у быка домашнего, содержится 14,51% крови из вертебробазилярного бассейна мы пришли к выводу, что на долю каротидной системы у быка домашнего приходится 88,98% от всего объема артериальной крови, поступающей в мозг. При этом доля участия вертебробазилярной системы в кровоснабжении мозга составляет 11,02%.

Сопоставив диаметр мозговых сонных и базилярной артерий, а также учитывая тот факт, что в составе крови, поступающей в мозг из мозговых сонных артерий у козы домашней, содержится 13,78% крови из вертебробазилярного бассейна мы пришли к выводу, что на долю каротидной системы у козы домашней приходится 88,38% от всего объема артериальной крови, поступающей в мозг. При этом доля участия вертебробазилярной системы в кровоснабжении мозга составляет 11,62%.

Интересным фактом является наличие у быка домашнего на базальной поверхности мозгового моста и продолговатого мозга, расположенной между листками твердой оболочки головного мозга, плоской крупнопетливой артериальной сети. Данная сеть образуется за счет извилистого хода мышцелковых артерий и медиальных ветвей позвоночных артерий. На наличие подобной сети, имеющей те же источники образования, у быка домашнего в своей работе указывает Шевченко, Б. П. (2008).

Отсутствие данной сети у овцы домашней мы объясняем наличием у данного вида животных только ростральной чудесной артериальной сети основания головного мозга. При этом в образовании последней не принимают участия мышцелковые и позвоночные артерии.

У козы домашней также наблюдается отсутствие на базальной поверхности мозгового моста и продолговатого мозга сети, свойственной быку домашнему. Это связано с тем, что в образовании каудальной чудесной сети у козы принимает участие только лишь медиальная ветвь позвоночной артерии. При этом мы установили у козы домашней наличие анастомоза между ней и мышцелковой артерией.

У кролика домашнего, лошади домашней, собаки домашней и кошки домашней существует более четкое подразделение ветвей каротидного и вертебробазиллярного бассейнов, чем у козы домашней и быка домашнего. Так, их внутренние сонные артерии имеют каротидное происхождение и своими ветвями питают преимущественно большой мозг. Базилярная артерия у этих видов животных образуется за счет вертебробазиллярной системы и преимущественно питает ткани ромбовидного мозга.

Сопоставив средний диаметр просвета внутренних сонных артерий кролика домашнего, лошади, собаки домашней, домашней кошки со средним диаметром просвета их базилярных артерий мы пришли к выводу, что доля участия в кровоснабжении головного мозга каротидной системы у данных животных неодинакова. Так, доля участия каротидной системы в кровоснабжении головного мозга у кро-

лика домашнего составляет 68,39%, у собак малых пород – 71,57%, у собак крупных пород – 73,85%, у кошки домашней – 74,55%, у собак средних пород – 75,15%, у лошади домашней – 80,41%, от общего объема крови, поступающей к головному мозгу. Таким образом, на долю вертебробазилярного бассейна у кролика домашнего приходится 31,07%, у собак мелких пород – 28,43%, у собак крупных пород – 26,15%, у кошки домашней – 25,45%, у собак средних пород – 24,85%, у лошади домашней – 19,59%, от общего объема крови, поступающей к головному мозгу.

Таким образом, для всех изученных нами животных характерен преимущественно каротидный тип кровоснабжения головного мозга. При этом, у животных имеющих чудесную артериальную сеть, на его долю приходится наибольший процент от всей крови, поступающей к головному мозгу.

Мы не согласны с мнением Алиева, Н. И., Шадлинского, В. Б., Наджафова, Дж. А. (2008), которые указывают, что на долю внутренних сонных артерий в кровоснабжении головного мозга у зайцеобразных приходится 55,00-57,00%, так как по полученным нами данным для кролика домашнего данный показатель составляет 68,39%. Также мы не согласны с их мнением, что у хищных участие внутренних сонных артерий в кровоснабжении мозга составляет 60,00-70,00%. По полученным нами данным у хищных животных на долю внутренних сонных артерий приходится от 71,57% до 75,15% от общего объема артериальной крови, поступающей в головной мозг.

Так же мы не согласны с мнениями Brudnicki, W. (2000) и Brudnicki, W., Kirkilo-Stacewicz, K., Skoczylas, B., Nowicki, W., Jablonski, R., Brudnicki, A. & Wach, J. (2015) которые считают, что у зайцеобразных ствол базилярной артерии имеет большую емкость, чем у обеих внутренних сонных артерий. Это связано с тем, что по нашим данным на долю внутренних сонных артерий у кролика домашнего приходится 68,39%, а на долю базилярной всего лишь 31,61% от общего объема крови, поступающей в головной мозг.

Исходя из литературных данных (Алиев, Н. И., Шадлинский, В. Б., Наджафов, Дж. А., 2008; Дмитриева, В. Г., 2009, 2011; Brudnicki, W., 2000; Depedrini, J. S.,

Campos, R., 2003; Aydin, A., 2008; Aydin, A., Ozkan, Z. E., Yilmaz, S., Ilgun, R., 2009; Kuchinka J., 2015; Brudnicki, W., Kirkilo-Stacewicz, K., Skoczylas, B., Nowicki, W., Jablonski, R., Brudnicki, A. & Wach, J., 2015) для примитивных млекопитающих характерна древняя схема кровоснабжения головного мозга в основе которой лежат сильно развитые позвоночные артерии, формирующие вертебробазилярный бассейн. В процессе эволюции видов в данную схему включились сонные артерии, формирующие каротидный бассейн. В дальнейшем процессе эволюционного развития постепенно происходило увеличение участия в кровоснабжении головного мозга каротидной системы и снижение вертебробазилярной. Таким образом, исходя из степени развития каротидного бассейна наиболее прогрессивной, с точки зрения эволюции, системой кровоснабжения головного мозга, из изученных млекопитающих, обладают овца домашняя, свинья домашняя и кабан центральноевропейского. У данных животных головной мозг получает весь необходимый объем артериальной крови из каротидного бассейна. Далее следуют жвачные, лошадь домашняя, собаки средних пород, кошка домашняя, рысь евразийская, собаки крупных пород, собаки малых пород и кролик домашний.

Нами было установлено, что базилярная артерия парнокопытных по типу строения стенки относится к артериям смешанного типа. У лошади домашней, кошки домашней, собаки домашней и рыси евразийской наоборот она относится к артериям мышечного типа. Данное обстоятельство мы связываем с источниками ее образования. Так, базилярная артерия у парнокопытных имеет каротидное происхождение, а у остальных вышеперечисленных животных вертебробазилярное.

В процесс проведения исследования был отмечен прямолинейный ход позвоночной артерии у изученных животных. Напротив, многие авторы указывают на наличие у человека извилистости ее позвоночной части (Асфандияров, Р. И., Куртусунов, Б. Т., 2009; Куртусунов, Б. Т., Асфандияров, Р. И., Валяева, Л. Я., Азарян, С. А., 2009; Куртусунов, Б. Т., 2010; Ebraheim, N., Ahmad, M., Neck, V., 1998).

У изученных животных установлено наличие ряда изгибов позвоночной артерии на участке от выхода из поперечного канала до межпозвоночного отверстия

атланта. Схожее строения данного участка позвоночной артерии у человека описывают Лабзин, В. И., Шакало, Ю. А., Марущенко, Г. Н., (2013).

По-видимому, за счет такого строения образуется запас длины позвоночной артерии – «резервная петля» – необходимый при поворотах головы и шеи для сохранения гемодинамики. Подобная «резервная петля» внутренней сонной артерии у изученных животных образуется за счет ее S-образного изгиба до погружения в череп.

У исследованных животных внутренняя сонная артерия перед разделением на ростральную и аборальную соединительные артерии в полости черепа делает несколько поворотов. На наличие последних у человека указывают Пажинский, Л. В., Гайворонский, И. В., Гайворонский, А. И., Боля, К. В., (2007), Козлов, В. И., (2013). По-видимому, данная извилистость внутренней сонной артерии способствует гашению систолической волны.

Также нами был установлен тот факт, что у лошади домашней каждая из внутренних сонных артерий до проникновения в полость черепа следует по латеральной поверхности воздухоносного мешка (дивертикул слуховой трубы). Вероятно, за счет соприкосновения стенок внутренней сонной артерии и воздухоносного мешка во время чрезмерной физической нагрузки может происходить охлаждение потока крови, идущего в головной мозг.

У изученных млекопитающих имеет место наличие на базальной поверхности головного мозга артериального анастомоза (Виллизиева круга), образованного за счет внутренних сонных (мозговых сонных у парнокопытных и рыси евразийской) и базилярной артерии. Наличие этого анастомоза у человека и животных подтверждается большим числом исследователей – Hartkamp, M. J., van der Grond, J., van Everdingen, K. J. et al. (1999), Brudnicki, W. (2000), Kurtul, I., Dursun, N., Ozgel, O. (2002), Hoksbergen, A., Legemate, D., Casati, G. et al. (2003), Depedrini, J. S., Campos, R. (2003), Kurtul, I., Aslan, K., Ozcan, S., Aksoy, G. (2003), Kapoor, K., Kak, V. K., Singh, B. (2003), Chuang, Y. M., Liu, C. Y., Pan, P. J., Lin, C. P. (2007), Bugnicourt, J. M., Picard, C., Peltier, J., Godefray, O. (2009).

Благодаря наличию данного анастомоза создаются уникальные условия для кровоснабжения головного мозга. Эта уникальность заключается в возможности компенсации при недостатке кровоснабжения от одного или нескольких источников, образующих данный анастомоз. Так же его наличие делает возможным перераспределение потоков крови в головном мозге при различных физиологических состояниях и при локомоции. На подобную компенсаторную способность артериального анастомоза основания головного мозга указывают Елубаева, А. М., Курманбаева, М. Ж., Тулекукенова, Г. К. (2011), Прыгова, Ю. А., Савельева, Л. А., Богомякова, О. В., Тулупов, А. А. (2012) Ashwini, C. A., Shubha, R. and Jayanthi, K. S. (2008).

У изученных животных постоянными сосудами ростральной петли артериального анастомоза основания головного мозга являются ростральные и средние мозговые артерии. На наличие данных артерий и отхождение их от ростральной петли артериального анастомоза у животных указывают Николенко, В. Н., Фомкина, О. А., Кириллова, И. В., Иванов, Д. В. (2009), Kurtul, I., Dursun, N., Ozgel, O. (2002), Kurtul, I., Aslan, K., Ozcan, S., Aksoy, G. (2003), Ding, Y., Shao, B., Wang, J. (2007), Aydin, A. (2008), Aydin, A., Ozkan, Z. E., Yilmaz, S., Ilgun, R. (2009), Mohr, J., Grotta, J., Wolf, Ph., Moskowitz, M., Mayberg, M., Kummer, R. V. (2011), Kiełtyka-Kurc, A., Frąckowiak, H., Zdun, M., Nabzdyk, M., Kowalczyk, K., Tołkacz, M. (2014).

У изученных млекопитающих установлено постоянство отхождения от ростральной петли артериального анастомоза основания головного мозга ростральных артерий сосудистых сплетений. На их наличие у животных в своих работах указывают Brudnicki, W. (2000) Kiełtyka-Kurc, A., Frąckowiak, H., Zdun, M., Nabzdyk, M., Kowalczyk, K., Tołkacz, M. (2014).

Исходя из вышесказанного, ростральные артерии сосудистых сплетений наряду с ростральными и средними мозговыми артериями можно считать постоянными для высокоорганизованных млекопитающих.

Изменчивость сосудов передней петли артериального анастомоза основания головного мозга у изученных нами млекопитающих выражена слабо. Так же на низкую степень изменчивости сосудов ростральной петли артериального анастомоза головного мозга человека ссылаются Гладилин, Ю. А. (2004). В основном у изученных нами животных она касается ростральной мозговой артерии, а также незамкнутости ростральной петли артериального анастомоза основания головного мозга. Так, у лошади домашней ростральная мозговая артерия является непарной. У остальных изученных млекопитающих данный сосуд является парным. При этом у овцы домашней наблюдается отхождение этой артерий общим стволом в 93,30% случаев, а у свиньи домашней в 89,00% случаев. Также можно наблюдать незамкнутость ростральной петли в виду отсутствия соединительной ветви между двумя ростральными мозговыми артериями. Данная ветвь отсутствовала у собак в 69,00%, у козы домашней в 62,00%, у кошки домашней в 57,00% и у свиньи домашней в 11,00% случаев. Мы отметили особенность отхождения сосудов ростральной петли у рыси евразийской. У данного вида животных эти сосуды отходят от передней трети ростральных соединительных артерий. В особенности это касается средней мозговой артерии, которая у других изученных нами млекопитающих отходит от ее аборального участка.

У всех исследованных млекопитающих от аборальной петли артериального анастомоза основания головного мозга берут начало каудальные мозговые и каудальные артерии сосудистых сплетений. На наличие последних указывают Aydin, A., Ozkan, Z. E., Yilmaz, S., Ilgun, R. (2009). На отхождение от аборальной петли артериального анастомоза каудальных мозговых артерий ссылаются Kurtul, I., Aslan, K., Ozcan, S., Aksoy, G. (2003), Aydin, A. (2008), Aydin, A., Ozkan, Z. E., Yilmaz, S., Ilgun, R. (2009).

Исходя из вышесказанного, каудальные артерии сосудистых сплетений и каудальные мозговые артерии можно считать постоянными ветвями аборальной петли артериального анастомоза основания головного мозга, свойственными для высокоорганизованных млекопитающих. Однако, напротив, Ashwini, C. A., Shubha,

R. and Jayanthi, K. S. (2008) считают, что у коровы, овцы, козы и свиньи каудальные мозговые артерии берут начало от базилярной артерии.

Ростральные, средние и каудальные мозговые артерии, следуя в составе борозд плаща, множественно разветвляются на поверхностях полушарий конечного мозга, образуя сложную артериальную сеть, обеспечивающую возможность коллатерального кровотока.

Для сосудов аборальной петли артериального анастомоза головного мозга изученных млекопитающих характерна большая изменчивость. Она связана с наличием или отсутствием отходящих от нее ростральных артерий мозжечка. У жвачных они являются постоянными сосудами аборальной петли. Напротив, Kurtul, I., Aslan, K., Ozcan, S., Aksoy, G. (2003) наблюдали отхождение у быка домашнего ростральных артерий мозжечка от базилярной артерии. У лошади, собаки, кошки и рыси евразийской они берут начало от базилярной артерии. Sara O. S. Moraes, Carlos A. dos Santos-Sousa, Marcelo S. Gomes, Paulo O. Scherer, Marcelo Abidufigueiredo (2014) также наблюдали подобное отхождение ростральных артерий мозжечка у лошади. Мы наблюдали, что у кролика в 20,00% случаев она берет начало от аборальной петли артериального анастомоза, а в остальных случаях от базилярной артерии. У свиньи в 56,00% случаев наблюдается отхождение от аборальной петли артериального анастомоза передней краниальной артерии мозжечка, а в остальных случаях данный сосуд отходит от базилярной артерии. Так же на большую степень изменчивости сосудов аборальной петли артериального анастомоза головного мозга человека, по сравнению с сосудами ростральной петли, ссылается Гладилин, Ю. А. (2004).

Базилярная артерия у всех исследованных млекопитающих отдает артериальные ветви мозговому мосту и продолговатому мозгу. Последнее обстоятельство позволяет считать данные ветви базилярных артерий постоянными для млекопитающих. Изменчивость сосудов, отходящих от базилярной артерии у изученных млекопитающих, характеризуется наличием или отсутствием артерий мозжечка. Так, у лошади домашней от базилярной артерии берут начало ростральные, средние и

каудальные артерии мозжечка. У собаки домашней и кошки домашней базилярная артерия дает начало ростральным и каудальным артериям мозжечка. У кролика домашнего в 80,00% случаев ростральные артерии мозжечка берут начало от базилярной артерии, а каудальные артерии мозжечка являются ее постоянными сосудами.

У свиньи домашней и кабана центральноевропейского имеются четыре парные артерии мозжечка. Так, передние краниальные артерии мозжечка в 44,00% берут начало от базилярной артерии. Ее постоянными ветвями у свиньи домашней и кабана являются задние краниальные, передние каудальные и задние каудальные артерии мозжечка.

У рыси евразийской ростральные и средние артерии мозжечка берут начало от базилярной артерии, а каудальные артерии мозжечка ответвляются от медиальных ветвей позвоночных артерий. Подобную схему ответвления артерий мозжечка наблюдали Aydin, A., Ozkan, Z. E., Yulmaz, S., Ilgun, R. (2009) у суслика европейского.

Артерии мозжечка у изученных животных следуют в глубине борозд полушарий и червячка в составе мягкой оболочки головного мозга. В соответствии с ходом борозд они распадаются на артериальные ветви, образующие единую пиальную сеть, имеющую большой потенциал для коллатерального кровотока.

Нами отмечено наличие на базальной поверхности продолговатого мозга артериального кольца ромбовидной формы. Данная сосудистая структура характерна для кролика домашнего, лошади домашней, собаки домашней, кошки домашней и рыси евразийской. В ее образовании принимают участие медиальные ветви позвоночных артерий. Последние проникают в позвоночный канал через межпозвоночные отверстия атланта и, прободая твердую оболочку, следуют рострально, объединяясь друг с другом. Путем их слияния у данных видов животных образуется основная артерия мозга. До слияния, медиальные ветви позвоночных артерий отдают каудальные ветви, которые, объединяясь, образуют вентральную спинномозговую

артерию. Таким образом, на вентральной поверхности продолговатого мозга образуется артериальное кольцо ромбовидной формы. При этом передний угол этого ромба представлен началом основной артерии мозга, а задний – вентральной спинномозговой артерией. В медицинской литературе данное артериальное кольцо носит название «артериального круга Захарченко» (Кутя, С. А., Киселев, В. В., Пикалюк, В. С., Мороз, Г. А., Кривенцов, М. А., 2016).

По нашему мнению, наличие данного анастомоза обеспечивает равномерное распределение кровотока, как в шейном отделе спинного мозга, так и в ромбовидном мозге. При этом за его счет возможно перераспределение давления между кровью каротидного бассейна, текущей по артериальному анастомозу основания головного мозга, и кровью вертебробазиллярного бассейна, текущей по базилярной артерии. Так же наличие данного анастомоза может обеспечивать адекватное кровоснабжение структур ромбовидного мозга и шейного отдела спинного мозга при нарушениях кровотока.

Отсутствие подобного анастомоза у изученных парнокопытных мы связываем с тем, что базилярная артерия у них образуется за счет ветвей затылочных артерий, имеющих каротидное происхождение. Так же стоит отметить, что только у быка домашнего и у козы домашней в кровоснабжении головного мозга наряду с кровью каротидного бассейна принимает участие кровь из вертебробазиллярного бассейна, поступающая по позвоночным артериям в сосудистую сеть основания головного мозга. Таким образом, у данных видов животных сосудистая сеть основания головного мозга наряду с вышеперечисленными характерными для нее функциями участвует в выравнивании давления между каротидным и вертебробазиллярным бассейнами кровоснабжения головного мозга.

У изученных млекопитающих животных ликворная система головного мозга представлена системой полостей головного мозга, а также сосудистыми телами. На наличие данных компонентов в составе ликворной системы указывают Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др. (2006).

