

599
M 311

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР
ОБЪЕДИНЕННЫЙ УЧЁНЫЙ СОВЕТ ИНСТИТУТОВ
ЗООЛОГИИ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ

На правах рукописи

Т. М. МАСЕНОЗ

кандидат биологических наук, доцент

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ЛЕГКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СВЯЗИ С ИХ ЭКОЛОГИЕЙ

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант — член-корр.
АН КазССР, доктор биологических
наук профессор
Ф. М. Мухамедгалиев.

599
M 311

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР
ОБЪЕДИНЕННЫЙ УЧЕНЫЙ СОВЕТ ИНСТИТУТОВ
ЗООЛОГИИ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ

На правах рукописи

Т. М. МАСЕНОВ

кандидат биологических наук, доцент

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ
ЛЕГКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
В СВЯЗИ С ИХ ЭКОЛОГИЕЙ

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук



Научный консультант — член-корр.
АН КазССР, доктор биологических
наук профессор
Ф. М. Мухамедгалиев.

599:591,5

Работа выполнена в Институте экспериментальной биологии Академии Наук Казахской ССР (директор — член-корр. АН КазССР, доктор биологических наук, профессор Ф. М. Мухамедгалиев).

Диссертация изложена на 354 страницах машинописи и состоит: введение 4 стр., глава I, обзор литературы 34 стр., глава II собственные исследования из 4-х разделов: материал и методика 6 стр., сравнительная морфология легких грызунов в связи с их экологией 23 стр., сравнительная морфология легких хищных млекопитающих в связи с их экологией 28 стр., сравнительная морфология легких копытных млекопитающих в связи с их экологией 142 стр., глава III, обсуждение полученных данных 54 стр., заключение 13 стр., выводы 7 стр. и список литературы 43 стр.

Диссертация иллюстрирована 170 микрофотографиями и 16 таблицами. Список литературы включает 400 наименований, из которых 293 отечественных и 107 иностранных авторов.

Официальные оппоненты

1. Доктор биологических наук, профессор Б. С. Матвеев.
2. Доктор ветеринарных наук, профессор Б. П. Всеволодов.
3. Доктор биологических наук, профессор М. Ф. Авазбакиева.

Защита состоится ~~18~~ ^{18 марта} 1967 г.

Автореферат разослан ~~25~~ ^{25 января} 1967 г.

Отзывы просим направлять по адресу: г. Алма-Ата, 72 проспект Абая № 38 Ученому Секретарю Объединенного Ученого Совета Институтов зоологии и экспериментальной биологии АН КазССР.

ВВЕДЕНИЕ И ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Легкие животных не только обеспечивают обмен газами между организмом и внешней средой, но являясь одним из ведущих органов обмена веществ, играют решающую роль в формировании видовых и породных особенностей животного. Морфо-функциональные изменения легких в эволюционном ряду животных может порождать изменения в других органах. Так например, изменение способа и типа дыхания обуславливает перестройку органов кровообращения. Превращение двухкамерного венозного «жаберного» сердца в трех- или четырехкамерное артериально-венозное «легочное» сердце и образование, в связи с этим, малого или легочного круга кровообращения связаны с изменениями характера внешнего дыхания. Эта перестройка в сердечно-сосудистой системе в свою очередь обуславливает изменение в химизме крови, в частности увеличение кислородной емкости эритроцитов, возрастание щелочного резерва и буферного свойства плазмы крови, что обеспечивает более активное связывание кислорода и углекислоты (Х. С. Коштояц, 1951).

В ходе эволюционного развития животных роль легких постепенно расширяется и в результате они становятся не только органом внешнего дыхания, но и постоянно участвуют в обмене веществ вообще, в липоидном обмене в частности, в экскреторных процессах, в терморегуляции, а также выполняют определенную барьерную и защитную функцию, обезвреживая конечные продукты липоидного обмена и другие инородные вещества. В связи с этим сравнительное морфо-функциональное изучение легких представителей всех основных отрядов млекопитающих, на фоне целого организма с учетом эколого-биологических и видовых, а у домашних форм и пород-

ных особенностей животных имеет огромное теоретическое и практическое значение.