Полости головного мозга представлены системой взаимосвязанных друг с другом желудочков мозга, а также мозговым водопроводом. В ее составе можно различить четвертый желудочек, мозговой (Сильвиев) водопровод, третий желудочек и два боковых желудочка мозга.

Четвертый желудочек мозга располагается в составе заднего мозга. Его дно образовано дорсальными поверхностями продолговатого мозга и мозгового моста. Оно образует углубление, имеющее ромбовидную форму – ромбовидную ямку. Верхняя граница четвертого желудочка мозга – крыша шатра (крыша четвертого желудочка мозга) лежит между передней и задней долями червячка мозжечка. Спереди и сзади она ограничена ростральным и каудальным мозговыми парусами. Боковыми стенками полости четвертого желудочка мозга служат ножки мозжечка. Подобное строение четвертого желудочка мозга описывают Ноздрачев, А. Д., Поляков, Е. Л. (2001), Зеленецкий, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В. (2005). С подпаутинным пространством четвертый желудочек мозга сообщается через парные отверстия – боковые апертуры. Последние располагаются в области латеральных углов ромбовидной ямки. Рострально полость четвертого желудочка мозга сообщается с мозговым водопроводом. На наличие данного сообщения указывают Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н. (2014).

Мозговой (Сильвиев) водопровод располагается в составе среднего мозга и образует его полость. Он берет начало из четвертого желудочка мозга отверстием, расположенным в области рострального угла ромбовидной ямки и ограниченным сверху ростральным мозговым парусом. Подобное строение мозгового водопровода у млекопитающих описывают Зеленецкий, Н. В., Стекольников, А. А., Племяшов, К. В. (2005).

Третий желудочек мозга заключен между частями промежуточного мозга и занимает центральное положение. Он имеет вид вертикальной щели, которую ограничивают шесть стенок, и лежит между зрительными буграми. Таким образом, у

изученных млекопитающих он имеет форму, напоминающую кольцо. На кольцевидную форму третьего желудочка мозга также ссылаются Зеленовский, Н. В. и Щипакин, М. В. (2018).

Боковые желудочки мозга у исследованных млекопитающих представляют собой парные симметричные полости, имеющие сложную щелевидную форму. Сложность их формы связана с тем, что они заходят во все отделы полушария за исключением островка. В составе полости каждого из боковых желудочков можно выделить центральную часть, а также ростральные, каудальные и вентральные рога. Схожее строение боковых желудочков описывают Зеленовский, Н. В. и Щипакин, М. В. (2018).

Центральная часть бокового желудочка располагается в виде горизонтально расположенного щелевидного пространства в составе теменной доли. Ростральный (лобный) рог бокового желудочка имеет вид щели, загнутой ростровентрально. Он сообщается с полостью обонятельной луковицы. На сообщение с последней бокового желудочка мозга указывают Зеленовский, Н. В. и Щипакин, М. В. (2018). Каудальный (затылочный) рог вдается в затылочную долю полушария. Вентральный рог (височный) довольно глубоко проникает в височную область полушария.

Система полостей головного мозга курицы домашней включает те же структуры, что и у млекопитающих. Последние располагаются у птиц в тех же отделах головного мозга что и у млекопитающих. Данное обстоятельство мы связываем с филогенетической близостью класса птиц и класса млекопитающих.

Четвертый желудочек мозга у курицы лежит в составе ромбовидного мозга. По аналогии с млекопитающими его дно образовано ромбовидной ямкой. На наличие последней у птиц указывают Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В. (1984) и Mestres, P., Rascher, K. (1994). Крышей четвертого мозгового желудочка служит сосудистая покрывка, заключенная между долями червячка мозжечка. По нашему мнению, наличие ромбовидной ямки на дорсальной поверхности продолговатого мозга у птиц и млекопитающих связано с тем, что продолговатый мозг представляет собой

архаичный стволовой отдел головного мозга позвоночных и склонен к слабой изменчивости.

Четвертый мозговой желудочек через широкий мозговой водопровод, расположенный в составе среднего мозга, соединяется с полостью третьего желудочка мозга. Наличие широкого мозгового водопровода у птиц мы связываем с отсутствием слуховых холмов и наличием двуххолмия, образованного крупными зрительными холмами, смещенными латерально.

Третий желудочек мозга курицы домашней имеет вид вертикальной щели, расположенной в составе промежуточного мозга. В его верхней части располагаются межжелудочковые (Монроевы) отверстия, соединяющие его полость с полостями боковых желудочков мозга. Переднюю стенку третьего желудочка мозга образует его сосудистое тело, заходящее через межжелудочковые отверстия в боковые желудочки, образуя их сплетения. На наличие сосудистого тела в составе третьего желудочка мозга у птиц ссылаются Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К. (1999), Обухов, Д. К. (1999), Савельев, С. В. (2005), Mestres, P., Rascher, K. (1994).

В связи с тем, что у курицы домашней не наблюдается соединение зрительных бугров из-за их слабого развития и смещения латерально, полость третьего желудочка у данного вида животного не имеет выраженной кольцевидной формы, свойственной млекопитающим. Ее форма приближена к форме двояковогнутого диска.

Боковые желудочки мозга у курицы домашней слабо развиты и представляют собой узкие щели, расположенные в дорсомедиальных участках полушарий. На их слабое развитие и схожую топографию у птиц указывают Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В. (2010) и Галитовская, Н. В., Гольдштейн, О. С. (2015).

Слабое развитие боковых желудочков мозга у птиц мы связываем с сильным развитием у данного класса позвоночных базальных ганглиев, занимающих большую часть полушарий большого мозга.

В результате проведенного исследования было установлено, что все структуры гематоэнцефалического барьера (ГЭБ) капилляров коры большого мозга и

ствола головного мозга птицы хорошо визуализируются на электронно-микроскопическом уровне. Они представлены эндотелиальными клетками, базальной мембраной, сопровождающими клетками перицитами. Данные структуры в составе ГЭБ отмечают в своих работах Pardridge, W. M. (2005) и Bundgaard, M., Abbott, N. J. (2008).

Для капилляров коры большого мозга и ствола головного мозга птицы характерны плотные контакты между эндотелиальными клетками. На наличие плотных контактов между клетками эндотелия указывают Sasaki A., Hirato J., Nakazato Y., Ishida, Y. (1988) и Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж. (2009). Последние считают, что данные соединения являются главными в структуре ГЭБ.

Так же для эндотелиоцитов капилляров коры большого мозга и ствола головного мозга птицы характерными чертами являются малочисленность пиноцитозных пузырьков в цитоплазме эндотелиоцитов, наличие базальной мембраны, в дубликатах которой содержатся перициты, а также наличие сплошной астроцитарной оболочки вокруг сосудов в виде «муфты». Малое количество пиноцитозных пузырьков свидетельствует о низкой пиноцитозной активности эндотелиоцитов капилляров мозга, что находит отражение в работах Дроздовой, Л. И., Мадоновой, С. В. (2015), Васиной, Л. В., Власова, Т. Д., Петрищева, Н. Н. (2017), Sedlakova, R., Shivers, R. R., Del Maestro, R. F. (1999), Hawkins, B. T., Davis, T. P. (2005).

Нами не было обнаружено наличие фенестр в эндотелиальной выстилке капилляров мозга у изученных животных. На отсутствие последних в капиллярах центральной нервной системы указывают Wolburg, H., Neuhaus, J., Kniesel, U. et al. (1994), Joo, F. (1996), Weiss, N., Miller, F., Cazaubon, S., Couraud, P. O., (2009) Banks, W. A., Erickson, M. A. (2010).

Базальная мембрана эндотелиальных клеток в капиллярах полушарий большого мозга птицы представлена непрерывным слоем электроноплотного фибриллярного материала. Непрерывность базальной мембраны в капиллярах тканей центральной нервной системы отмечают Васина, Л. В., Власов, Т. Д., Петрищев, Н. Н., (2017).

У отдельных капилляров ствола головного мозга птицы, особенно при отсутствии перицитов, базальная мембрана относительно тонкая и несколько рыхлая. При этом в капиллярах, окруженных сопровождающими клетками – перицитами, базальная мембрана толще и плотнее.

Кровеносный капилляр коры большого мозга или ствола головного мозга птицы могут сопровождать один или два перицита. Чаще всего они располагаются в расщепленных участках базальной мембраны. Подобное размещение перицитов описывают Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н. (2014).

В цитоплазме перицитов выявляется обычно небольшое количество оргanelл. Это немногочисленные вытянутые короткие каналы гранулярного эндоплазматического ретикулума, единичные округлые светлые митохондрии, единичные мелкие электроплотные лизосомы, различные пузырьки и везикулы. Малое количество последних в составе цитоплазмы перицитов свидетельствует о их низкой пиноцитозной активности.

Кровеносные капилляры тканей мозга окружены выростами – «ножками» астроцитов, образующими непрерывный защитный слой, окружающий их стенки и расположенный за базальной мембраной. Подобное окружение базальной мембраны капилляров мозга описывают в своей работе Hawkins, В. Т., Davis, Т. Р. (2005) и Newton, Н. В. (2006).

В электроосветлой цитоплазме отростков астроцитов птиц и млекопитающих выявляются редкие округлые митохондрии, микрофибриллы, мелкодисперсные гранулы, редкие протофибриллы, а также единичные пузырьки и везикулы. Малое количество последних в составе цитоплазмы астроцитов свидетельствует о их низкой пиноцитозной активности. Так же иногда в цитоплазме астроцитов встречаются единичные фаголизосомы – остаточные тельца, свидетельствующие о фагоцитарной функции.

Проанализировав результаты исследований ультраструктурной организации гематоэнцефалического барьера (ГЭБ) кровеносных капилляров больших полушарий головного мозга млекопитающих и ГЭБ кровеносных капилляров мозжечка,

мы не нашли существенных отличий в их строении. Нами было установлено, что для ГЭБ капилляров коры мозжечка и коры полушарий большого мозга млекопитающих характерны те же структуры, что и для ГЭБ капилляров коры большого мозга и ствола головного мозга птиц. Он состоит из слоя эндотелиальных клеток, их базальной мембраны, включающей в свой состав перициты, и клеток астроцитарной глии, формирующей своеобразные «муфты» вокруг кровеносных сосудов.

Однако, в отличие от птиц, у млекопитающих можно отметить более сильное развитие базальной мембраны. Помимо этого, нами была отмечена та особенность, что у птиц клетки астроцитарной глии контактируют с базальной мембраной эпителиоцитов за счет ножек, образуя, тем самым, сплошную астроцитарную «муфту». У млекопитающих помимо контактов с ножками астроцитов наблюдается наличие контактов базальной мембраны эндотелиоцитов непосредственно с телами астроцитарных клеток. Так же интересным фактом является то, что капилляр у птицы сопровождают обычно до двух перицитов, расположенных в поле зрения, а у млекопитающих их число может достигать трех. По-видимому, перечисленные выше различия в структуре ГЭБ птиц и млекопитающих являются характерными для класса птиц и класса млекопитающих.

Так же нами отмечены изменения в клетках ГЭБ на электронно-микроскопическом уровне, происходящие в период повышения их функциональной активности. Так, в этих случаях ядерная оболочка перицита становится извилистой, ядро укрупняется, а в цитоплазме выявляются крупные гетерогенные осмиофильные темные фаголизосомы. На люминальной поверхности эндотелиоцитов образуются выросты и выпячивания. На наличие последних указывает Данилов Р. К., (2006) и Козлов, Н. А., Яглов, В. В. (2007).

У изученных животных к сосудистым телам (покрышкам) желудочков мозга можно отнести сосудистое тело четвертого желудочка, сосудистое тело третьего желудочка и сосудистые тела боковых желудочков. На данное подразделение входящих в состав ликворной системы сосудистых тел указывают в своей работе Скрипченко, Н. В., Алексеева, Л. А., Железникова, Г. Ф. (2011).

Несмотря на анатомическую разобщенность данных отделов, мы склонны к мнению, что функционально они представляют собой единую структуру.

Сосудистое тело четвертого желудочка имеет вид треугольной пластинки, прилегающей к каудальному мозговому парусу. Вместе с последним оно образует заднюю стенку четвертого желудочка мозга. В его образовании принимают участие ветви, отходящие от артерий мозжечка. Сосудистое тело третьего желудочка входит в состав гипоталамуса, имеет вид тонкой пластинки, лежащей под сводом мозга между зрительными буграми. Через межжелудочковые отверстия оно соединяется с сосудистыми телами боковых желудочков. Последние в составе бокового желудочка мозга занимают центральное положение, заходя в его височный рог.

Установлено, что сосудистые тела желудочков мозга по сути представляют собой ворсинчатые образования. В их основе лежит соединительная ткань, с проходящими в ней нервными волокнами и сетью кровеносных сосудов, включающую сосудистые элементы гемомикроциркуляторного русла. С наружи данную структуру покрывает однослойный эпителий, принадлежащий мозгу. На наличие нервных окончаний в составе сосудистых тел указывает в своей работе Гасанова, И. Х., (2011), а на наличие их наружной эпителиальной выстилки – Шувалова, М. С. (2017).

По нашему мнению, наличие нервных волокон в составе сосудистых тел указывает на участие нервной системы в регуляции их деятельности.

Каждая ворсинка сосудистого тела в своем составе содержит кровеносный капилляр, выстланный фенестрированными эндотелиальными клетками. При помощи электронной микроскопии нами было установлено, что в ворсинках встречается несколько типов капилляров, отличающихся по своей морфологии.

Первый тип – тонкостенные капилляры не имеющие сопровождения перицитов. Их стенка состоит из одного слоя светлых вытянутых эндотелиальных клеток, контактирующих между собой при помощи плотных контактов и лежащих на слабо выраженной тонкофибриллярной базальной мембране. Плотные контакты местами

переходят в контакты по типу "замка". Однако Васина, Л. В., Власов, Т. Д., Петрищев, Н. Н. (2017) отмечают сильное развитие мембраны в капиллярах сосудистых тел.

По нашему мнению, наличие капилляров, устроенных по первому типу, в составе гематоликворного барьера подтверждает, что основной его составляющей являются эндотелиоциты, соединенные плотными контактами, а также их базальная мембрана.

Второй тип – капилляры, окруженные слоем вытянутых клеток-перицитов. Между перицитами и эндотелиальными клетками располагается тонкая базальная мембрана, получающая большее развитие, чем в капиллярах первого типа. В светлой цитоплазме перицитов, окружающих капилляр, выявляется небольшое число органелл и умеренное количество пиноцитозных пузырьков.

Третий тип – капилляры, окруженные довольно толстой "муфтой" из нескольких замурованных между листками расщепленной толстой базальной мембраны перицитов. Клетки эндотелия данных капилляров лежат на толстой плотной базальной мембране. Перициты по структуре в капиллярах данного типа напоминали миофибробласты, так как в их цитоплазме на больших увеличениях микроскопа хорошо просматривались тончайшие микрофиламенты. На внутренних мембранах перицитов, окружающих данный тип капилляров, располагалось большое количество пиноцитозных пузырьков, расположенных как в сторону окружающей соединительной ткани, так и со стороны эндотелиоцитов.

В цитоплазме эндотелиоцитов всех типов капилляров определяется множество мелких и крупных пузырьков, в том числе и множество пиноцитозных пузырьков.

Установлены изменения в клетках данных капилляров при увеличении их функциональной активности. Так, эндотелиоциты, вытянутые в состоянии покоя вдоль хода сосуда, в фазе функциональной активности выбухают внутрь его просвета. Особенно это заметно в области ядра. За счет таких изменений они стано-

вятся "высокими" вглубь сосуда, по-видимому увеличивая всасывающую поверхность. Способность к набуханию у эндотелиоцитов отмечают Соколов, В. И., Чумасов, Е. И. (2004) и Козлов, Н. А., Яглов, В. В. (2007). Всасывающая поверхность эндотелиоцитов увеличивается за счет образования цитоплазматических выростов, направленных в сторону просвета сосуда.

В цитоплазме эндотелиоцитов и перицитов увеличивается количество округлых электроноплотных митохондрий. Клетки гипертрофируются, цитоплазма становится электроноплотной из-за увеличения микрофиламентов, полирибосом и пиноцитозных пузырьков. При больших увеличениях хорошо видно утолщение базальной мембраны сосуда за счет ее разрыхления.

На электронно-микроскопическом уровне отмечены изменения в эпителиальных клетках, покрывающих наружную поверхность сосудистых тел в период их функциональной активности. В их цитоплазме или на внутренних клеточных мембранах апикальных частей эпителиальных клеток мы не обнаружили признаков пиноцитоза. При этом цитоплазма базальной части клетки содержала большое количество пузырьков и везикул разных размеров. В этой части цитоплазмы обращало на себя внимание расширение каналов гранулярного эндоплазматического ретикулума и превращение их в вакуоли, содержащие хлопьевидное вещество при большом скоплении митохондрий с темным матриксом, то есть с большой затратой энергии. В период функциональной активности апикальная часть цитоплазмы данных клеток также становится электроноплотной, а микроворсинки сплетались, формируют лабиринтообразные структуры. В составе последних, вероятно, содержится выработанный клетками ликвор.

Таким образом, проанализировав ультраструктурную организацию сосудистых тел желудочков мозга, мы пришли к выводу, что к структурам, образующим гематоликворный барьер у животных, относятся: капилляр висцерального типа с фенестрированными эндотелиоцитами, его непрерывная базальная мембрана, соединительнотканые элементы толщи ворсинки сосудистого тела, кубический эпителий и его непрерывная базальная мембрана.

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основная цель проведенного нами исследования – изучение особенностей морфологии и васкуляризации головного мозга птицы и млекопитающих. Перед нами стояли задачи: установить основные морфометрические показатели головного мозга курицы домашней, кролика домашнего, лошади домашней, быка домашнего, козы домашней, овцы домашней, собаки домашней, кошки домашней, свиньи домашней, кабана центральноевропейского и рыси евразийской; изучить особенности строения системы полостей головного мозга данных животных; установить закономерности гистоструктуры и ультраструктуры сосудистых тел желудочков головного мозга; установить закономерности ультраструктурной организации гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров у животных. Цель исследования достигнута, а все задачи выполнены.

Установлено, что в морфологии головного мозга птицы и млекопитающих, включая формирование экстрамурального и распределение внутриорганного кровеносного русла, гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров, имеются общие закономерности структурирования, отражающие их филогенетическую близость. Установлены показатели массы головного мозга и его частей. На основе полученных данных мы пришли к выводу, что индекс церебрализации и коэффициент энцефализации могут быть признаны объективными для сравнительной характеристики интеллектуальных способностей животных. Установлено, что основными источниками кровоснабжения головного мозга у большинства животных являются сонные и позвоночные артерии, формирующие каротидный и вертебральный бассейны кровоснабжения. Однако у овцы домашней, свиньи домашней и кабана в кровоснабжении мозга принимает участие только каротидный бассейн. У парнокопытных и рыси евразийской в области основания головного мозга обнаружено наличие интрадуральной чудесной артериальной сети, имеющей выраженные видовые закономерности синтопии и морфометрических параметров. Определена морфология гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров у изученных животных. Показано, что в состав первого входят капилляры соматического типа, а второго – фенестрированные терминальные кровеносные сосуды.

5. ВЫВОДЫ

1. В морфологии головного мозга птицы и млекопитающих, включая формирование экстрамурального и распределении внутриорганного кровеносного русла, гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров, имеются общие закономерности структурирования, отражающие филогенетическую близость классов гомойотермных животных.

2. Разработаны: методика морфометрической оценки показателей массы головного мозга после его фиксации в 4,0% растворе формальдегида; методика изучения системы полостей мозга животных; методики изучения кровеносной системы головного мозга птицы и млекопитающих; методика изготовления рентгеноконтрастной массы для вазорентгенографии при посмертных исследованиях животных; методика двухсторонней ангиографии органов головы, головного мозга и шеи животных; способ изготовления рельефных слепков коры и ствола головного мозга животных.

3. Курица домашняя – лиссэнцефальное животное: для нее характерен зауропсидный тип строения головного мозга. Преобладающее развитие получает передний мозг. Плащ большого мозга несет одну борозду – *vallecula*, имеется двуххолмие с оптическими буграми. Новая кора, мозговой мост и мозолистое тело отсутствуют. Боковые доли мозжечка представлены парными клочками. У млекопитающих филогенез головного мозга детерминирован приоритетным развитием новой коры, формированием мозгового моста, полушарий мозжечка и каудальных бугров четверохолмия. Плащ большого мозга у них несет постоянные Сильвиеву, пограничную, поясную и коллозальную борозды. Каждому виду из отряда млекопитающих присущи особые закономерности их синтопии.

4. Масса головного мозга у изученных животных в среднем равна: у курицы домашней – $3,12 \pm 0,31$ г; у кролика домашнего – $10,85 \pm 1,07$ г; у лошади домашней – $488,36 \pm 46,79$ г; у свиньи домашней – $108,36 \pm 10,72$ г; у кабана центральноевропейского – $123,51 \pm 11,96$ г; у быка домашнего – $438,69 \pm 42,76$ г; у козы домашней –

131,12±12,87 г; у овцы домашней – 110,87±10,98 г; у собак крупных пород – 118,12±11,77 г; у собак средних пород – 82,31±8,09 г; у собак малых пород – 50,16±4,97 г; у кошки домашней – 22,37±2,13 г; у рыси евразийской – 98,26±9,36 г.

5. У птицы и млекопитающих ни абсолютные, ни относительные морфометрические параметры головного мозга не являются критериями оценки когнитивных способностей животных. Индекс церебрализации и коэффициент энцефализации могут быть признаны объективными для сравнительной характеристики интеллектуальных способностей животных. Индекс церебрализации у птицы составляет 0,005, у парнокопытных в среднем равен 0,096-0,420 у лошади домашней достигает 0,551, у кролика домашнего не превышает 0,018, а у хищных равен 0,128-0,491. Коэффициент энцефализации наибольший у собак малых пород и составляет 1,028, средние показатели от 0,824 до 0,436 характерен для козы, овцы, кошки, рыси евразийской и кабана центральноевропейского, а наименьший от 0,369 до 0,166 присущ кролику, свинье домашней и курице.

6. Основными источниками артериальной васкуляризации головного мозга птиц, парнокопытных, непарнокопытных, зайцеобразных и хищных животных являются сонные и позвоночные артерии, формирующие каротидный и вертебральный бассейны кровоснабжения. Только у млекопитающих сонные артерии образуют артериальное кольцо (Виллизиев круг), отсутствующее у птицы. На сектор каротидного бассейна у птицы приходится 84,47%, а на вертебральный сектор – 15,53% объема крови, поступающей к мозгу. У быка домашнего, зааненской козы эти параметры соответственно равны: 85,49 и 14,51%; 86,22 и 13,78%. Для хищных млекопитающих они составляют: у собаки домашней в среднем 73,53 и 26,47%; у рыси евразийской – 74,30 и 25,70%; у кошки домашней – 74,54 и 25,45%. У кролика они составляют 68,39 и 31,07%, а у лошади – 80,41 и 19,59%. У овцы домашней, свиньи домашней и кабана центральноевропейского в кровоснабжении головного принимает участие только каротидный бассейн.

7. У кролика, лошади, собаки, кошки и рыси на базальной поверхности продолговатого мозга располагается анастомоз ромбовидной формы, формирующийся

ветвями позвоночных артерий. Ростральный угол соустья переходит в базилярную артерию, а каудальный – в вентральную спинномозговую артерию. Ранее у животных он не был описан. Наличие анастомоза обеспечивает распределение кровотока как в шейном отделе спинного мозга, так и в ромбовидном мозге. При этом морфологически обеспечивается возможность перераспределения потоков крови между каротидным и вертебробазилярным бассейнами. Отсутствие подобной структуры у парнокопытных связано с тем, что их базилярная артерия образуется за счет ветвей затылочных артерий, имеющих каротидное происхождение.

8. У исследованных животных сонная артерия относится к сосудам мышечно-эластического типа. Базилярная артерия парнокопытных является сосудом смешанного типа, а у лошади и исследованных хищных животных – сосудом мышечного типа, что детерминировано источниками их образования. Базилярная артерия у парнокопытных имеет каротидное происхождение, а у других исследованных животных – вертебральное. Толщина стенки мозговой сонной артерии у парнокопытных в среднем равна $304,03 \pm 28,66$ мкм, доля меди в ней составляет 63,17%; у непарнокопытных эти параметры для внутренней сонной артерии соответственно равны $273,84 \pm 25,98$ мкм и 68,45%; для хищных они составляют $221,20 \pm 21,06$ мкм и 52,14% а для зайцеобразных $65,27 \pm 5,93$ мкм и 43,83%.

9. Суммарный диаметр просвета кровеносных сосудов, образующих чудесную сеть, в значительной степени превышает суммарный диаметр эфферентных мозговых сонных артерий. Установленная закономерность детерминирует возможность регулирования скорости кровотока в каротидной системе артерий, проникающих к тканям головного мозга. Так, у быка домашнего скорость кровотока может увеличиваться в 3,86 раза в сравнении с изначальной, у козы домашней – в 3,79 раза, у рыси евразийской – 2,98 аза, у романовской овцы – в 2,82 раза, у свиньи домашней – в 1,51 раза и у кабана центральноевропейского – в 1,46 раза.

10. У парнокопытных и рыси евразийской в области основания головного мозга располагается интрадуральная чудесная артериальная сеть, с выраженными

видовыми закономерностями синтопии и морфометрических параметров. Её функциями являются регуляция параметров гемодинамики, включая коллатеральный кровоток, термообмен, а, возможно, и транспорта гормонов гипофиза. У млекопитающих, лишенных чудесной артериальной сети основания головного мозга, регулирование гемодинамики осуществляется интракраниальной частью внутренней сонной артерии, а термообмен у лошади домашней – за счет ее синтопических отношений с воздухоносным мешком, сформированным расширением перепончатой части слуховой трубы. Объем чудесной артериальной сети основания головного мозга быка домашнего составил $29,18 \pm 2,61 \text{ см}^3$, у козы зааненской породы – $8,53 \pm 0,76 \text{ см}^3$, у кабана центральноевропейского – $6,84 \pm 0,57 \text{ см}^3$, у свиньи домашней – $6,43 \pm 0,51 \text{ см}^3$, а у рыси евразийской – $5,76 \pm 0,49 \text{ см}^3$.

11. Полости головного мозга птицы и млекопитающих имеют аналогичное строение и синтопию. Они представлены четвертым желудочком мозга, мозговым водопроводом, третьим и парными боковыми желудочками мозга. Вместе с тем, для этих образований у птицы и млекопитающих присущи выраженные видовые закономерности морфологии. У птицы мозговой водопровод имеет значительный внутренний диаметр, полость третьего желудочка приближается по форме к двояковогнутому диску, а боковые желудочки слабо развиты. У млекопитающих полости боковых желудочков обширны. Они включают в себя центральные части, роstralные, каудальные и вентральные рога. Роstralные из них соединяются с желудочками обонятельных луковиц, а вентральные простираются в височные доли полушарий конечного мозга.

12. Гематоэнцефалический барьер представляет собой совокупность гистологических структур, обеспечивающих избирательный двунаправленный поток веществ между кровью и тканями головного мозга. У птиц и млекопитающих он формируется аналогичными структурами: эндотелиоцитами капилляров соматического типа, непрерывной базальной мембраной, разрозненно лежащими перицитами и астроцитами, формирующими на отдельных участках капилляра «муфты».

У птиц астроциты контактируют с базальной мембраной капилляра исключительно за счет ножек, а у млекопитающих – еще и за счет поверхности тела астроцита.

13. У птицы и млекопитающих в желудочках головного мозга располагаются сосудистые тела. Они формируются складками мягкой мозговой оболочки, приносящими и выносящими кровеносными сосудами, включая звенья гемомикроциркуляторного русла. Сосудистые тела снабжены ворсинками, покрытыми кубическим эпителием. Каждая из них содержит сосудистую петлю, сформированную капилляром фенестрированного типа трех видов. В стенке капилляров первого вида отсутствуют перициты; стенка капилляров второго вида они имеются, а для капилляров третьего вида характерно наличие монослоя, сформированного несколькими перицитами. Сосудистые тела обеспечивают синтез и поток ликвора по полостям мозга.

14. К структурам, образующим гематоликворный барьер у животных, относятся: капилляр висцерального типа с фенестрированными эндотелиоцитами, его непрерывная базальная мембрана, соединительнотканые элементы толщи ворсинки сосудистого тела, кубического эпителия и его непрерывная базальная мембрана.

6. ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ И РЕКОМЕНДАЦИИ ПРОИЗВОДСТВУ

Полученные данные о морфологии и васкуляризации головного мозга животных используются в учебном процессе и при проведении научно-исследовательской работы в ряде высших учебных заведений РФ. Разработанные методики морфометрической оценки показателей массы головного мозга после фиксации его в 4,0% растворе формальдегида, изучения системы полостей мозга животных, изучения кровеносной системы головного мозга птицы и млекопитающих, изготовления рентгеноконтрастной массы для вазорентгенографии при посмертных исследованиях животных, двухсторонней ангиографии органов головы, головного мозга и шеи животных, изготовления рельефных слепков коры и ствола головного мозга животных, являются легко исполнимыми и универсальными. Они рекомендуются к использованию в качестве базовых при проведении научно-исследовательской работы, касающейся морфологии и васкуляризации головного мозга.

Установленные закономерности рекомендуем использовать в лабораториях, изучающих фило- и онтогенез центральной нервной системы, морфологию и физиологию головного мозга млекопитающих и птиц, при проведении научно-исследовательской работы по изучению проницаемости гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров, изучению видовой, сравнительной и породной морфологии и патоморфологии головного мозга животных. Они являются основополагающими источниками информации при проведении диагностических, профилактических и лечебных мероприятий, а также при изучении патогенеза различных заболеваний, связанных с нарушением мозгового кровообращения.

Фактический материал диссертации по морфологии головного мозга животных рекомендуем использовать при написании соответствующих разделов учебников и учебных пособий по анатомии и физиологии животных, а также при составлении атласов по анатомии головного мозга млекопитающих и птицы.

7. ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ

Результат проведенного исследования – установлены закономерности морфологии головного мозга, его экстра- и интрамуральной васкуляризации, гисто- и ультраструктура гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров. Дальнейшие исследования по обозначенной тематике видятся в изучении: сравнительной морфологии отдельных структур головного мозга в связи с когнитивными возможностями животных; геронтологических закономерностей васкуляризации отделов головного мозга, как предрасполагающих факторов в возникновении ишемических и геморрагических инсультов; определении степени проницаемости лекарственных и токсических препаратов, вирусов и микроорганизмов через гематоэнцефалический и гематоликворный барьеры; морфологии сосудистых тел полостей головного мозга животных с целью познания патогенеза нарушений синтеза, транспорта и утилизации цереброспинальной жидкости.

8. ЛИТЕРАТУРА

1. Автандилов, Г. Г. Медицинская морфометрия / Г. Г. Автандилов – Москва : Медицина, 1990. – 384 с.
2. Автандилов, Г. Г. Основы количественной патологической анатомии / Г. Г. Автандилов – Москва : Медицина, 2002. – 350 с.
3. Акбаев, М. Ш. Паразитология и инвазионные болезни животных / М. Ш. Акбаев, Ф. И. Василевич, Р. М. Акбаев и др. [и др.] ; под ред. М. Ш. Акбаева. – 3-е изд., перераб. и доп. - Москва : Колос, 2008. - 743 с.
4. Акбаев, Р. М. Ценуроз церебральный: распространение в Карачаево-Черкесской республике / Р. М. Акбаев, Т. Ю. Воробьева, Б. К. Лайпанов // Актуальные проблемы ветеринарной медицины, зоотехнии и биотехнологии: сб. науч. тр. – Москва : МГАВМиБ, 2014. -С. 95-97.
5. Акулинин, В. А. Цитоархитектоника различных долей коры головного мозга человека при хронической ишемии/ В. А. Акулинин, А. В. Сергеев, С. С. Степанов, А. В. Мыщик, Т. Ю. Понкратова, Г. А. Хонин// Омский научный вестник. 2015. № 2 (144). С. 5-9.
6. Алиев, Н. И. и др. Изменение артериальных источников головного мозга плацентарных млекопитающих в эволюционном аспекте [Текст] : материалы докладов IX конгресса Международной Ассоциации морфологов (г. Бухара, Республика Узбекистан, 14-17 мая 2008 г.) / Н. И. Алиев, В. Б. Шадлинский, Дж. А. Наджафов // Морфология : научно-теоретический медицинский журнал. - 2008. - Т. 133, № 2. - С. 9.
7. Андреева, Н. Г. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных / Н. Г. Андреева, Д. К. Обухов. – Москва : Лань, 1999. – 384 с. ; ил.
8. Аникин, И. А. Мозжечок (сообщение первое: анатомо-функциональные особенности, симптоматика заболеваний) / И. А. Аникин, В. И. Бабияк, В. А. Воронов, Н. Е. Конеченкова, А. Н. Пашинин // Рос. оториноларингология. – 2012. - № 4(59). - С. 15-21.

9. Анисимов, А. Г. Рост и развитие птенцов разных эколого-физиологических групп. Сообщение 1. Рост головного мозга и почек / А. Г. Анисимов, А. С. Родимцев // Вестн. ТГУ. – 2014. – Т. 19, вып. 1. – С. 182-188.
10. Антипова, Л. В. Анатомия и гистология сельскохозяйственных животных / Л. В. Антипова, В. С. Слободяник, С. М. Сулейманов – Москва : КолосС, 2007. – 384 с.
11. Асфандияров, Р. И. Анатомические особенности позвоночной артерии человека, обеспечивающие защиту от гидродинамического удара / Р. И. Асфандияров, Б. Т. Куртусунов // Астрахан. мед. журн. – 2009. – Т. 4, № 2. – С. 35-39.
12. Афанасьев, Ю. И. Мозжечок // Гистология / Ред. Ю. И. Афанасьев, Н. Г. Привес, Л. К. Лысенков. – Москва : Медицина, 1989. – С. 310-314.
13. Бабик, Т. М. Ворсинки сосудистых сплетений желудочков головного мозга человека // Морфология. – 2002. – Т. 121, № 2/3. – С. 16.
14. Баев, А. А. [и др.]. Магнитно-резонансная томография головного мозга. Нормальная анатомия / А. А. Баев [и др.]. – Москва : Медицина, 2000. – 128 с.
15. Байбаков, С. Е. Закономерности постнатального морфогенеза головного мозга и черепа человека по данным магнитно-резонансной томографии: автореф. дис. ... д-ра. мед. наук : 14.00.02 / С. Е. Байбаков. – Санкт-Петербург, 2008. – 35 с.
16. Бархатова, В. П. Нейротрансмиттерная организация и функциональное значение мозжечка // Анналы клин. и эксперимент. неврологии. – 2010. – Т. 4, № 3. – С. 44-49.
17. Белопасов, В. В. Сосудистые сплетения в системе адаптации новорожденных к гипоксии / В. В. Белопасов, Л. Г. Сентюрова, В. В. Васильева // Материалы Третьей Всерос. конф. «Гипоксия. Механизмы, адаптация, коррекция». – Москва, 2002. – С. 123-124.

18. Березюк, М. В. Макроморфология и цитоархитектоника мозжечка диких нелетающих и одомашненных птиц // Sworld: сб. науч. тр. – 2013. – Т. 36, № 2. – С. 44-47.
19. Бианки, В. Л. Асимметрия мозга животных / В. Л. Бианки. – Ленинград : Наука, 1985. – 295 с.
20. Богословская, Л. С. Анатомия мозга и цитоархитектоника больших полушарий пингвинов / Л. С. Богословская, Е. Л. Крушинская // Сенсорные системы и головной мозг птиц. – Москва, 1980. – С. 180-195.
21. Богословская, Л.С. Материалы по морфологии конечного мозга птиц // Анализаторные системы и ориентационное поведение птиц. – Москва, 1971. – С. 53-55.
22. Борисенко, М. В. Гемодинамика в средних мозговых артериях в норме и при ишемическом инсульте по данным МРТ/ М. В. Борисенко, Ю. А. Станкевич, Л. А. Шрайбман, О. Б. Богомякова, А. А. Тулупов // Вестн. Новосибир. гос. ун-та. Серия: Биология, клиническая медицина. – 2013. – Т. 11, № 4. – С. 123-129.
23. Бушукина, О. С., Мусина, Л. А. Кровоснабжение шейного отдела спинного мозга собаки // Иппология и ветеринария. – 2018. – № 1 (27). С.99-101.
24. Василевич, Ф. И. Паразитарные болезни плотоядных животных : Монография / Ф. И. Василевич, Н. В. Есаулова, Р. М. Акбаев – Москва, 2010. – 149 с.
25. Васина, Л. В. Функциональная гетерогенность эндотелия (обзор) / Л. В. Васина, Т. Д. Власов, Н. Н. Петрищев // Артериальная гипертензия. – 2017. – Т. 23, № 2. – С. 88-102.
26. Веремеева, С. А., Сидорова, К. А. Морфологическая оценка желудка и его сосудистой системы у кроликов/Аграрный вестник Урала. 2017. № 6 (160). С. 1.
27. Вовк, О. Ю. Гистотопографические и биомеханические особенности твердой оболочки головного мозга человека / О. Ю. Вовк, Ю. П. Журавлева // Мир медицины и биологии. – 2009. – Т. 5, № 3. – С. 44-47.

28. Вовк, О. Ю. Гистотопографические особенности артериовенозных структур твердой оболочки головного мозга / О. Ю. Вовк, Д. Ю. Федоров, М. М. Солодкая, Ю. В. Богуславский, О. В. Редякина // *Universum: медицина и фармакология*. – 2015. – № 7/8 (19). – С. 5.

29. Вовк, О. Ю. Краниотопографические особенности венозных образований твердой оболочки головного мозга / О. Ю. Вовк, Ю. В. Богуславский, А. А. Шмаргалев // *Морфология*. – 2016. – Т. 10, № 3. – С. 77-80.

30. Вовк, Ю. Н. Возрастные особенности послойной топографии конвексимальной части твердой части твердой оболочки головного мозга человека / Ю. Н. Вовк, А. А. Кувенев // *Эксперимент. и клин. мед.* – 2014. – № 2. – С. 49-53.

31. Воронов, Л. Н. Морфофизиологические закономерности совершенствования головного мозга и других органов птиц / Л. Н. Воронов. – Москва : Изд-во МГУ, 2003. – 111 с.