Морфологическая дифференцировка органа отражает не только его функцию, но и также экологию животных. Животные организмы, находящиеся на различной ступени эволюционного развития, имеют различный уровень единства со средой обитания, т. е. различную экологию, чему и соответствует определенный тип морфо-функциональной дифференцировки легких.

Как известно, легкие животных прежними авторами (Видерсгейм 1876, Бронн 1890, Милани 1897, Гаупп 1904, Оппель 1905, Грелер 1928, Маркус 1927, 1928, 1937 и др.) изучались в узко-филогенетическом и описательном плане, причем основное внимание было уделено только макроморфологическим особенностям этого органа с целью установления родственной связи между отдельными группами животных, удовлетворяя, таким образом, запросы филогении и систематики животных.

Функциональная морфология дыхательной системы, особенно ее респираторно-моторного компонента, разрабатывались на протяжении многих лет Б. А. Домбровским, Ф. М. Мухамедгалиевым, А. Ф. Максименко и их учениками, в результате ими было обосновано новое направление в морфологии — «биоморфология». Оригинальной по постановке вопроса является работа Ф. Мухамедгалиева по биоморфологии дыхательной системы (1948, 1949), в которой детально освещаются вопросы эволюции способов и типов дыхательного акта у различных классов позвоночных животных, от рыб до млекопитающих включительно, и указывается тесная коррелятивная зависимость между дыхательными структурами, — респираторно-моторными и собственно респираторными, т. е. легкими. Однако в этих исследованиях внутреннее строение легких ими затрагивается частично, или совсем не затрагивается.

Одним из главных вопросов в сравнительной морфологии легких животных и человека, обративших внимание подавляющего большинства исследователей, является долевая анатомия и ассиметричное развитие легких, изучению которых посвящены многочисленные работы: Меккель (1833), Оуэн (1866-68), Эби (1880; 1889), Аллен (1882), Лехе (1899), Нарат (1901), Флинт (1906), Бредлей (1927), Броман (1927), Брендер (1925), Вильсон (1918), Гентингтон (1917), Вебер (1928), Сиссон и Гросман (1938), Маркус (1937), Миллер (1937), Спиров М. К. (1925), Линденбратен и Топоркова (1935), Эллленбергер и Баум (1911), Автократов Д. М. (1927, 1949),

Бодулин В. Г. (1941, 1945, 1946), Лернер И. О. (1947), Удовин Г. М. (1941, 1948, 1951), Жеденов В. Н. (1948, 1951, 1952, 1954, 1961), Линберг Б. Э. (1933, 1947), Мухамедгалиев Ф. М. (1949), Бигдан С. С. (1948, 1951, 1953), Серова Е. В. (1950), Лукьянса В. П. (1952, 1955). В работах указанных авторов довольно подробно описываются различные варианты долевого строения легких млекопитающих и человека. При этом все они приходят к одному общему выводу, что легкие млекопитающих характеризуются разделением на неоднократные доли, а в отношении легких человека были предложены схемы о двухдолевом и четырехзональном строении. Кроме того в этих работах приводятся довольно обширные данные о весовых и размерных показателях легочной асимметрии в ряду наземных позвоночных, особенно млекопитающих, в сравнительно анатомическом плане.

Если в прежних исследованиях по анатомии легких внимание больше уделялось сравнительно-анатомической характеристике и классификации долевого строения легких, то в настоящее время центральное место занимает разработка учения о зональном и сегментарном строении легких. Зональная и сегментарная анатомия легких, предложенная Линбергом Б. Э. (1933), Крамером и Гласс (1932), Нельсоном (1934) была подтверждена рядом морфологических и клинических исследований (Миллер, 1947; Лернер И. О., 1948, 1951, 1956; Бсдулин В. П., 1946, 1948; Эпллтон, 1945; Брокк, 1946; Палей А. Ю., 1948; Цвирко Ф. К., 1947; Петров В. П., 1951; Бойден, 1945, 1949, 1951, 1955; Молчанов Л. И.; 1955, 1957, 1958; Струков А. И., 1960; Жеденов В. Н., 1961; Сперапский В. С., 1961, 1962), согласно которым каждое легкое может быть разделено на четыре зоны и на непостоянное число сегментов (от 8 до 15), называемых ими бронхолегочными. Помимо бронхо-легочных сегментов в легком выделяются сосудистые сегменты — артериальные и венозные (Мельников А. В., 1925; Серова Е. В., 1949, 1951, 1952; Удовин Г. М., 1948, 1951; Торубарова Л. М., 1953, 1955, 1958; Клембовский А. И., 1962), а также лимфатические сегменты (Кубик-Рассохина Л. И., 1958). Поставлен также вопрос о сегментарной иннервации легкого. Сегменты ими рассматриваются как морфологические и функциональные единицы легкого, которые отличаются друг от друга анатомогистологическим строением его элементов, размерами и строением стенок сегментарных и субсегментарных бронхов.