32. Воронов, Л. Н. Новая методика оценки взаиморасположения структурных компонентов в нервной ткани / Л. Н. Воронов, В. Ю. Константинов // *Морфология в теории и практике: сб. материалов и тез.* – Чебоксары, 2012. – С. 159-162.

33. Воронов, Л. Н. Особенности строения конечного мозга у перелётных и оседлых птиц / Л. Н. Воронов, Ф. С. Алексеев, В. Ю. Константинов // *Рус. орнитол. журн.* – 2015. – Т. 24, № 1203. – С. 3745-3750.

34. Воронова, Н. В. Анатомия центральной нервной системы / Н. В. Воронова, Н. М. Климова, А. М. Менджерский. – Москва : Аспект Пресс, 2005. – 128 с. – ISBN 5-7567-0388-8.

35. Вракин, В. Ф. Анатомия и гистология домашней птицы / В. Ф. Вракин, М. В. Сидорова. – Москва : Колос, 1984. – 288 с.

36. Вракин, В. Ф. Морфология сельскохозяйственных животных. Анатомия и гистология с основами цитологии и эмбриологии / В. Ф. Вракин, М. В. Сидорова, В. П. Панов, А. Э. Семак – Москва : Гринлайт, 2008. – 616 с.

37. Выдрина, М. И. Артерии области височно-нижнечелюстного сустава козы зааненской породы / М. И. Выдрина, Н. В. Зеленецкий // Актуальные вопр. ветеринар. биологии. – 2012. – № 2(14). – С. 11 – 13.
38. Гавриленко, О. О. Відмінності компютерно-томографічних розмірів мозочка у юнаків та дівчат різних самотипів // Вісник морфології. – 2010. – № 16(1) – С. 179-183.
39. Гайворонский, А. И. Морфометрическая характеристика ствола головного мозга человека при различных способах бальзамирования и по данным магнитно-резонансной томографии / А. И. Гайворонский, И. В. Гайворонский, Н. Ф. Фомин, Г. Е. Труфанов, В. А. Фокин, М. В. Лыткин, Ю. Н. Припорова, // Вестн. Рос. военно-мед. акад. – 2011. – № 4 (36). – С. 148-151.
40. Галитовская, Н. В. Анатомическая характеристика отделов головного мозга у курицы и индейки домашних / Н. В. Галитовская, О. С. Гольдштейн // Развитие научной, творческой и инновационной деятельности молодежи : материалы VII Всерос. науч.-практ. заочной конф. молодых ученых. – 2015. – С. 135-137.
41. Гасанова, И. Х. Морфофункциональные особенности сосудистых сплетений желудочков головного мозга // Украин. морфол. альм. имени профессора В. Г. Ковешникова. – 2011. – Т. 9, № 3. – С. 73-75.
42. Гасанова, И. Х. Сосудистый компонент в сосудистых сплетениях желудочков головного мозга / И. Х. Гасанова, В. Н. Куница, З. Х. Гасанли, О. Н. Мясникова, Э. Г. Аллахвердиев, // Наука и образование: новое время. – 2018. – № 4 (27). – С. 203-212.
43. Гелашвили, О. А. Эпифизы домашних птиц / О. А. Гелашвили, С. А. Хуртин // Тенденции науки и образования в современном мире. – 2016. – № 12-3. – С. 22-24.
44. Гладилин, Ю. А. Вариантная анатомия внутренней сонной артерий, артериального круга большого мозга и мозговых артерий : автореф. дис. ... д-ра мед. наук : 14.00.02 / Ю. А. Гладилин ; Морд. гос. ун-т им. Н.П. Огарева. – Саранск, 2004. – 41 с.

45. Головченко, Ю. И. Современные представления о физиологии и патологии эндотелия сосудов головного мозга / Ю. И. Головченко, М. А. Трещинская // Украин. химиотерапевт. журн. – 2008. – № 1/2 (22). – С. 21-28.
46. Гольдштейн, Н. Р. Гематоэнцефалический барьер открыт/ Н. Р. Гольдштейн, Д. Тертеров, А. А. Каменский, Г. И. Ковалев, Ю. А. Золотарев, Г. Н. Авакян, С. Тертеров // Биохимия. – 2012. Т. – 77, № 5. С. 525-532.
47. Горальский, Л. П. Макро- и микроскопическое строение мозжечка домашних животных / Л. П. Горальский, В. М. Солимчук // Учен. зап. УО ВГАВМ. – 2015. – Т. 51, вып. 1, ч. 1. – С. 29-31.
48. Горальский, Л. П. Основы гистологической техники и морфофункциональные методы исследований в норме и при патологии : учеб. пособие / Л. П. Горальский, В. Т. Хомич, А. И. Кононский. – Житомир : Полесье, 2005. – 288 с.
49. Грибова, А. А., Прусаков, А. В. / Методика изучения артериального русла у животных. Материалы международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Знания молодых для развития ветеринарной медицины и АПК страны». СПб, 2016. – С. 55-56.
50. Гудин, В. А. Физиология и этология домашней птицы / В. А. Гудин, В. Ф. Лысов, В. И. Максимов. – Москва : Лань, 2010. – 336 с.
51. Гунас, І. В. Комп'ютерно-томографічні розміри мозочка то основних ядер кінцевого мозку в юнацькому віці / І. В. Гунас, О. О. Гавриленко, Ю. Й. Рудий // Клінічна анатомія та оперативна хірургія. – 2010. – Т. 9, № 2. – С. 78-83.
52. Гундарева О. П. Возрастная структурно-функциональная перестройка коры мозжечка лабораторных крыс / О. П. Гундарева, Н. В. Маслов // Журн. анатомии и гистопатологии. – 2013. – Т. 2, № 3 (7). – С. 32-36.
53. Гусев, Д. В. Морфометрическая характеристика мозжечка и его отделов в раннем плодном периоде человека // Вестн. новых мед. технологий. – 2013. – Т. XX, № 2. – С. 44-47.

54. Гущин, Я. А., Мужикян, А. А. Влияние фиксирующих жидкостей на микроскопическую структуру органов мелких лабораторных животных/ Международный вестник ветеринарии, 2014, № 3. – С. 88-94.
55. Дарий, А. Взаимоотношения тканевых структур в сосудистых сплетениях третьего и четвертого желудочков головного мозга // Клінічна та експериментальна патологія. – 2010. – Т. IX, № 4 (34). – С. 27-31.
56. Дмитриева, В. Г. Общая сонная артерия и ее ветви у нутрии / В. Г. Дмитриева // Междунар. вестн. ветеринарии. – 2009. – № 1. – С. 48-50.
57. Дмитриева, В. Г. Общая сонная артерия нутрии // Иппология и ветеринария. – 2011. – № 1. – С. 83-86.
58. Донкова, Н. В. МРТ-диагностика поражений головного и спинного мозга у животных / Н. В. Донкова, О. В. Радченко // Вестн. КрасГАУ. – 2010. - № 10. - С. 140-145.
59. Дроздова, Л. И. Микроструктура гематоэнцефалитического барьера у разновозрастной птицы/Л. И. Дроздова, С. В. Мадонова // Ветеринарная патология, 2015,N № 3 (53).-С.59-64.
60. Дроздова, Л. И. Гистогематические барьеры и их роль в патологии/ Омский научный вестник. 2004. № S1-1 (26). С. 179-180.
61. Дроздова, Л. И. Патоморфогенез гематоплацентарного барьера при цирковиральной инфекции свиней/ В сборнике: Современные проблемы и научное обеспечение развития животноводства материалы международной научно-практической конференции. ФГБОУ ВПО «Омский государственный аграрный университет им. П. А. Столыпина». 2016. С. 77-80.
62. Дроздова, Л. И. Патоморфология плацентарного барьера животных монография / Л. И. Дроздова ; М-во сельского хоз-ва Российской Федерации, ФГОУ ВПО "Уральская гос. с.-х. акад.". Екатеринбург, 2011.
63. Дроздова, Л. И. Патологическая анатомия современного клещевого энцефалита на Урале / Л. И. Дроздова, Б. А. Ерман, Л. Н. Зайцева, Л. Г. Тулакина // Екатеринбург, 1999.

64. Дроздова, Л. И. Микроструктура гематоэнцефалического барьера у разновозрастной птицы / Л. И. Дроздова, С. В. Мадонова // Ветеринарная патология. 2015. № 3 (53). С. 59-64.
65. Дроздова, Л. И. Инфекционный энцефаломиелит у бройлеров/ Л. И. Дроздова, Н. В. Садовников //Аграрный вестник Урала. 2006. № 6. С. 50.
66. Дроздова, Л. И. Патоморфогенез плацентарного барьера при хламидиозе животных/ Л. И. Дроздова, К. А. Сидорова, О. В. Кочетова, Н. А. Татарникова, Е. А. Костяева, И. В. Штенцова, Д. Ю. Созинов, А. А. Беккер // Аграрный вестник Урала. 2007. № 6 (42). С. 67-69.
67. Дроздова, Л. И. Сравнительная морфология плацентарного барьера морских свинок при бруцеллезе и хламидиозе/ Л. И. Дроздова, Н. А. Татарникова // в сборнике: Материалы Международной научно-производственной конференции по актуальным проблемам Агропромышленного комплекса 2003. С. 43-45.
68. Евсюков, О. Ю. Патоморфологические особенности головного мозга при моделировании алиментарного дефицита магния : дис. ... канд. мед. наук : 14.03.02 / О. Ю. Евсюков. – Волгоград, 2013. – 23 с.
69. Егорова, М. В. Морфометрические особенности нейронов коры полушарий мозжечка головного мозга белых крыс / М. В. Егорова, О. С. Шубина // Медико-биол. науки. - 2016. - № 2. - С. 82-89.
70. Елубаева, А. М. Врожденное отсутствие внутренней сонной артерии. Случай из практики / А. М. Елубаева, М. Ж. Курманбаева, Г. К. Тулекукенова // Вестн. АГИУВ. – 2011. – Специал. вып. – С. 36-37.
71. Ерениев, С. И. Структурно-функциональная характеристика коры сомоторной области мозга крыс после многократных аудиогенных судорожных пароксизмов и применения иммуносупрессивных доз циклофосфана/ С. И. Ерениев, В. В. Семченко, С. С. Степанов. Вестник Омского государственного аграрного университета. 2018. № 2 (30). С. 88-94.

72. Ефимов, А. А. Морфологический анализ возрастных изменений артериальной стенки // Рос. медико-биол. вестн. им. академика И. П. Павлова. – 2011. – № 3. – С. 8-12.
73. Ефимов, А. А. Толщина стенки крупных артерий человека как метрический биомаркер возрастных изменений артериальной системы для определения возраста в судебно-медицинской практике / А. А. Ефимов // Морфология. – 2008. – Т. 133, № 2. – С.46.
74. Ефимова, А. М., Бушукина, О. С. Микроморфология стенок бедренных артерии и вены свиньи/ Иппология и ветеринария. – 2018. № 2 (28). – С. 60-63.
75. Железкова, А. А. Возрастные особенности линейной и объемной скорости кровотока во внутренних сонных артериях / А. А. Железкова, Ю. Ю. Скоробогатов, О. В. Филатова // Изв. Алтайс. гос. ун-та. – 2010. – № 3/2. – С. 29-34.
76. Жулев, Н. М. Цереброваскулярные заболевания. Профилактика и лечение инсультов // Н. М. Жулев, В. Г. Пустозеров, С. Н. Жулев. – Санкт-Петербург: Невский диалект, 2002. – С. 384.
77. Жункейра, Л. К. Гистология. Атлас / Л. К. Жункейра, Ж. Карнейро [Пер. с англ. под ред. проф. В. Л. Быкова]. – Москва : ГЭОТАР-Медиа, 2009. – 576 стр. ISBN 978-5-9704-1352-4).
78. Западнюк, И. П. Лабораторные животные / И. П. Западнюк [и др.].- Киев : Вища школа, 1983. – 383 с.
79. Зверева, Е. Е. Шишковидное тело и ликворная система: морфофункциональные основы взаимодействия / Журн. анатомии и гистологии. – 2015. – Т. 4, № 4. – С. 9-17.
80. Зеленовский, Н. В. «Анатомия рыси евразийской» Том 1 «остеология, артрология, миология, ангиология). Монография/ Н. В. Зеленовский, М. В. Щипакин, А. В. Прусаков, С. В. Вирунен, Д. С. Былинская, В. В. Шедько, Д. В. Васильев, Е. О. Чуркина // СПб, НЧОУ ВПО «Национальный открытый институт, г. Санкт-Петербург, 2015. 71 иллюстрация. – 168 с.

81. Зеленовский, Н. В. Анатомия животных [Электронный ресурс] : 2018-07-12 / Н. В. Зеленовский, М. В. Щипакин. – Электрон. дан. – Санкт-Петербург : Лань, 2018. – 484 с. – Режим доступа: <https://e.lanbook.com/book/107929>. – Загл. с экрана. – 1.06.2018.
82. Зеленовский, Н. В. Анатомия животных [Электронный ресурс] : учебное пособие / Н. В. Зеленовский, К. Н. Зеленовский. – Санкт-Петербург : Лань, 2014. – 848 с.
83. Зеленовский, Н. В. Анатомия и физиология животных / Н. В. Зеленовский, А. П. Васильев, Л. К. Логинова. – Москва : Академия, 2008. – 464 с.
84. Зеленовский, Н. В. Клиническая анатомия лошади / Н. В. Зеленовский, В. И. Соколов. – Санкт-Петербург : ГИОРД, 2001. – 408 с.
85. Зеленовский, Н. В. Международная ветеринарная анатомическая номенклатура на латинском и русском языках. *Nomina Anatomica Veterinaria* : учебное пособие / Н. В. Зеленовский. Санкт-Петербург : Лань, 2013. – 400 с.
86. Зеленовский, Н. В. Практикум по ветеринарной анатомии : Учеб. для студ. вузов. Т. 3. Неврология. Органы чувств. Особенности строения домашней птицы / Н. В. Зеленовский, А. А. Стекольников, К. В. Племяшов ; Под ред. Н. В. Зеленовского. – Санкт-Петербург : Логос, 2005. – 132 с. : ил. – ISBN 5-86466-045-0.
87. Зеленовский, Н. В., Хонин, Г. А. Анатомия собаки и кошки. – СПб.: Логос, 2004. – 344 с.
88. Зорина, З. А. Высшая нервная деятельность серой вороны / З. А. Зорина, А. А. Смирнова, М. Г. Плескачева // Серая ворона (*Corvus cornix*) антропогенных ландшафтах Палеарктики (Проблемы синантропизации и урбанизации). – Иваново : Х-Пресс, 2007. – С. 205-265.
89. Зорина, З. А. Новое о мозге и когнитивных способностях птиц / З. А. Зорина, Т. А. Обозова // Зоол. журн. – 2011. – Т. 90, № 7. – С. 784-802.
90. Иванов, С. А. Макро- и микроморфология головного мозга и мозжечка у белой крысы // Вестн. БГАУ. – 2014. – № 4. – С. 30-35.

91. Ипастова, И. Д. Влияние димесфосфона на макроморфологию головного мозга крысы / И. Д. Ипастова, Н. П. Перфильева // Вестн. Ульянов. гос. с.-х. акад. – 2012. – №3 (19). – С. 77-81.
92. Ипастова, И. Д. Макро- и микроморфология головного мозга и мозжечка белой крысы // Вестн. Башкир. гос. аграр. ун-та. – 2014. – № 4 (32). – С. 30-35.
93. Казакова, С. С. Магнитно-резонансно-томографическая анатомия мозжечка // Рос. медико-биол. вестн. им. академика И. П. Павлова. – 2009. – № 2. – С. 33-37.
94. Калиниченко, С. Г. Кора мозжечка / С. Г. Калиниченко, П. А. Мотавкин. – Москва : Наука, 2005. – 320 с.
95. Калиниченко, С. Г. Нейроны коры мозжечка, нейрохимическая и пространственная организация : дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.25 / С. Г. Калиниченко. – Владивосток, 2003. – 558 с.
96. Кан, И. В. Конституциональные особенности гистоархитектоники стенки сонных артерий человека / И. В. Кан, А. А. Левенец, П. А. Самотесов // Альм. молодой науки. – 2014. - № 3. – С. 12-17.
97. Каркищенко, Н. Н. Основы биомоделирования / Н. Н. Каркищенко. – Москва : Изд-во ВПК, 2005. – 608 с.: ил.
98. Кескпайк, Ю. Частота сердечных сокращений у птиц в полете / Ю. Кескпайк, Р. Лехт, П. Хрома // Рус. орнитол. журн. – 2012. – Том. 21, Экспресс-выпуск № 719. – С. 97-98.
99. Киладзе, А. Б. Морфометрические параметры мозжечка африканского страуса // Главный зоотехник. – 2013. – № 6. – С. 30-34.
100. Киселев, В. В. Томас Уиллис и «Виллизиев круг» / В. В. Киселев, С. А. Кутя // Журн. анатомии и гистологии. – 2016. – Т. 5, № 3. – С. 105-109.
101. Климов, А. Ф. Анатомия домашних животных / А. Ф. Климов, А. И. Акаевский. – Изд. 7-е. – Москва : Лань, 2003. – 1040 с.

102. Климов, А. Ф. Анатомия домашних животных / А. Ф. Климов, А. И. Акаевский. – Москва : Лань, 2011. – 1040 с.
103. Козлов, В. И. Анатомия сердечно-сосудистой системы: учебное пособие для студентов медицинских вузов / В. И. Козлов. – Москва : Практическая медицина, 2013. – 192 с.
104. Козлов, Н. А. Частная гистология домашних животных : учебное пособие / Н. А. Козлов, В. В. Яглов. - М. : Зоомедлит, 2007. – 279 с.
105. Коломийцев, А. К. Морфологические изменения в ретикулярной формации продолговатого мозга в зависимости от возраста / А. К. Коломийцев, М. В. Куркубет, Л. В. Мартынова // Евразийс. Союз Ученых (ЕСУ). – № 3/5(12). – 2015. – С. 85-86.
106. Конопелько, Г. Е. Спинномозговая жидкость: образование, циркуляция, отток: учеб.-метод. пособие / Г. Е. Конопелько. – Минск, 2000. – 15 с.
107. Константинов, Л. В. Организация конечного мозга серой вороны *Corvuscoronacorpix* / Л. В. Константинов, Д. К. Обухов // Рус. орнитол. журн. – 1999. – Т. 8, № 66. – С. 3-15.
108. Коржевский, Д. Э. Структурные основы становления гематоликворного барьера у человека // Успехи физиол. наук. – 2002. – Т. 33, № 4. – С. 43-52.
109. Коржевский, Д. Э. Тканевая организация и развитие сосудистого сплетения головного мозга человека // Морфология. – 1998. – Т. 113, вып. 2. – С. 105-114.
110. Косминков, Н. Е. Борьба с ценурозом – насущная проблема в овцеводстве / Н. Е. Косминков, Б. К. Лайпанов // Информац. бюл. Национального союза овцеводов РФ. – 2010. – № 2. – С. 60-62.
111. Кошак, К. В. Динамика морфологических изменений фибрина в мягких оболочках и веществе головного мозга при острой черепно-мозговой травме : дис. ... канд. мед. наук : 14.00.15 / К. В. Кошак. – Новосибирск, 2009. – 86 с.