Таким образом, из вышеизложенного видно, что подавляю-

щее большинство прежних и современных исследований по морфологии легких касаются главным образом легких человека и только лишь незначительная часть их посвящена сравнительно-анатомической характеристике легких животных. При этом основное внимание авторов было уделено долевым, зональной и сегментарной анатомии легких животных и человека. Однако сравнительно-анатомический обзор легких, основанный на учете вариации долевого разделения и сегментарного строения легких проводился, в основном, в духе классической филогенетической морфологии, где почти не учитывались разнообразие функции и гистоструктуры органа, а также совершенно не принимались во внимание эколого-биологические и видовые особенности животных, по существу, определяющие дифференцировку легких.

Более новые работы, посвященные изучению микроморфологии легких, тоже носят преимущественно описательный характер и касаются только отдельных структурных элементов легких. Так, например, в работах Чистовича А. И. (1936); Энггорна (1951, 1956); Вибеля (1962); Струкова А. И. (1933, 1961); освещены вопросы общей архитектоники альвеолярного отдела легких человека. Морфологии и классификации ветвления бронхиального дерева, а также возрастному развитию внутрилегочных бронхов у человека и некоторых животных посвящены работы Удовина А. Г., Жеденева В. Н., Пузик В. И. (1953), Бигдана С. С., Торубаровой, Лукьяновой, Морозова и др. Обстоятельные работы Щелкунова С. И. (1949, 1951), Уткина О. Т. (1949), Гаршина В. Г. (1949), Скобленок С. Т. (1951) касаются только морфологии и генезиса респираторного эпителия легких. В работах Пузик В. И. (1956), Столлмана (1962) даны характеристики соединительно-тканной стромы альвеолярного отдела легких человека. Описанию бронхиального эпителия, хрящевого скелета, гладкой мускулатуры и волокнистых элементов трахеобронхиального дерева человека и некоторых животных посвящены работы Миллера (1947); Колесникова В. В. (1949, 1951, 1955); Филатовой К. Д. (1951, 1956); Яхница А. Г. (1961).

В настоящее время достигнуты некоторые успехи в области электронно-микроскопического и гистохимического изучения тонкой структуры легочной ткани. При этом основное внимание было обращено на вопросы выяснения тканевой природы и функции клеточной выстилки легочных альвеол, структуры и проницаемости альвеолярных мембран (Поликар, 1959; Поликар А. и Бо Ш. А., 1962; Де"Гродт, Логасс, Себэнс,

1958; Лазарис Я. и Сербобровская, 1960; Окадо, 1960; Поликар А., 1960; Белонд Рсберт П., Маршал, 1964), выявления клеточных барьерных или защитных элементов (Поликар, 1955; Керрер, 1960; Бассерман-Фридрих, 1960; Поликар А. и Бо Ш. А., 1962). Уже имеются много электронно-микроскопических работ, посвященных изучению фибриллярного строения и интерфейлярного цемента волокнистых элементов легочной ткани,— ретикулиновых, преколлагеновых, коллагеновых и эластических волокон (Поликар А., 1955; Поликар и Бо, 1962; Шварц, 1959; Поликар, 1959; Картон Роберт, 1960 и др.). Интенсивно изучаются гисто-и цитохимические реакции таких биохимических компонентов, как рибонуклеиновые и дезоксирибонуклеиновые кислоты, гликоген, мукополисахариды, триглицериды, сукциндегидразы, кислая фосфатаза эпителиального покрова и соединительно-тканного остова легких (Пузык В. А., 1960; Сорокин-Герман, 1959; Нестеров Е. Н., 1961; Шляпников В. И., 1963, Поликар А., 1955; Поликар и Бо, Клементе, 1961; Гросс Паул, 1962; Роберт, Джозеф, 1960 и др.).