112. Крылов, В. В. Топографо-анатомические особенности строения средней мозговой артерии / В. В. Крылов, А. В. Природов, Г. Ф. Добровольский // Нейрохирургия. – 2005. – № 4. – С. 27-31.
113. Крылов, В. В. Хирургическое лечение гипертензивных гематом мозжечка / В. В. Крылов, В. Г. Дашьян // Неврология и ревматология : приложение к журналу Consilium Medicum. – 2009. – № 2. – С. 9-13.
114. Кувенев, А. А. Особенности строения базальной части твердой оболочки головного мозга человека // Укр. журн. клінічної та лабораторної медицини. – 2013. – Т. 8, № 3. – С. 59-63.
115. Куклин, А. Е. Морфология дорзального ядра блуждающего нерва крупного рогатого скота / А. Е. Куклин, Б. В. Смолянинов // Біологія тварин. – 2014. – Т. 16, № 4. – С. 78-85.
116. Курбанова, Г. В. Стереотаксический анализ и цитоархитектоника лимбических структур мозга козы : дис. ... д-ра биол. наук : 16.00.02 / Г. В. Курбанова. – Алматы, 2000. – 312 с.
117. Курбанова, Г. В. Структурная организация обонятельной луковицы козы / Г. В. Курбанова, Н. К. Хайтметова // Вестн. Кыргыз. национал. аграр. ун-та им. К. И. Скрябина. – 2014. – № 1(30). – С. 72-75.
118. Курбанова, Г. В. Структурная организация обонятельной луковицы козы / Г. В. Курбанова, Н. К. Хайтметова // Вестн. Кыргыз. национал. аграр. ун-та им. К. И. Скрябина. – 2014. – № 1(30). – С. 72-75.
119. Куртусунов, Б. Т. Вариантная анатомия позвоночных артерий по данным мультиспиральной компьютерной томографии // Астрахан. мед. журн. – 2010. – Т. 5, № 3. – С. 39-41.
120. Куртусунов, Б. Т. Варианты изгибов позвоночных артерий по данным мультиспиральной компьютерной томографии // Саратов. науч.-мед. журн. – 2010. – Т. 6, № 3. – С. 498-499.

121. Кутя, С. А. Об эпонимах артерий головного мозга / С. А. Кутя, В. В. Киселев, В. С. Пикалюк, Г. А. Мороз, М. А. Кривенцов // Журн. неврологии и психиатрии им. С. С. Корсакова. – 2016. – Т. 116, № 12/2. – С. 45-48.
122. Ландышева, А. Ю. Морфометрические особенности конечного мозга волнистого попугая / А. Ю. Ландышева, В. В. Алексеев // Вестн. Чуваш. гос. педагог. ун-та им. И.Я. Яковлева. – 2016. – № 2(90). – С. 10-16.
123. Лебедев, В. В. Гематоэнцефалический барьер в практической нейрохирургии / В. В. Лебедев // Нейрохирургия. – 2006. – № 2. – С. 6 – 11.
124. Лебедев, М. И. Особенности анатомии домашней птицы // Анатомия домашних животных / М. И. Лебедев, А. И. Акаевский, С. Н. Боголюбский, Г. Г. Воккен. [и др.]. – Москва, 1971. – Ч. 3. – С. 313-370.
125. Левченко, О. В. Болит ли голова у дятла? / О. В. Левченко, Д. В. Ховрин // Нейрохирургия. – 2010. – № 3. – С.3-5.
126. Ленченко, Е. М. Цитология, гистология и эмбриология / Е.М Ленченко. - М.: Колос, 2009. – 367 с. ISBN: 9785953206358.
127. Лосева, Е. В. Нейрогенез в зрелой обонятельной луковице и его возможное функциональное предназначение / Е. В. Лосева, С. В. Карпун // Успехи физиол. наук. – 2004. – Т. 35, № 4. – С. 11-18.
128. Люнькова, Р. Н. Индивидуальная анатомическая изменчивость верхней мозжечковой артерии / Р. Н. Люнькова, В. В. Крылов // Нейрохирургия. – 2014. – № 2. – С.17-32.
129. Лященко, Д. Н. Макроскопическая анатомия мозгового моста человека в промежуточном плодном периоде человека / Д. Н. Лященко, Д. В. Гусев // Современ. проблемы науки и образования – 2015. – № 4.
130. Мадонова, С. В. Морфология головного мозга цыплят разного возраста // Рациональное использование природных и биологических ресурсов в сельском хозяйстве: сбор. материалов 21 междунар. науч.-практич. конференц.- Екатеринбург, 2014. – С. 111-113.

131. Мадонова, С. В. Морфология головного мозга цыплят суточного возраста // Современные проблемы патологической анатомии, патогенеза и диагностики болезней животных: сбор. науч. тр. по материалам 18-ой междунар. науч.-методич. конференц. – Москва, 2014. – С.169-171.

132. Мадонова, С. В. Морфофункциональные особенности мозга цыплят-бройлеров ростового и финишного периодов // Аграр. вестн. Урала. – 2013. – № 6 (112). – С. 21-22.

133. Малофеев, Ю. М. Артериальное кровоснабжение органа зрения у марала / Ю. М. Малофеев, Г. М. Бассауэр // Вестн. Алтайс. гос. аграр. ун-та. – 2012. – № 7 (93). – С. 56-61.

134. Мануйлов, Э. А. Васкуляризация головного мозга и его оболочек у маралов и помесей черно-пестрого крупного рогато скота в возрастном аспекте : автореф. дис. ... канд. ветеринар. наук. – Барнаул 2001. – 178 с.

135. Маркевич, Н. А. Сравнительно-анатомическое исследование морфометрических параметров черепа, головного мозга и мозжечка у беспородных белых крыс / Н. А. Маркевич, В. Ю. Калюжка, В. А. Плеханова // Science4health 2013. Клинические и теоретические аспекты современной медицины : материалы V Междунар. науч. конф. (29 окт. – 2 нояб. 2013). – Москва, 2013. – 199 с.

136. Маркелова, М. В. Морфометрические особенности магистральных артерий головы по данным дуплексного сканирования / М. В. Маркелова // Омский науч. вестн. – 2008. – № 1(65). – С. 57-61.

137. Медведев, Ю. А. Новая концепция происхождения бифуркационных аневризм артерий основания головного мозга / Ю. А. Медведев, Ю. М. Забродская. – Санкт-Петербург : Изд-во РНХИ им. А. Л. Поленова, 2000. – 168 с.

138. Моргун, А. В. Основные функции гематоэнцефалического барьера / А. В. Моргун // Сибирский медицинский журнал (г. Иркутск). – 2012. – Т. 109, № 2. – С. 5-8.

139. Москаленко, Ю. Е. Проблемы регуляции мозгового кровообращения и их связь с ликвородинамикой / Ю. Е. Москаленко // Регионарное кровообращение и микроциркуляция. – 2002. – № 1. – С. 78–82.

140. Мотавкин, П. А. Гистофизиология сосудистых механизмов мозгового кровообращения / П. А. Мотавкин, В. М. Черток. – Москва : Медицина 1980. – 200 с.

141. Мужикян, А. А., Макарова, М. Н., Гущин, Я. А. Особенности патолого-анатомического исследования группы экспериментальных животных/ Международный вестник ветеринарии, 2014, № 1. – С. 75-79.

142. Муллакаев, О. Т. Анатомия и инфекционные болезни птиц / О. Т. Муллакаев, М. В. Харитонов, Р. И. Ситдилов, И. И. Идиятов – Казань : Казан. гос. акад. ветеринар. медицины имени Н. Э. Баумана, 2011. – 140 с.

143. Муллакаев, О. Т. Анатомио-физиологические особенности и инфекционные болезни поросят / О. Т. Муллакаев, М. В. Харитонов, Р. И. Ситдилов, И. Ю. Тяглова. – Казань, 2014. – 211 с.

144. Мусина, Л. А. Трансплантация биоматериала Аллоплант в субарахноидальное пространство мозга крыс / Л. А. Мусина, О. Р. Шангина, И. М. Заитов // Материалы Всероссийской конференции «Современная нейробиология: достижения, закономерности, проблемы, инновации, технологии. Уфа. – РИЦ БашГУ. – 2015. – С. 86-89.

145. Назимов, Ф. Х. Функциональные возможности ветвей мозговых артерий в зависимости от их типа ветвления // Мед. наука и образование Урала. – 2016. – № 1. – С. 50 – 53.

146. Николенко, В. Н. Возрастно-половая изменчивость морфобиомеханических параметров передней мозговой артерии взрослых людей / В. Н. Николенко, О. А. Фомкина, И. В. Кириллова, Д. В. Иванов // Саратов. науч.-мед. журн. – 2009. – Т. 5, № 4. – С. 482–485.

147. Николенко, В. Н. Морфобиомеханические закономерности строения средней мозговой артерии взрослых людей / В. Н. Николенко, О. А. Фомкина,

Ю. А. Неклюдов, Ю. Д. Алексеев // Саратов. науч.-мед. журн. – 2012. – Т. 8, № 1. – С. 9-14.

148. Ноздрев, А. Д. Анатомия крысы / А. Д. Ноздрев, Е. Л. Поляков. – Санкт-Петербург : Лань, 2001. – 464 с.

149. Образцова, Р. Г. Патоморфоз острого клещевого энцефалита на среднем Урале / Р. Г., Образцова, Л. И. Волкова, Л. И. Дроздова // Екатеринбург, 2008.

150. Обухов, Д. К. Сравнительный анализ организации конечного мозга птиц и особенности их поведения / Д. К. Обухов, Л. В. Константинов // Экология и численность врановых птиц России и сопредельных государств : Материалы 4-го совещ. по экологии врановых птиц. – Казань, 1996. – С.104-107.

151. Обухов, Д. К. Эволюционная морфология конечного мозга позвоночных / Д. К. Обухов. – Санкт-Петербург : Знак, 1999. – 203 с.

152. Орлянская, Т. Я. Пластичность нейронных популяций коры и подкорковых образований мозжечка в филогенезе позвоночных : дис. ... д-ра биол. наук / Т. Я. Орлянская. – Омск, 2004. – 174 с.

153. Павленко, А. С. Экспериментальное моделирование кровообращения в сосудах головного мозга / А. С. Павленко, А. Д. Леошко, Н. А. Трушель // Фундам. и прикладные исслед.: проблемы и результаты. – 2013. – № 4. – С. 59-62.

154. Пажинский, Л. В. Вариантная анатомия артерий головного мозга человека / Л. В. Пажинский, И. В. Гайворонский, А. И. Гайворонский, К. В. Боля // Медицина XXI век. – 2007. – № 6(7). – С. 72-78.

155. Перфильева, Н. П. Нейротоксическое воздействие димесфосфона на мозжечок крыс / Н. П. Перфильева, И. Д. Ипастова // Вестн. Ульянов. гос. с.-х. акад. – 2014. – № 1(25). – С. 55-58.

156. Пикалюк, В. С. Ликвор как гуморальная среда организма : Монография / В. С. Пикалюк, Е. Ю. Бессалова, В. В. Ткачик. – Симферополь : АРИАЛ, 2010. – 192 с.

157. Полянцев, А. А. Влияние активности воспаления сосудистой стенки на отдельные результаты реконструктивных операций у пациентов, страдающих

облитерирующим атеросклерозом аорты и нижних конечностей / А. А. Полянцев, П. В. Мозговой, Д. В. Фролов, Г. Л. Снигур // Хирургия. – 2011. – Т. 12. – С. 410-419.

158. Попов, А. В. О саморазвитии фанерозойской биосферы // Эволюция органического мира и биотические кризисы : материалы LVI сессии Палеонтологического общества при РАН (5-9 апреля 2010 г., Санкт-Петербург). – Санкт-Петербург, 2010. – С. 90-92.

159. Привес, М. Г. Анатомия человека / Н. Г. Привес, Л. К. Лысенков, – Москва : Медицина, 1985. – 50 с.

160. Прусаков, А. В. Артериальная система головного мозга английского бульдога / А. В. Прусаков, Н. В. Зеленецкий, М. В. Щипакин и др. // Ученые записки КГАВМ им. Н.Э. Баумана. – 2015. – Т. 222(2). – С. 191-195.

161. Прусаков, А. В. Артерии головы телят черно-пестрой породы / А. В. Прусаков, Н. В. Зеленецкий, М. В. Щипакин, С. В. Вирунен, Д. С. Былинская, Д. В. Васильев // Иппология и ветеринария. – № 2. – 2017. – С. 58-64.

162. Прусаков, А. В. Гистологическое строение внутренних сонных артерий и их ветвей у кошки и собаки / А. В. Прусаков, Н. В. Зеленецкий // Иппология и ветеринария. – 2017. – № 2. – С. 107-112.

163. Прусаков, А. В. Источники кровоснабжения головного мозга свиньи породы ландрас // Материалы международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Знания молодых для развития ветеринарной медицины и АПК страны». – Санкт-Петербург, 2018 – С. 198 – 199.

164. Прусаков, А. В. Методика изучения артериального русла птиц / А. В. Прусаков, М. В. Щипакин, С. В. Вирунен и др. // Международный вестник ветеринарии. – 2017. – № 1 – С. 34-36.

165. Прусаков, А. В. Методика посмертного анатомического изучения артериальной системы головного мозга у животных // Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии. – 2016. – № 2 – С. 123-127.

166. Прусаков, А. В. Морфологические особенности артериальной системы головного мозга дикого кабана // Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии. – 2014. – № 3. – С. 263 – 265.

167. Прусаков, А. В. Морфология артериальных анастомозов основания головного мозга рыси евразийской // Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии. – 2015. – № 2. – С. 380 – 383.

168. Прусаков, А. В. Морфология головного мозга хищных млекопитающих // Инновационные тенденции развития Российской науки: Материалы XI Международной научно-практической конференции молодых ученых. – Часть 1. – Красноярск, 2018. – С. 83-86.

169. Прусаков, А. В. Морфология источников кровоснабжения головного мозга быка домашнего // Иппология и ветеринария. – 2013. – № 4 – С. 74 – 77.

170. Прусаков, А. В. Морфология основных источников кровоснабжения большого мозга таксы // Иппология и ветеринария. – 2014. – № 1 – С. 104 – 108.

171. Прусаков, А. В. Морфология основных источников кровоснабжения головного мозга быка домашнего // Международный вестник ветеринарии. – 2014. – №1. – С. 60-64.

172. Прусаков, А. В. Неврология (часть первая): учебно-методическое пособие по анатомии животных для студентов 2 курса очного, очно-заочного и заочного отделений факультета ветеринарной медицины и факультета ветеринарно-санитарной экспертизы. – СПб.: Изд-во «Периферия», 2013 г. – 77 с.

173. Прусаков, А. В. Основные борозды полушарий большого мозга лошади // Иппология и ветеринария. – 2018. - № 1. – С. 9-11.

174. Прусаков, А. В. Основные источники артериального кровоснабжения головного мозга козы зааненской породы // Иппология и ветеринария. – 2013. – № 2 – С. 89 – 94.

175. Прусаков, А. В. Основные источники васкуляризации ромбовидного мозга быка домашнего // Материалы международной научной конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов СПбГАВМ. – СПб, 2014. – С. 66- 68.

176. Прусаков, А. В. Основные источники кровоснабжения головного мозга кошки европейской // Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини: Збірник наукових праць Харківської державної зооветеринарної академії. – РВВ ХДЗВА., 2013. – Випуск 26, ч.2 «Ветеринарні науки». – С. 60-61.

177. Прусаков, А. В. Основные источники кровоснабжения головного мозга кролика // Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии. – 2013. – № 2. – С. 24 – 25.

178. Прусаков, А. В. Основные источники кровоснабжения органов головы у овцы романовской породы // Иппология и ветеринария. – 2013. – № 2 – С. 94 – 97.

179. Прусаков, А. В. Особенности анатомии артериального русла головного мозга козы зааненской породы // Актуальные вопросы ветеринарной биологии. – 2014. – № 1. – С. 13 – 16.

180. Прусаков, А. В. Особенности васкуляризации ромбовидного мозга немецкой овчарки // Актуальные вопросы морфологии и биотехнологии в животноводстве: Материалы международной научно-практической конференции, посвященная 100-летию со дня рождения профессора О. П. Стуловой. – Кинель, 2015 г. – С. 47-50.

181. Прусаков, А. В. Особенности васкуляризации спинного мозга у немецкой овчарки / А. В. Прусаков, М. В. Щипакин, С. В. Вирунен, Д. С. Былинская // Аграрная наука: поиск, проблемы, решения: Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 90-летию со дня рождения заслуженного деятеля науки РФ, доктора сельскохозяйственных наук, профессора В.М. Куликова. – Волгоград, 2015. – С. 293-296.

182. Прусаков, А. В. Особенности морфологии артериального кольца основания головного мозга (Виллизиева круга) и отходящих от него ветвей у свиньи породы ландрас // Иппология и ветеринария. – 2013. – № 3 – С. 131 – 134.

183. Прусаков, А. В. Особенности рентгеноанатомии артериального сосудистого русла головного мозга таксы // Ученые записки КГАВМ им. Н.Э. Баумана – 2014. – т. 218. – С. 215-220.

184. Прусаков, А. В. Позвоночная артерия как один из путей кровоснабжения головного и спинного мозга таксы / А. В. Прусаков, С. В. Вирунен // Международный вестник ветеринарии. – 2014. – № 2. – С. 63-66.

185. Прусаков, А. В. Пути артериального кровоснабжения головного мозга ягнят романовской породы // Материалы II Международного Ветеринарного Конгресса VETistanbul Group-2015. – СПб, 2015. – С. 350 – 351.

186. Прусаков, А. В. Пути образования, особенности хода и ветвления основной артерии мозга у собак породы бассет хаунд // Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии. – 2015. – № 3 – С. 254-256.

187. Прусаков, А. В. Синтопия артерий головного мозга лошади / А. В. Прусаков, Н. В. Зеленецкий // Иппология и ветеринария. – 2017. – № 4. – С. 13-16.

188. Прусаков, А. В., Зеленецкий, Н. В. Артериальное кровоснабжения и морфология головного мозга курицы домашней // Иппология и ветеринария № 4 – 2018. СПб, 2018. – С61 – 64.

189. Прусаков, А. В., Зеленецкий, Н. В. Методика изучения полостей мозга животных // Иппология и ветеринария № 4 – 2018. СПб, 2018. – С. 53 – 56.

190. Прусаков, А. В., Зеленецкий, Н. В. Морфология головного мозга собаки/ Материалы национальной научной конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов СПбГАВМ. – Санкт-Петербург, 2018 г. – С 93-95.

191. Прусаков, А. В., Зеленецкий, Н. В. Морфология головного мозга у некоторых представителей семейства свиней // Актуальные проблемы ветеринарии и интенсивного животноводства: Материалы национальной научно-практической

конференции, посвященной 80-летию со дня рождения заслуженного работника высшей школы РФ, почетного профессора Брянской ГСХ, доктора ветеринарных наук, профессора Ткачева А. А. – Брянская область, 2018 – С. 33-36.

192. Прусаков, А. В., Зеленецкий, Н. В. Пути образования и морфология источников артериального кровоснабжения головного мозга кошки домашней. Актуальные вопросы ветеринарной биологии № 3 (35) – 2017. СПб, 2017. – С. 8-11.

193. Прыгова, Ю. А. Особенности гемодинамики во внутренних сонных артериях, по данным магнитно-резонансной томографии / Ю. А. Прыгова, Л. А. Савельева, О. В. Богомякова, А. А. Тулупов // Вестн. НГУ. Серия: Биология, клиническая медицина. – 2012. – Т. 10, вып. 2. – С. 133-138.

194. Радченко, О. В. Методика магнитно-резонансной томографии головного мозга собак // Вестн. КрасГАУ. – 2012. – № 4. - С. 167-170.

195. Рамер, А., Парсонс, Т. Анатомия позвоночных: в 2-х тт. Т. 2 : Пер. с англ. – Москва : Мир, 1992. – 406 с., ил.

196. Речкалов, А. А. Варианты строения артериального круга основания большого мозга человека // Мед. наука & образование Урала. – 2006. – №1. – С. 50-51.

197. Рогинский, Я. Я. Основы антропологии : Учеб. пособие / Я. Я. Рогинский, М. Г. Левин. – Изд. 3-е. – Москва : Высшая школа, 1978. – 528 с.

198. Рыжавский, Б. Я. Возрастная динамика морфометрических и гистологических показателей развития коры головного мозга крыс / Б. Я. Рыжавский, Е. М. Литвинцева, О. В. Ткач, Ю. Ю. Рудман // Дальневосточ. мед. журн. – 2014. – № 4. – С. 82-85.

199. Рыжавский, Б. Я. Морфологические особенности мозжечка потомства крыс-самок, подвергнутых перед беременностью длительному эмоциональному стрессу / Б. Я. Рыжавский, Е. В. Васильева, Т. В. Соколова // Бюл. эксперимент. биологии и медицины. – 2003. – Т. 136, № 2. – С. 235-238.

200. Рябухин, И. А. Гематоэнцефалический барьер. (Ч. I) Эмбриоморфогенез, клеточная и субклеточная биология плотных контактов эндотелиоцитов / И. А. Рябухин, Т. Б. Дмитриева, В. П. Чехонин // *Нейрохимия*. – 2003. – № 20. – С. 12–23.
201. Савельев, С. В. Происхождение мозга / С. В. Савельев. – Москва : ВЕДИ, 2005. – 368 с.
202. Сапин М. Р. Анатомия человека / М. Р. Сапин, Г. Л. Билич. – Москва : ГЭОТАРМЕД, 2002. – Т. 2. – 335 с.
203. Севрюгина, Г. А. Бифуркация общих сонных артерий особенности формирования и гистоструктуры стенки / Г. А. Севрюгина, И. С. Буторина // *Морфол. введ.* – 2009. – № 3/4. – С. 176-177.
204. Селянский, В. М. Анатомия и физиология сельскохозяйственной птицы / В. М. Селянский. – Москва : Колос, 1980. – 280 с.
205. Селянский, В. М. Анатомия и физиология сельскохозяйственной птицы / В. М. Селянский. – Москва : Колос, 1986. – 249 с.
206. Селянский, В. М. Анатомия и физиология сельскохозяйственной птицы : учеб. пособие для вузов / В. М. Селянский. – 4-е изд., перераб. и доп. – Москва : Агропромиздат, 1986. – 272 с.
207. Семченко, В. В. Анатомия и гистология сельскохозяйственных животных и гидробионтов/ В. В. Семченко, Н. В. Голенкова, Н. В. Стрельчик // Москва-Берлин, 2015.
208. Семченко, В. В. Международная гистологическая номенклатура / В. В. Семченко, Р. П. Самусева, М. В. Моисеева, В. Л. Колосова – Омск, 1999. – 156 с.
209. Семченко, В. В. Ультраструктура коры головного мозга в постреанимационном периоде/ *Анестезиология и реаниматология*. 1980. – № 5. – С. 36.
210. Сидорова, К. А. Морфологические изменения в мозжечке при экспериментальной хламидийной инфекции/ К. А. Сидорова, Н. А. Татарникова, О. В. Кочетова // *Агропродовольственная политика России*. 2013. – № 10 (22). С. 63-65.

211. Синельников, Р. Д. Атлас анатомии человека / Р. Д. Синельников, Я. Р. Синельников. – Москва : Медицина, 1994. – Т. 4. – 71 с.
212. Скрипченко, Н. В. Ликвор и его клиническое значение при инфекционных заболеваниях нервной системы // Н. В. Скрипченко, Л. А. Алексеева, Г. Ф. Железникова // Педиатр. – 2011. – Т. 2, № 3. – С. 21-31.
213. Соколов В. И. Цитология, гистология и эмбриология / В. И. Соколов, Е. И. Чумасов. — М.: КолосС, 2004. — 351 с.
214. Солдатова, И. Б. Развитие слуховых ядер продолговатого мозга выводковых птиц на примере домашней курицы (*GallusGallus*) / И. Б. Солдатова, Л. И. Борисова // Зоолог. журн. – 2011. – Т. 90, № 4. – С. 452-459.
215. Солимчук, В. М. морфология и гистометрические показатели мозжечка домашних животных // Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної мед. та біотехнологій імені С. З. Гжицького. – 2016. – № 1/2 (65). – С. 149-155.
216. Соловьев, С. В. Анализ изменения линейных показателей мозжечка человека в разных возрастных группах // Рос. мед.-биол. вестн. – 2011. – № 3/4. – С. 120-123.
217. Соловьев, С. В. Масса и линейные размеры мозжечка // Морфология. – 2005. – № 2. – С. 36-38.
218. Соловьев, С. В. Передняя нижняя мозжечковая артерия при разных вариантах кровоснабжения мозжечка // Рос. мед.-биол. вестник – 2002. – № 1/2. – С. 128-130.
219. Соловьев, С. В. Размеры мозжечка человека по данным МР-томографии // Вестн. рентгенологии и радиологии. – 2006. – № 1. – С. 19-21.
220. Соловьев, С. В. Среднестатистические размеры мозжечка мужчин и женщин на компьютерных томограммах / С. В. Соловьев, В. Ю. Азима // Современ. наукоемкие технологии. – 2005. – № 9. – С. 65.
221. Соловьев, С. В. Характеристика мозжечка человека в возрастном аспекте / С. В. Соловьев, В. П. Рунков // Фундамент. исслед. – 2005. – №5. – С. 92.

222. Сосунов, А. А. Нейрогенез в головном мозгу зрелых млекопитающих / А. А. Сосунов, Ю. А. Челышев, Г. Мак-Кханн, и др. // Онтогенез. – 2002. – Т. 33, № 6. – С. 405-420.

223. Стекольников, А. А. Анатомия лошади : учебник для студентов вузов, обучающихся по специальности 36.05.01 Ветеринария (квалификация "ветеринарный врач"); по направлениям подготовки 36.03.01 ВСЭ (квалификация (степень) "бакалавр"); по направлению подготовки 36.03.02 Зоотехния (квалификация (степень) "бакалавр") / А. А. Стекольников, Ф. И. Василевич, Н. В. Зеленеvский, И. Б. Дугучиев, М. В. Щипакин, А. В. Прусаков; под общ. ред. Н. В. Зеленеvского. – Санкт-Петербург : Проспект Науки, 2018. – 592 с. – ISBN 978-5-906109-78-1.

224. Степаненко, А. Ю. Влияние длины тела на возрастную динамику массы мозжечка человека / А. Ю. Степаненко, С. А. Куц // Вісник проблем біології і медицини. – 2013. – Вип. 4, Том 1 (104). – С. 274-277.

225. Степаненко, А. Ю. Влияние линейных размеров мозгового черепа на величину мозжечка человека // Вестн. ВГМУ. – 2014. – Том 13, № 2. – С. 37-44.

226. Степаненко, А. Ю. Гендерные особенности макроанатомических показателей мозжечка человека // Вісник проблем біології і медицини. – 2011. – Вип. 1.– С. 215-219.

227. Степаненко, А. Ю. Динамика возрастных изменений макроанатомических показателей мозжечка человека // Світ медицини та біології. – 2011. – № 2.– С. 47-50.

228. Степаненко, А. Ю. Структурная организация и вариантная анатомия белого вещества червя мозжечка человека // Медицина сьогодні і завтра. – 2011.- № 3 (52). – С. 5-10.

229. Сусленко, С. А. Анатомическое строение большого мозга у домашних куро- и гусеобразных // Актуальные проблемы биологии и ветеринарной медицины мелких домашних животных : Материалы междунар. конф. УГАВМ, 21 мая, 2009 г. – Троицк, 2009. – С. 99-103.

230. Сусленко, С. А. Макро-микроморфологические особенности ромбовидного мозга у курицы и индейки домашних // Актуальные проблемы биологии и ветеринарной медицины мелких домашних животных : Материалы междунар. науч.-практ. конф., посвященной 75-летию УГАВМ, 19-25 мая 2005г. – Троицк, 2005. – С. 136-139.

231. Сусленко, С. А. Морфофункциональная характеристика обонятельного мозга и его васкуляризация у домашних куро- и гусеобразных // Инновационные подходы в ветеринарной биологии и экологии : Материалы межвузов. науч.-практ. конф., посвященной 80-летию УГАВМ, 18 марта, 2009 г. – Троицк, 2009. – С. 151-152.

232. Сусленко, С. А. Морфофункциональная характеристика ромбовидного мозга и его васкуляризация у домашних куро- и гусеобразных // Инновационные подходы в ветеринарной биологии и экологии : Материалы межвузов. науч.-практ. конф., посвященной 80-летию УГАВМ, 18 марта, 2009 г. – Троицк, 2009. – С.148-150.

233. Сусленко, С. А. Сравнительная макромикроанатомия головного мозга и его кровоснабжение у домашних птиц : автореф. дис... канд. биол. наук / С. А. Сусленко. – Оренбург, 2009. – 19 с.

234. Сусленко, С. А. Сравнительно-анатомическая характеристика отделов головного мозга птиц // Актуальные вопросы видовой и возрастной морфологии животных и птиц : Материалы междунар. конф., посвященные столетию со дня рождения Н. И. Акаевского и 70-летию кафедры анатомии и гистологии УГИВМ. - Троицк, 1999. – С. 45-47.

235. Сусленко, С. А. Сравнительно-анатомические особенности ромбовидного мозга у домашних птиц из отряда куро- и гусеобразных // Актуальные проблемы ветеринарной медицины и производства продукции животноводства и растениеводства : Материалы междунар. науч.-практ. конф. УГАВМ, 15, 22, 23 марта 2006г. – Троицк, 2006. – С. 107-109.

236. Татарникова, Н. А. Морфология и ультраструктура гематоэнцефалического барьера при спонтанном и экспериментальном хламидиозе/ Н. А. Татарникова, О. В. Кочетова, К. А. Сидорова // Вестник Тюменской государственной сельскохозяйственной академии. 2007. – № 1. – С. 175-176.

237. Терезанов, О. Ю. Морфофункциональная характеристика коры мозжечка в ранние и отдалённые сроки при действии ионизирующего излучения : дис. ... канд. мед. наук / О. Ю. Терезанов. – Москва, 2006. – 101 с.

238. Трушель, Н. А. Особенности гистологического строения артерий виллизиева круга взрослого человека / Н. А. Трушель, П. Г. Пивченко // Воен. медицина. – 2011. – № 1 (18). – С. 79-82.

239. Трушель, Н. А. Особенности морфологии сосудов Виллизиева круга в постнатальном онтогенезе человека / Н. А. Трушель, А. Ф. Пучков, Н. А. Жердецкая // Здравоохранение. – 2013 – №3. – С. 13–16.

240. Трушель, Н. А. Особенности строения стенки сосудов артериального круга большого мозга в области бифуркации у людей различного возраста / Н. А. Трушель, П. Г. Пивченко, И. А. Мельников // Морфология. – 2012. – Т. 142, № 5. – С. 39 – 43.

241. Турганбаева, А. С. Кровоток в головном мозге и печени у кур в эмбриональном и раннем постэмбриональном периодах / А. С. Турганбаева, В. М. Беличенко, К. А. Шошенко // Рос. физиолог. журн. им. И.М. Сеченова. – 2011. – Т. 97, № 12. – С. 1361-1372.

242. Угрюмов, М. В. Механизмы нейроэндокринной регуляции / М. В. Угрюмов. – Москва : Наука, 1999. – 299 с.

243. Уикли, Б. Электронная микроскопия для начинающих. Мир, М., 1975, 324 с.

244. Федорченко, Н. П. Теоретические и морфологические закономерности патогенеза атеросклероза и основных его осложнений. Новые подходы к их профилактике и лечению / Н. П. Федорченко, Н. Н. Федорченко // Морфология. – 2009. – Т. 3, № 1. – С. 14-21.

245. Филатова, М. А. Особенности анатомии хорьков // Ветеринария Кубани. – 2008. – № 2. – С. 31-32.

246. Фоменко, Л. В. Видовые особенности интраорганного строения артериального русла мышц плечевого пояса у птиц. / Л. В. Фоменко, Г. А. Хонин / Омский научный вестник, №1 (128) - Омск, 2014. - С. 122-124. Васильев, Ю. Г., Трошин, Е. И, Яглов, В. В., 2013

247. Фоменко, Л. В. Гистоархитектоника магистральных артериальных сосудов переднего отдела туловища у курицы и утки/ в сборнике: Современные проблемы анатомии, гистологии и эмбриологии животных V Всероссийская научная Интернет-конференция с международным участием: материалы конференции, посвященной 140-летию кафедры анатомии КГАВМ. ФГБОУ ВПО Казанская государственная академия ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана, Сервис виртуальных конференций Рах Grid, Составитель Синяев, Д. Н. – 2014. – С. 207-209.

248. Фоменко, Л. В. Морфофункциональное обоснование магистральных артерий переднего отдела туловища и грудной клетки у некоторых видов птиц // Аграр. вестн. Урала. – 2010. – № 1 (67). – С. 63-66.

249. Фомкина О. А. Морфобиомеханические параметры внутричерепной части позвоночной артерии в возрастном аспекте // Изв. высш. учеб. заведений. Поволжский регион. Медицина. – 2011. – № 3. – С. 39–43.

250. Фомкина, О. А. Видовые особенности гистологического строения аорты у неясыти обыкновенной, совы полярной и ястреба-тетервятника / О. А. Фомкина, В. Н. Николенко // Вестн. Омск. гос. аграр. ун-та. – 2016. – № 1 (21). – С. 174-181.

251. Фомкина, О. А. Возрастно-половая изменчивость морфобиомеханических параметров базилярной артерии взрослых людей / О. А. Фомкина, В. Н. Николенко // Саратов. науч.-мед. журн. – 2009. – Т. 5, № 2. – С. 159–163.

252. Хагенс, Г. Ф., Путалова, И. Н. Анатомия человека Фотографический атлас / Москва, 2016. – Т. 3 Внутренние органы. Нервная система.

253. Ханашвили, Н. И. Основы организации кровоснабжения органов / И. Н. Ханашвили. – Ростов-на-Дону : Рост. гос. мед. ун-т, 2001. – 159 с.
254. Хейнс, Д. Нейроанатомия: атлас структур, срезов и систем : пер. с англ. / Д. Хейнс. – Москва : Логосфера, 2008. – 344 с.
255. Хрусталева, И. В. Анатомия домашних животных : Учебник / И. В. Хрусталева, Н. В. Михайлов, Я. И. Шнейберг [и др.]. – Изд. 3-е, испр. – Москва : Колос, 2006. – 704 с.
256. Хубутя, Б. И. Особенности кровоснабжения мозжечка / Б. И. Хубутя, С. В. Соловьев, С. П. Герасин // Рос. мед.-биол. вестн. – 2001. – № 3/4. – С. 65-67.
257. Цехмистренко, Т. А. Структурные преобразования ассоциативных зон коры больших полушарий как морфологическая основа формирования когнитивных функций мозга человека от рождения до 20 лет / Т. А. Цехмистренко, В. А. Васильева // Физиология человека. – 2001. – Т. 27, № 5. – С. 41-48.
258. Цехмистренко, Т. А. Структурные преобразования cito- и фиброархитектоники фронтальной коры мозга человека от рождения до 20 лет / Т. А. Цехмистренко, Н. А. Черных, Н. А. Шеховцев // Физиология человека. – 2010. – Т. 36, № 1. – С. 32-40.
259. Чалый, В. А. Синусно-венозные взаимоотношения твердой оболочки головного мозга человека и собаки // Украин. морфолог. альм. – 2008. – Т. 6, № 3. – С. 74-76.
260. Чумаков, В. Ю. Частная анатомия домашних животных [Текст] : учебное пособие для вузов по спец. "Ветеринария" и "Зоотехния" / В. Ю. Чумаков. – Абакан : Март, 2006. – 216 с.
261. Шевченко, Б. П. К вопросу роста сосудов в онтогенезе // Изв. Оренбург. гос. аграр. ун-та. – 2006. – Т. 3, № 11. – С. 59-61.
262. Шевченко, Б. П. Кровоснабжение гипофиза крупного рогатого скота // Изв. Оренбург. гос. аграр. ун-та. – 2008. – Т. 4, № 20/1. – С. 139-141.
263. Шевченко, Б. П. Анатомия бурого медведя / Б. П. Шевченко. – Оренбург, 2003. – С. 263-270.

264. Шестакова, Л. А. Особенности гистоархитектоники стенки сонных артерий у лиц с разной формой шеи / Л. А. Шестакова, И. В. Кан, П. А. Самотесов, А. А. Левенец, Е. Л. Жуков, А. Н. Русских, А. Д. Шабоха, П. Г. Шнякин, А. А. Залевский, Ю. А. Шеховцова // *Клин. и эксперимент. морфология.* - 2013. – № 1(5). – С. 25-29.

265. Шиян, Д. Н. Морфофункциональные особенности распределения артерий в зубчатом ядре мозжечка // *Sciences of Europe.* – 2016. – № 2(2). – С. 47-52.

266. Шорманов, С. В. Полиповидные подушки артериального русла и их роль в регуляции регионального кровообращения / С. В. Шорманов, А. В. Яльцев, И. С. Шорманов, С. В. Куликов // *Морфология.* – 2007. – Т. 1, № 1. – С. 44-49.

267. Шубина, О. С. Цитологические и морфометрические особенности нейронов переднетеменной коры головного мозга белых крыс / О. С. Шубина, Л. П. Тельцов, О. И. Комусова // *Современ. проблемы науки и образования.* – 2015. – № 2. - С. 564.

268. Шувалова, М. С. О сосудистых сплетениях головного мозга крысы // *Вестн. КРСУ.* – 2017. – Т. 17, № 3. – С. 190-193.

269. Шулунова, А. Н. Особенности гистологического строения коры роstralной части поясной извилины у овец / А. Н. Шулунова, В. В. Михайленко // *Вестн. АПК Ставрополя.* – 2013. – № 4(12). – С. 216-219.

270. Шулунова, А. Н. Сравнительная морфологическая характеристика поясной коры правого и левого полушарий головного мозга овец : автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.02.01 / А. Н. Шулунова. – Ставрополь, 2015. – 22 с.

271. Шулунова, А. Н. Структурные особенности поясной борозды правого и левого полушарий головного мозг овцы / А. Н. Шулунова, И. И. Некрасова, Ф. А. Мещеряков // *Wschodnioeuropejskie Czas. Nauk.* – 2016. – Т. 7, № 1. – Р. 160-162.