Исследования вышеуказанных авторов по электронно-микроскопическому и гистохимическому изучению легочной ткани проводились, в основном, в патологоморфологическом плане и учитывались изменения тех или иных структурных и химических компонентов под воздействием различных внешних агентов и при воспалительных процессах. Кроме того, все эти данные касаются только легких человека и некоторых лабораторных животных, а сравнительно-морфологическое изучение этих компонентов легочной ткани с учетом особенностей общей структуры легких у различных видов животных на фоне целого организма не проводилось.

Таким образом легкие млекопитающих в сравнительно микрорморфологическом аспекте до настоящего времени изучены недостаточно, а имеющиеся многочисленные исследования касаются в основном микроморфологии легких человека, лабораторных и некоторых домашних животных. Учитывая отмеченные пробелы в изучении одного из самых жизненно важных, притом, наиболее пластичных органов животных, т. е. легких, нами проводились исследования по сравнительно—микрорморфологическому изучению легких млекопитающих в связи с их экологией. Данные этих исследований излагаются в настоящей работе с освещением вопросов: 1) особенности общей структуры легких у различных видов животных в связи с их систематическим положением и экологией; 2) какие морфо-функциональные типы проводящих путей легких можно выделить

в ряду млекопитающих на основании сравнительно-морфологического изучения микроструктуры стенки бронхов; 3) какие морфо-функциональные различия имеются в дифференцировке собственно дыхательного или альвеолярного отдела легких у представителей млекопитающих с различным систематическим положением и различной экологией; 4) какая взаимосвязь легких с другими органами и процессами в организме; 5) о значении легких в процессе формирования биологических и видовых, а у домашних форм и породных свойств животных.

РЕЗУЛЬТАТЫ СОБСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал и методика

В качестве материала для исследования нами взяты легкие представителей различных отрядов млекопитающих. Из отряда грызунов изучены легкие следующих представителей: пищухи монгольская и степная (15 экз.), заяц толой и русак (15 экз.), кролик (10 экз.), суслики песчаник и малый (10 экз.), сурок алтайский (10 экз.), белка обыкновенная (5 экз.), тушканчики большой и малый (10 экз.), песчанки полуденная и большая (15 экз.), полевка лесная (3 экз.), белая крыса (3 экз.), мышь лесная (5 экз.), слепушонка (5 экз.), хомяк обыкновенный (3 экз.), ондатра (10 экз.), дикобраз (5 экз.), нутрия (10 экз.), морская свинка (5 экз.). Из отряда хищных: хорек степной (10 экз.), горностай (5 экз.), солонгсай (5 экз.), барсук (5 экз.), медведь бурый (10 экз.), корсак (10 экз.), лисица обыкновенная (15 экз.), волк (15 экз.), рысь (2 экз.), кошка (2 экз.). Из парнокопытных: дикий кабан (10 экз.), домашняя свинья — крупная белая порода (15 экз.), казахская гибридная свинья (15 экз.), верблюд двухгорбый (10 экз.), косуля (15 экз.), марал (15 экз.), сайга (15 экз.), джайран (15 экз.), сибирский козерог (15 экз.), коза домашняя (15 экз.), архар (15 экз.), овца домашняя (15 экз.), крупный рогатый скот (15 экз.). Из непарнокопытных: лошадь (15 экз.). Кроме того для сравнения дополнительно исследованы легкие: землеройки бурозубки (3 экз.), ежа ушастого (3 экз.), крота (2 экз.), летучей мыши — вечерницы (3 экз.), дельфина (1 экз.).

Легкие подвергались гистологической обработке, причем окрашивание производилось гематоксилином и эозином, по Ван-Гизону, резорцин-фуксином и др. Одновременно с этим проводилось изучение топографии бронхиального дерева и

легочных сосудов. Изготовленные многочисленные гистологические препараты изучались под различными увеличениями светового микроскопа. При этом нами учитывались степень развитости отдельных слоев стенки бронхов (слизистая оболочка с эпителием и основной пластинкой, мышечный слой и наружный слой с хрящевым скелетом и адвентицией) и их относительное развитие на протяжении бронхиального дерева путем микроизмерения с последующей биометрической обработкой. Альвеолярный отдел легких изучался с учетом степени дифференцировки его на морфо-функциональные единицы — ацинусы, а также развитие и характер распределения мышечных и эластических элементов.