272. Щипакин, М. В. / М. В. Щипакин, А. В. Прусаков, К. Ю. Брюшковский, П. А. Сиповский, К. А. Андреев // *Учебное пособие по анатомии животных для*

студентов 1 курса очной, очно-заочной и заочной форм обучения факультета ветеринарной медицины и очной формы обучения факультета ветеринарно-санитарной экспертизы. – СПб, Изд-во «Периферия», 2014 г. – 89 с.

273. Щипакин, М. В. «Нервная система» / М. В. Щипакин, Н. В. Зеленеvский, А. В. Прусаков, С. В. Вирунен, Ю. Ю. Бартенева, Д. С. Былинская, Д. В. Васильев // Учебно-методическое пособие по анатомии животных предназначено для студентов 1 курса очной, очно-заочной (вечерней) и заочной форм обучения факультета ветеринарной медицины, факультета ветеринарно-санитарной экспертизы. – СПб, Изд-во «Периферия», 2017 г. – 78 с.

274. Щипакин, М. В. Тесты по анатомии животных: Учебное пособие. / Щипакин, М. В., Зеленеvский, Н. В., Прусаков, А. В., Вирунен, С. В., Былинская, Д. С. // СПб.: Издательство «Лань», 2016. – 256 с.

275. Щуров, В. А. Скорость кровотока по средним мозговым артериям и работоспособность человека // Междунар. журн. прикладных и фундам. исследований. – 2016. – № 5. – С. 255-258.

276. Яблоньски, Р. Морфологические особенности артериального круга большого мозга (*circulus arteriosus cerebri*) семейства оленей (*cervidae*) на территории Польши : автореф. дис. ... д-ра ветеринар. наук: 16.00.02 / Рышард Яблоньски. – Витебск, 2001. – 37 с. Вместо библиогр. записи было это: Яблоньски, Р., 2011 автореферат.

277. Яскин, В. А. Сезонные изменения размера гиппокампа и пространственного поведения у млекопитающих и птиц // Журн. общей биологии. – 2011. – Т. 72, № 1. – С. 27-39.

278. Abbott, N. J. Astrocyte–endothelial interactions at the blood–brain barrier / N. J. Abbott, L. Rönnbäck, E. Hansson // Nature Reviews Neuroscience. – 2006. – т. 7. – №. 1. – с. 41-53. Johanson, C. E., 2004

279. Abbott, N. J. Astrocyte-endothelial interactions and the blood–brain barrier permeability / N. J. Abbott // Journal of Anatomy. – 2002. – Vol. 200. – P.629–638.

280. Aird, W. C. Phenotypic heterogeneity of the endothelium: structure, function, and mechanisms // *Circulation Research*. – 2007. – Vol. 100(2). – P. 158–73.
281. Ajayi, I. E. Gross observation and morphometry of the medulla oblongata of the African Grass cutter (*Thryonomys swinderianus*) / I. E. Ajayi, S. A. Ojo, B. I. Onyeanusi, B. D. J. George, J. O. Ayo, S. O. Salami, and C. S. Ibe // *Veterinary Research*. – 2011. – № 4. – P. 5-8.
282. Apps, R. Cerebellar cortical organization: a one-map hypothesis / R. Apps, R. Hawkes // *Nature Rev. Neuroscience*. – 2009. – Vol. 10, iss. 9. – P. 670-681.
283. Arad, Z. Posthatching development of the rete ophthalmicum in relation to brain temperature of mallard ducks (*Anas platyrhynchos*) / Z. Arad, U. Midtgard, M. H. Bernstein // *American Journal of Anatomy*. – 1987. – Vol. 179, iss. 2. – P. 137-142.
284. Armstrong, C. Pattern Formation in the Cerebellum [Электронный ресурс] / C. Armstrong, R. Hawkes // Morgan & Claypool Publishers. – Режим доступа: <https://www.morganclaypool.com/doi/abs/10.4199/C00096ED1V01Y201310DBR011>. – Загл. с экрана. – 11.10.2018.
285. Arnautovic, K. I. The suboccipital cavernous sinus / K. I. Arnautovic, O. Al-Mefty, T. G. Pait, A. F. Krisht, M. M. Husain, // *J. Neurosurgery*. – 1997. – Vol. 86. – P. 252-262.
286. Ashwini, C. A. Comparative anatomy of the circle Willis in man, cow, sheep, goat and pig / C. A. Ashwini, R. Shubha, K. S. Jayanthi // *Neuroanatomy*. – 2008. – Vol. 7. – P. 54-85.
287. Aslan, K. Patterns of the internal and cerebral carotid arteries in various avian species: a comparative study / K. Aslan [et al.] // *Rev. Médecine Vétérinaire*. – 2006. – Vol. 157. – P. 621-624.
288. Aslan, K. The morphology of the circulus arteriosus cerebri in the ground squirrel (*Spermophilus citellus*) / K. Aslan, H. Atalgin, I. Kurtul, and E. U. Bozkurt // *Veterinari Medicina*. – 2009. – Vol. 54. – P. 537-542.
289. Aydin, A. The morphology of circulus arteriosus cerebri in the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) // *Veterinari Medicina*. – 2008. – Vol. 53, № 5. – P. 272-276.

290. Balabanov, R. Role of the CNS microvascular pericyte in the blood-brain barrier / R. Balabanov, P. Dore-Duffy // *J. Neurosci Research*. – 1998. – Vol. 53, iss. 6. – P. 637-44.
291. Banks, W. A. The blood-brain barrier and immune function and dysfunction / W. A. Banks, M. A. Erickson // *Neurobiology of Disease*. – 2010. – Vol. 37, iss. 1. – P. 26-32.
292. Begley, D. J. Delivery of therapeutic agents to the central nervous system: the problems and the possibilities // *Pharmacology and Therapeutics*. – 2004. – Vol. 104, iss. 1. – P. 29-45. – doi:10.1016/j.pharmthera.2004.08.001.
293. Björkhem, I. Brain cholesterol: long secret life behind a barrier/ I. Björkhem, S. Meaney // *Arterioscler Thromb Vasc Biol*. – 2004. – № 24. – С. 806 – 815.
294. Brudnicki, W. Basilar arteries of the brain in domestic goat (*Capra hircus* L) [Электронный ресурс] // *Electronic J. of Polish Agricultural Univ. Veterinary Medicine*. – 2000. – Vol. 3, iss. 1. – Режим доступа: <http://www.ejpau.media.pl/volume3/issue1/veterinary/art-02.html>. – Загл. с экрана. - 28.09.2018.
295. Brudnicki, W. The arteries of the brain in hare (*Lepus europaeus* Pallas, 1778) / W. Brudnicki, K. Kirkilo-Stacewicz, B. Skoczylas, W. Nowicki, R. Jablonski, A. Brudnicki & J. Wach // *The anatomical record : advances in integrative anatomy and evolutionary biology* 2015. – Vol. 298, iss. 10. – P. 1774-1779. – DOI: 10.1002/ar.23176.
296. Bucholz, R. D. Endoscopic coagulation of the choroid plexus using the Nd:YAG laser: initial experience and proposal for management / R. D. Bucholz, T. Pittman // *Neurosurgery*. – 1991. – Vol. 28, is. 3. – P. 421-426.
297. Bugnicourt, J. Incomplete posterior circle of willis: a risk factor for migraine? / J. M. Bugnicourt, C. Picard, J. Peltier, O. Godefray // *Headache*. – 2009. – Vol. 49. – P. 879-886.
298. Bundgaard, M. All vertebrates started out with a glial blood-brain barrier 4-500 million years ago/ M. Bundgaard, N. J. Abbott// *Glia* 2008; 56(7): 699–708.

299. Byanet, O. Sexual dimorphism with respect to the macro-morphometric investigations of the forebrain and cerebellum of the Grasscutter (*Thryonomys swinderianus*) / O. Byanet, S. R. Onyeanusi, N. D. G. Ibrahim // *International J. of Morphology*. – 2009. – Vol. 27, iss. 2. – P. 361-365.
300. Campos, R. A sitematic study of encephalic blood supply in *Gallus gallus* / R. Campos, N. Ferreira, A. C. H. Marrone // *Italian J. of Anatomy and Embryology*. – 1995. – Vol. 100. – P. 111-121.
301. Carney, J. A. Psammomatous melanotic schwannoma. A distinctive, heritable tumor with special associations, including cardiac myxoma and the Cushing syndrome // *The American j. of surgical pathology*. – 1990. – Vol. 14, is. 3. – P. 206-222.
302. Carr, C. E. Development of the time coding pathways in the auditoru brain stem of the barn ow / C. E. Carr, R. E. Boudreau // *J. of Comparative Neurology*. – 1996. – Vol. 373. – P. 467-483.
303. Carvalho, A. D. de A systematic study of the brain base arteries in the turkey (*Meleagris gallopavo*) / A. D. de Carvalho, R. Campos // *Pesquisa Veterinária Brasileira*. – 2011. – Vol. 31, suppl. 1. – P. 39-46.
304. Cassidy, R. Stem cells of the brain / R. Cassidy, J. Frisen // *Nature*. – 2001. – Vol. 412. – P. 690-691.
305. Cecchelli, R. Modelling of the blood–brain barrier in drug discovery and development / R. Cecchelli, V. Berezowski, S. Lundquist, M. Culot, M. Renftel, M-P. Dehouck, L. Fenart // *Nat Rev Drug Discov*. 2007;6(8):650–61. Dore-Duffy, P., 2008
306. Chen, S. Regulation of granule cell number by a predetermined number of Purkinje cells in development / S. Chen, D. E. Hillman // *Brain Research*. – 1989. – Vol. 53 (4). – P. 1175-1180.
307. Chen, Y. Astrocytes and brain injury / Y. Chen, R. A. Swanson // *The J. of Cerebral Blood Flow and Metabolism*. – 2003. – Vol. 23, iss. 2. – P. 137–49.
308. Chuang, Y. M. Anterior cerebral artery A1 segment hypoplasia may contribute to A1 hypoplasia syndrome / Y. M. Chuang, C. Y. Liu, P. J. Pan, C. P. Lin // *European neurology*. – 2007. - Vol. 57, iss. 4. – P. 208-211.

309. Clutton-Brock, J. A natural history of domesticated mammals / J. Clutton-Brock. – 2nd ed. – Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1999. – 248 p.
310. Clutton-Brock, J. Origins of the dog: domestication and early history // Domestic dog: its evolution, behavior and interactions with people / Ed. J. Serpell. – Cambridge, 1997. – P. 2-19.
311. Coomber, B. L. Morphometric analysis of CNS microvascular endothelium / B. L. Coomber, P. A. Stewart // Microvascular Research. – 1985. – Vol. 30, iss. 1. – P. 99-115.
312. Crowe, T. M. Anatomy of the vascular system of the head and neck of the helmeted guinea fowl *Numida meleagris* / T. M. Croce, A. A. Crowe // J. Zoology. – 1979. – Vol. 188. – P. 221-233.
313. Depedrini, J. S. Systematic study of the brain arteries in the pampas fox (*Dusicyon gymnocercus*) / J. S. Depedrini, R. Campos // Brazilian j. of morphological sciences. – 2003. – Vol. 20. – P. 181-188.
314. Ding, Y. The arterial supply to the brain of the yak (*Bos grunniens*) / Y. Ding, B. Shao, J. Wang // Annals of Anatomy. – 2007. – Vol. 189. – P. 31-38.
315. Duggirala, R. Genetic basis of variation in carotid artery wall thickness / R. Duggirala, C. G. Villalpando, D. H. O'Leary, M. P. Stern, J. Blangero // Stroke. – 1996. – Vol. 27. – P. 833-837.
316. Dyce, K. M. Textbook of veterinary anatomy / K. M. Dyce, W. O. Sack, C. J. C. Wensing. – London, 1987. – 820 p.
317. Ebraheim, N. The Quantitative Anatomy of the Vertebral Artery Groove to the Posterior Atlantoaxial Approach / N. Ebraheim, M. Ahmad, B. Heck // Spine. – 1998. – Vol. 23, № 3. – P. 320-323.
318. El-Bary, A. T. H. Microsurgical anatomy of the atlantal part of the vertebral artery / T. H. Abd El-Bary, M. Dujaovny, J. A. Ausman // Surgical Neurology. - 2010. - Vol. 44. - P. 119-125.

319. Frahm, H. D. Volumetric comparison of auditory brain nuclei in ear-tufted Araucanas with those in other chicken breeds / H. D. Frahm, G. Rehkamper // *J. Hirnforsch.* – 1998. – Vol. 39. – P. 37-44.
320. Garlanda, C. Heterogeneity of endothelial cells. Specific markers / C. Garlanda, E. Dejana // *Arterioscler Thromb Vascular Biology.* – 1997. – Vol. 17, iss. 7. – P. 1193-202.
321. Gomes, M. S. Morfologia e ramos principais da artéria basilar em gatos / M. S. Gomes, J. M. F. Hernandez, L. S. Alonso, M. Abidu-Figueiredo // *Revista Brasileira de Medicina Veterinária.* – 2012. – Vol. 34, iss. 3. – P. 206-212.
322. Hakim, R. Correlation between lumbo-ventricular perfusion and microcirculation flow studies in idiopathic normal pressure hydrocephalus – diagnosis and patient selection for shunt surgery / R. Hakim, P. M. Black // *Surgical Neurology.* – 1998. – Vol. 49, № 1. – P. 14-20.
323. Hartkamp, M. J. Circle of Willis collateral flow investigated by magnetic resonance angiography / M. J. Hartkamp, van der J. Grond, van K. J. Everdingen, et al. // *Stroke.* – 1999. – Vol. 30, iss. 12. – P. 2671-2678.
324. Hawkins, B. T. The Blood-Brain Barrier/Neurovascular Unit in Health and Disease / B. T. Hawkins, T. P. Davis // *Pharmacol Rev.* 2005; 57: 173-185.
325. Hawkins, B. T., & Davis, T. P. (2005). The blood-brain barrier/neurovascular unit in health and disease. *Pharmacological Reviews*, 57(2), 173-185.
326. Hillen, B. Functional anatomy of the circulus arteriosus cerebri (Willisii) / B. Hillen [et al.] // *Bull de l'Association des anatomistes.* – 1991. – Vol. 75, № 229. – P. 123-126.
327. Hoksbergen, A. Absent collateral function of the circle of Willis as risk factor for ischemic stroke / A. Hoksbergen, D. Legemate, G. Casati et al. // *Cerebrovascular Diseases.* – 2003. - Vol. 16. – P. 191-198.
328. Holliday, C. M. Cephalic vascular anatomy in flamingos (*Phoenicopterus ruber*) based on novel vascular injection and computed tomographic imaging analyses /

C. M. Holliday, R. C. Ridgely, A. M. Balanoff, L. M. Witmer // *The Anatomical Rec.* – 2006. – Vol. 288, iss. 10. – P. 1031-1041.

329. Isler, K. Why are there so few smartmammals (but so many smart birds)? / K. Isler, C. P. van Schaik // *Biology Letters.* – 2009. – Vol. 5. – P. 125-129.

330. Jackson, I. Neuroendocrine interrelationships / I. Jackson, G. P. Muller // *Hormone Action* / R. F. Goldberger, K. R. Yamamoto. – New York, 1982. – (Biological regulation and development; Vol. 3). – P. 127-202.

331. Janmaat, S. Age-related Purkinje cell death is steroid depend-ent: ROR α haplo-insufficiency impairs plasma and cerebellar steroids and Purkinje cell survival / S. Janmaat, Y. Akwa, M. Doulazmi [et al.]// *Age (Dordr).* – 2011. – Vol. 33, iss 4. – P. 565-578.

332. Joo, F. Endothelial cells of the brain and other organ systems: some similarities and differences // *Progress in Neurobiology.* – 1996. – Vol. 48. – P. 255-273.

333. Kapoor, K. Morphology and comparative anatomy of circulus arteriosus cerebri in mammals // K. Kapoor, V. K. Kak, B. Singh // *Anatomy. Histology. Embryology.* – 2003. – Vol. 32. – P. 347-355.

334. Karten, H. J. Homologi and evolutionary origins of the neocortex // *Brain, Behavior and Evolution.* – 1991. – Vol. 8. – P. 246-272.

335. Kiełtyka-Kurc, A. The arteries on the base of the brain in the camelids (Camelidae) // *Italian J. Zoology.* – 2014. – Vol. 81. – P. 215-220.

336. Kim, J. Electrophysiological, morphological, and topological properties of two histochemically distinct subpopulations of cerebellar unipolar brush cells / J. Kim, G. Sekerkova, E. Mugnaini [et al.] // *Cerebellum.* – 2012. – Vol. 11, iss. 4. – P. 1012-1025.

337. Klachinka, J. Arteries supplying the base of the brain in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) / J. Klachinka, E. Nowak, A. Szczurkowski, T. Kuder // *Polish J. of Veterinary Sciences.* – 2008. – Vol. 11. – P. 295-298.

338. Klaus-Dieter, B. Bovine anatomy / K.-D. Budras, E. H. Robert. – Germany, 2003. – 138 p.

339. Kubke, M. F. Development of the auditory brainstem of birds: comparison between barn owls and chickens / M. F. Kubke, C. E. Carr // *Hearing Research*. – 2000. – Vol. 147. – № 1/2. – P. 1-2.
340. Kuchinka, J. Analysis of morphological variation of the internal ophthalmic artery in the chinchilla (*Chinchilla laniger*, Molina) // *Veterinari Medicina*. – 2015. – Vol. 60, iss 03. – P. 161-169.
341. Kukekov, V. G. Multipotent stem/ progenitor cells with similar properties arise from two neurogenic regions of adult human brain / V. G. Kukekov, E. D. Laywell, O. Suslov [et al.] // *Experimental Neurology*. – 1999. – Vol. 156. – P. 333-344.
342. Kurtul, I. Cerebral arterial circle in German Shephard dogs raised in Turkey / I. Kurtul, N. Dursun, O. Ozgel // *Kafkas Universitesi Veteriner Fakültesi*. – 2002. – Vol. 8. – P. 127-130.
343. Kurtul, I. Formation of cerebral arterial circle (*Circulus arteriosus cerebri*) in the fetus of zavot-bred cattle / I. Kurtul, K. Aslan, S. Ozcan, G. Aksoy // *Kafkas Universitesi Veteriner Fakültesi*. – 2003. – Vol. 9. – P. 153-156.
344. Lai, C. H., and Kuo, K. H. (2005). The critical component to establish in vitro BBB model: Pericyte. *Brain Res. Brain Res. Rev.* 50:258–265.
345. Lang, J. *Wurzburg Skull Base and Related Structures: Atlas of Clinical Anatomy* / J. Lang. – Stuttgart ; New York : Schttauer, 1995. – 326 p.
346. Li, L. Evaluation of Cerebral Blood Flow Changes in Focal Cerebral Ischemia Rats by Using Transcranial Doppler Ultrasonography / L. Li, Z. Ke, K. Y. Tong, M. Ying // *Ultrasound in Medicine and Biology*. – 2010. – Vol. 36. – P. 595-603.
347. Lu, M.N. Effects of single injection of methylazoxymethanol at postnatal day one on cell proliferation in different brain regions of male rats / M. H. Lu, N. Tange, S. F. Ali // *Neurotoxicology*. – 2000. – Vol. 21, iss 6. – P. 1145-1151.
348. Lusher, T. F. *Biology of the endothelium* / T. F. Lusher, M. Barton // *Clinical Cardiology*. – 1997. – Vol. 20, iss. 11, suppl. 2. – P. 3-10.

349. Majewska-Michalska, E. The vertebrobasilar arterial system in guinea pig as compared with dog and human // *Folia Morphol (Warsz)*. – 1998. – Vol. 57. – P. 121-131.
350. Marzban, H. On the architecture of the posterior zone of the cerebellum / H. Morzban, R. Hawkes // *Cerebellum*. – 2011. – Vol. 10, iss 3. – P. 422-434.
351. Meisenberg, G. Peptides and blood-brain barrier / G. Meisenberg, W. H. Simmons // *Life Sciences*. – 1993. – Vol. 32(23). – P. 2611-2623.
352. Melik-Musyan, A. B. Morphological characteristics of Lugaro cells in the cerebellar cortex / A. B. Melik-Musyan, V. V. Fanardzhyan // *Neuroscience and behavioral physiology*. – 2004. – Vol. 34, iss 6. – P. 633-638.
353. Mestres, P. The ventricular system of the pigeon brain: a scanning electron microscope study / P. Mestres, K. Rascher // *J. of anatomy*. – 1994. – Vol. 184. – P. 35-58.
354. Mohr, J. Pathophysiology, Diagnosis, and Management / J. Mohr, J. Grotta, Ph. Wolf, M. Moskowitz, M. Mayberg, R. V. Kummer // *Stroke*. – 5 th ed. – Philadelphia, 2011. – P. 1520.
355. Moore, S. A model of Autoregulated Blood Flow in the Cerebral Vasculature / S. Moore, T. David // *J. Engineering in Medicine*. – 2008. – Vol. 222. – № 4. – P. 513-530.
356. Mugnaini, E. The unipolar brush cell: a remarkable neuron finally receiving deserved attention / E. Mugnaini, G. Sekerkova, M. Martina // *Brain Research Rev*. – 2011. – Vol. 66, iss 1/2. – P. 220-245.
357. Nealen, P. M. Early diversification of the avian brain: body relationship / P. M. Nealen, R. E. Ricklefs // *J. of Zoology*. – 2001. – Vol. 253. – P. 391-404.
358. Nico, B. Role of aquaporin-4 water channel in the development and integrity of the blood-brain barrier / B. Nico, A. Frigeri, G. P. Nicchia, F. Quondamatteo, R. Herken, M. Errede, D. Ribatti, M. Svelto, L. Roncali // *J Cell Sci*. — 2001. — № 114. — C. 1297–1307.

359. Ocal, M. K. A quantitative study of the circulus arteriosus cerebri of the camel (*Camelus dromedarius*) / M. K. Ocal, H. Erden, I. Ogut and M. E. Kara // *Anatomy. Histology. Embryology*. – 1999. – Vol. 28. – P. 271-272.
360. Ocal, M. K. The circulus arteriosus cerebri in the guinea pig / M. K. Ocal, M. K. Ozer // *Annals of Anatomy*. – 1992. – Vol. 174. – P. 259-260.
361. Ohtsuki, S. New aspects of the blood-brain barrier transporters; its physiological roles in the central nervous system. *Biol. Pharm. Bull*/ 27: 1489-1496.
362. Okano, H. Stem cell biology of the central nervous system // *J. of Neuroscience Research*. – 2002. – Vol. 69. – P. 698-707.
363. Olopade, J. O. Morphometric investigation of the brain of West African dwarf sheep in Nigeria / J. O. Olopade, S. K. Onwuka // *International Journal of Morphology*. – 2005. – Vol. 23, iss 2. – P. 99-104.
364. Olopade, J. O. Preliminary Morphometric Investigation of the brain of Red Sokoto (maradi) goat / J. O. Olopade, S. K. Onwuka // *Tropical Veterinarian*. – 2002. – Vol. 20, № 2. – P. 80-84.
365. Orsi, M. A. Carotid arteries in the dog: Structure and histophysiology / M. A. Orsi, F. R. Domeniconi, B. S. M. Artoni, & G. J. Filho // *International J. of Morphology*. – 2006. – Vol. 24, iss. 2. – P. 239-244.
366. Ozudogru, Z. The Morphology of the Brain Base Arteries in the Sparrow hawk (*Accipiter nisus*) / Z. Ozudogru, H. Balkaya, D. Ozdemir // *Israel J. of Veterinary Medicine*. – 2016. – Vol. 71, № 1. – P. 43-47.
367. Pardridge, W. M. The blood-brain barrier: Bottleneck in brain drug development // *Neurology*. 2005. - Vol. 2, №1. - P. 3-14.
368. Paxinos, G. The rat brain in stereotaxic coordinates / G. Paxinos, C. Watson. – N.Y.: Elsevier acad. Press, 2004. – 367 p.
369. Peng, K. Anatomical study of the brain of the African ostrich / K. Peng, Y. Feng, G. Zhang, H. Liu, H. Song, // *Eurkish j. of veterinary and animal sciences*. – 2010. –Vol. 34, № 3. – P. 235-241.

370. Peng, K. Anatomical study of the brain of the African ostrich/ K. Peng, Y. Feng, G. Zhang, H. Liu & H. Song // Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences, 34 (3), 235-241.
371. Philippon, J. Obstruction of magendie's and luschka's foramina. Cinemri, aetiology and pathogenesis / J. Philippon, A. Carpentier, F. Brunelle et al. // Acta Neurochirurgica. – 2001. – Vol. 143, № 5. – P. 517-522.
372. Pijpers, A. Functional anatomy of the intermediate cerebellum in the rat / A. Pijpers. – Rotterdam: Voor tante Duul, 2007. – 223 p.
373. Pijpers, A. Topography of olivo-corticonuclear modules in the intermediate cerebellum of the rat / A. Pijpers, J. Voogd, T. J. Ruigrok // The J. of Comparative Neurology. – 2005. – Vol. 492, № 2. – P. 193-213.
374. Pirnik, Z. The cerebellum: anatomy, distribution of mediators and their receptors, communication with hypothalamic structures and comparison with the hypothalamic paraventricular nucleus under conditions of stress / Z. Pirnik, A. Kiss // Ceskoslovenská fyziologie. – 2002. – Vol. 51, № 2. – P. 47-60.
375. Protasoni, M. The collagenic architecture of human dura mater: Laboratory investigation / M. Protasoni, S. Sangiorgi, A. Cividini, G.T. Culivaris, G. Tomei, C. Dell'Orbo [et al.] // J. neurosurg. – 2011. – Vol. 114, № 6. – P. 1723-1730.
376. Puchades-Orts, A. Variation in Circle of Willis / A. Puchades-Orts, M. Nombella-Gomez, G. Ortuno-Pacheco // J. of anatomy. – 1981. – Vol. 33, № 3. – P. 419-423.
377. Rasser, P. E. Cerebellar grey matter deficits in first-episode schizophrenia mapped using cortical pattern matching / P. E. Rasser, L. B. Wilson, U. Schall [et al.] // Neuroimage. – 2010. – Vol. 53, iss 4. – P. 1175-1180.
378. Rehkamper, G. Evolutionary constraints of large telencephala / G. Rehkamper, H. Frahm, M. D. Mann // Brain Evolution and Cognition / Ed. G. Roth. – N. Y. [etc.] : John Willey and Sons ; Spektrum Akademischer Verlag, 2001. – P. 285-289.
379. Rekhter, M. D. Active proliferation of different cell types, including lymphocytes, in human atherosclerotic plaques / M. D. Rekhter, D. Goldon // The American Journal of Pathology. – 1995. – Vol. 147, № 3. – P. 668-677.

380. Reynolds, E. S. The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy. *J. of Cell Biology*, 17, 1963, 208-212.
381. Ricklefs, R. E. The cognitive face of avian life histories. The 2003 Margaret Morse Nice lecture // *The Wilson Bulletin. A quarterly J. of Ornithol.* – 2004. – Vol. 116, № 2. – P. 119-196.
382. Röhrs, M. Sind Zooprzewalskipferde Hauspferde? / M. Röhrs, P. Ebinger // *Berliner und Munchener Tierartliche Wochenschrift.* – 1998. – Vol. 111. – P. 273-280.
383. Ross, R. Atherosclerosis – an inflammatory disease // *The New England J. of Medicine.* – 1999. – Vol. 340, № 2. – P. 115-126.
384. Rucker, H. K. Cellular Mechanisms of CNS Pericyte/ H. K. Rucker, H. J. Wynder, W. E. Thomas // *Brain Res Bull.*, 2000, vol. 51(5), pp. 363–369.
385. Sara, O. S. Morfometria do encéfalo e formação do circuito arterial em equinos mestiços = Morphometry of the brain and arterial circuit formation in crossbreed horse [Электронный ресурс] / O. S. Sara, Moraes, Carlos A. dos Santos-Sousa, Marcelo, S. Gomes, Paulo O. Scherer, Marcelo, Abidu-Figueiredo // *Ciência Animal Brasileira.* – 2014. – Vol. 15, iss. 3. – Режим доступа: http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1809-68912014000300012. – Загл.с экрана. – 10.07.2018.
386. Sasaki, A. Immunohistochemical study of the early human fetal brain [Электронный ресурс] / A. Sasaki, J. Hirato, Y. Nakazato, Y. Ishida // *Acta Neuropathol.* – 1988. – Vol. 76, iss. 2. – doi:10.1007/ BF00688096.
387. Sedlakova R. Ultrastructure of the blood-brain barrier in the rabbit/ R. Sedlakova, R. R. Shivers, R. F. Del Maestro // *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.* 1999; 31: 149–161.
388. Shaw, P. Intellectual ability and cortical development in children and adolescents / P. Shaw, D. Greenstein, J. Lerch [et al.] // *Nature.* – 2006. – Vol. 440, № 30. – P. 676-679.

389. Sherry, D. F. Seasonal hippocampal plasticity in food-storing birds / D. F. Sherry, J. S. Hoshooley // *Philosophical Transactions of the Royal Soc. B: Biological Sciences*. – 2010. – Vol. 365, iss. 1542. – P. 933-943.
390. Sillitoe, R. V. Morphology, molecular codes and circuitry produce the three-dimensional complexity of the cerebellum / R. V. Sillitoe, A. L. Joyner // *Annual Rev.* – 2007. – Vol. 23. – P. 549-577.
391. Sowell, E. R. Longitudinal mapping of cortical thickness and brain growth in normal children / E. R. Sowell, P. M. Thompson, C. M. Leonard [et al.] // *The J. of Neuroscience*. – 2004. – Vol. 24, № 38. – P. 8223-8231.
392. Stewart, P. A. Early ultrastructural changes in blood-brain barrier vessels of the rat embryo / P. A. Stewart, K. Hayakawa // *Brain Research Rev.* – 1994. – Vol. 78, iss. 1. – P. 25-34.
393. Sullivan-Jones P. Postnatal methylazoxymethanol: sensitive periods and regional selectivity of effects / P. Sullivan-Jones [et al.] // *Neurotoxicology and Teratology*. – 1994. – Vol. 16, iss. 6. – P. 631-637.
394. Szczurkowski, A. Topography of arterial circle of the brain in Egyptian spiny mouse (*Acomys cahirinus*, Desmarest) / A. Szczurkowski, J. Kuchinka, E. Nowak, T. Kuder // *Anatomia, Histologia, Embryologia*. – 2007. – Vol. 36. – P. 147-150.
395. Taupin, P. H. Adult neurogenesis and neural stem cells of the central nervous system in Mammals / P. H. Taupin, F. M. Gage // *J. of Neuroscience Research*. – 2002. – Vol. 69. - P. 745-749.
396. Temple, S. The development of neural stem cells // *Nature*. – 2001. – Vol. 414. – P. 112-117.
397. Voogd, J. A note on the definition and the development of cerebellar Purkinje cell zones // *Cerebellum*. – 2012. – Vol. 1, iss. 2. – P. 422-425.
398. Wakai, S. Development of blood-cerebrospinal fluid barrier to horseradish peroxidase in the avian choroidal epithelium / S. Wakai, N. Hirokawa // *Cell and Tissue Research*. – 1981. – Vol. 214, iss. 2. – P. 271-278. - doi: 10.1007/BF00249211.

399. Weiger, T. The angioarchitecture of the choroid plexus of the lateral ventricle of the rabbit. A scanning electron microscopic study of vascular corrosion casts / T. Weiger, A. Lametschwandtner, K. C. Hodde, H. Adam // *Brain Research*. – 1986. – Vol. 378, is. 2. – P. 285-296.

400. Weiss N. The blood-brain barrier in brain homeostasis and neurological diseases / N. Weiss [et al.] // *Biochim Biophys Acta*. – 2009. – Vol. 1788, iss. 4. – P. 842-857.

401. Wilson, L. B. Avoxel-based morphometry comparison of regional gray matter between fragile X syndrome and autism / L. B. Wilson, J. R. Tregellas, R. J. Hagerman [et al.] // *Psychiatry Res*. – 2009. – Vol. 174, iss. 2. – P. 138-145.

402. Wolburg, H. Modulation of tight junction structure in blood-brain barrier endothelial cells. Effects of tissue culture, second messengers and cocultured astrocytes / H. Wolburg, J. Neuhaus, U. Kniesel [et al.] // *J. of Cell Science*. – 1994. – Vol. 107. – P. 1347-1357.

403. Zannad, F. Genetics strongly determines the wall thickness of the left and right carotid arteries / F. Zannad, S. Visvikis, R. Gueguen, C. Sass, O. Chapet, B. Herbeth [et al.] // *Human Genetics*. – 1998. – Vol. 103. – P. 183-188.

404. Zhang, L. A novel autologous duraplasty in situ technique for the treatment of Chiari malformation Type I / L. Zhang, Z. Yi, H. Duan [et al.] // *J. of neurosurgery*. – 2017. – Vol. 126, № 1. – P. 91-97.

9. ПРИЛОЖЕНИЕ

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ



ПАТЕНТ

НА ИЗОБРЕТЕНИЕ

№ 2530159

**СПОСОБ ИЗГОТОВЛЕНИЯ РЕНТГЕНОКОНТРАСТНОЙ
МАССЫ ДЛЯ ВАЗОРЕНТГЕНОГРАФИИ ПРИ
ПОСМЕРТНЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ЖИВОТНЫХ**

Патентообладатель(и): *Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования "САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ ВЕТЕРИНАРНОЙ МЕДИЦИНЫ" (ФГБОУ ВПО СПБГАВМ) (RU)*

Автор(ы): *см. на обороте*

Заявка № **2013117666**
 Приоритет изобретения **16 апреля 2013 г.**
 Зарегистрировано в Государственном реестре изобретений Российской Федерации **12 августа 2014 г.**
 Срок действия патента истекает **16 апреля 2033 г.**

Врио руководителя Федеральной службы по интеллектуальной собственности

Л.Л. Кирий



РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ

ФЕДЕРАЛЬНАЯ СЛУЖБА
ПО ИНТЕЛЛЕКТУАЛЬНОЙ СОБСТВЕННОСТИ(19) **RU** (11) **2 530 159** (13) **C1**(51) МПК
A61K 49/04 (2006.01)
A01N 1/02 (2006.01)

(12) ОПИСАНИЕ ИЗОБРЕТЕНИЯ К ПАТЕНТУ

(21)(22) Заявка: 2013117666/13, 16.04.2013

(24) Дата начала отсчета срока действия патента:
16.04.2013

Приоритет(ы):

(22) Дата подачи заявки: 16.04.2013

(45) Опубликовано: 10.10.2014 Бюл. № 28

(56) Список документов, цитированных в отчете о
поиске: RU 2003100451 A, 20.08.2004. RU
2272407 C1, 27.03.2006. SU 1454474 A1,
30.01.1989. US 20130045168 A1, 21.02.2013. BE
836355 A, 08.06.1976

Адрес для переписки:

192281, Санкт-Петербург, Дунайский пр-кт, 40,
корп. 1, кв. 202, Щипакину Михаилу
Валентиновичу

(72) Автор(ы):

Щипакин Михаил Валентинович (RU),
Прусаков Алексей Викторович (RU),
Былинская Дарья Сергеевна (RU),
Куга Светлана Андреевна (RU)

(73) Патентообладатель(и):

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
профессионального образования "САНКТ-
ПЕТЕРБУРГСКАЯ
ГОСУДАРСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ
ВЕТЕРИНАРНОЙ МЕДИЦИНЫ"
(ФГБОУ ВПО СПБГАВМ) (RU)(54) СПОСОБ ИЗГОТОВЛЕНИЯ РЕНТГЕНОКОНТРАСТНОЙ МАССЫ ДЛЯ
ВАЗОРЕНТГЕНОГРАФИИ ПРИ ПОСМЕРТНЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ЖИВОТНЫХ

(57) Реферат:

Изобретение относится к ветеринарии и анатомии. Способ изготовления рентгеноконтрастной массы для вазорентгенографии при посмертных исследованиях животных включает приготовление массы, состоящей из 45% свинцовых белил, соединенных с 45% жидкого скинцдара, и 10% порошка медицинского гипса, вводимого тонкой струей в данный состав. При этом порошок медицинского гипса

предварительно просеивают через сито, а полученную массу интенсивно перемешивают в течение 20-30 мин до получения взвеси однородной консистенции с вязкостью, аналогичной плазме крови. Предлагаемое изобретение обеспечивает изготовление инъекционной массы, обладающей высокой рентгеноконтрастностью, мелкой дисперсностью, способностью оседания на стенках сосудистого русла, доступной и не дорогостоящей. 2 ил.

RU 2 530 159 C1

RU 2 530 159 C1

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ



ПАТЕНТ

НА ИЗОБРЕТЕНИЕ

№ 2673386

**Способ изготовления рельефных слепков коры и ствола
головного мозга животных (включая вымерших)**

Патентообладатель: *Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования Санкт-Петербургская государственная академия ветеринарной медицины ВПО СПбГАВМ (RU)*

Авторы: *Прусаков Алексей Викторович (RU), Зеленевский Николай Вячеславович (RU), Щипакин Михаил Валентинович (RU), Вирунен Сергей Владимирович (RU), Былинская Дарья Сергеевна (RU)*

Заявка № 2017135884

Приоритет изобретения 09 октября 2017 г.

Дата государственной регистрации в

Государственном реестре изобретений

Российской Федерации 26 ноября 2018 г.

Срок действия исключительного права

на изобретение истекает 09 октября 2037 г.



Руководитель Федеральной службы
по интеллектуальной собственности

Г.П. Ивлиев Г.П. Ивлиев

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ

**ПАТЕНТ**

НА ИЗОБРЕТЕНИЕ

№ 2662189

**Способ двусторонней ангиографии органов головы,
головного мозга и шеи животных**

Патентообладатель: *Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования Санкт-Петербургская государственная академия ветеринарной медицины ВПО СПбГАВМ (RU)*

Авторы: *Прусаков Алексей Викторович (RU), Зелневский Николай Вячеславович (RU), Щипакин Михаил Валентинович (RU), Бартенева Юлия Юрьевна (RU), Васильев Дмитрий Владиславович (RU)*

Заявка № 2017137854

Приоритет изобретения 30 октября 2017 г.

Дата государственной регистрации в

Государственном реестре изобретений

Российской Федерации 24 июля 2018 г.

Срок действия исключительного права

на изобретение истекает 30 октября 2037 г.



*Руководитель Федеральной службы
по интеллектуальной собственности*

Г.П. Илларионов Г.П. Илларионов