Сравнительная микроморфология легких млекопитающих

Легкие млекопитающих отличаются более сложным внутренним строением, чем у других классов позвоночных. При этом здесь происходит дифференцировка паренхимы легких на проводящие пути и на собственно дыхательную или альвеолярную часть. В свою очередь каждый из этих отделов у представителей различных отрядов млекопитающих приобретает различную степень дифференцировки, которая, как видно из изложенного материала, находится в определенной зависимости от видовой принадлежности и экологии животных. Легкие у представителей отряда насекомоядных (землеройка, крот), согласно нашим прежним данным, отличаются сильно выраженной асимметрией и весьма короткими бронхиальными путями, которые дают не более двух — трехкратное ветвления. Стенки бронхов очень тонкие и состоят из однорядного низкого цилиндрического эпителия и очень тонкой подслизистой соединительной ткани, в которой лежат разрозненные мышечные и эластические волокна. Альвеолярный отдел легочной паренхимы состоит из однотипных альвеолярных мешков с очень мелкими альвеолами. У летучих мышей бронхиальные пути еще более укорочены, но альвеолярные мешки резко удлинены и имеют вид узких, разветвленных трубочек, внутренняя поверхность которых разделена на очень мелкие альвеолы. Таким образом, легкие этих животных, по сравнению с таковыми у высших отрядов млекопитающих, являются весьма примитивными. По ходу воздухоносных путей и также в альвеолярном отделе легкого очень слабо развиты мышечные и эластические элементы и механизм расширения легких находится в полной зависимости от движения грудной клетки.

Легкие грызунов — весьма пластичный орган, и его морфо-функциональные особенности отображают не только их эволюцию, но также и экологию. Легкие у подавляющего большинства представителей грызунов имеют резко выраженное асимметричное развитие (правое легкое четырехдолевое и левое — однодолевое) и также, более примитивную дифференцировку внутренней структуры. Бронхиальное дерево короткое и имеет трех-пятикратное ветвление. Слизистая оболочка бронха состоит из однорядного низкокцилиндрического эпителия; подслизистая соединительная ткань тонкая, самостоятельного мышечного слоя, в большинстве случаев не имеется; бронхиальные железы совершенно не развиты. Внутрилегочные бронхи у большинства грызунов, в основном, имеют однослойную стенку, которая состоит только из слизистой оболочки.

Альвеолярный отдел легких у многих грызунов состоит из коротких респираторных бронхиол и узких альвеолярных мешков, стенки которых состоят из очень мелких однотипных альвеол. Дифференцировка альвеолярного отдела на ацинусы, как это имеет место у высших млекопитающих, у многих грызунов не наблюдается.

В ряду отряда грызунов легкие не являются однотипными, и показывают довольно разнообразные морфо-функциональные особенности, которые отражают систематическое положение и экологию его отдельных представителей. Среди грызунов в отношении дифференцировки легких самую примитивную картину имеют представители мышевидных грызунов (песчанка, полевка, слепушонок и др.) и тушканчиков (большой и малый тушканчики). Бронхиальные пути легких этих животных не только короткие, но весьма тонкостенные и состоят только из комплекса однослойного, низкокцилиндрического эпителия и тонкой основной пластинки. Альвеолярный отдел состоит из системы однородных узких альвеолярных мешков, внутренняя поверхность которых разделена на очень мелкие альвеолы.

Таким образом, легкие у представителей этих семейств грызунов имеют более или менее сходную дифференцировку как в отношении строения стенок бронхов, так и альвеолярного отдела, что, видимо, обусловлено, в известной мере, сходной экологией этих животных.

В ряду подотряда дупарнорезцовых грызунов можно выделить два типа строения легких: один из них более примитивный, характерен для пищух, другой — сравнительно слож-

ный, характерен для представителей семейства заячьих. Легкие пищухи имеют довольно примитивное внутреннее строение. Бронхиальное дерево короткое и имеет не более чем трехкратное ветвление; бронхи тонкостенны на всем протяжении бронхиального дерева и самостоятельного мышечного слоя не имеют. Альвеолярный отдел также имеет простой тип строения с узкими и короткими альвеолярными мешками и очень мелкими альвеолами. Следовательно, легкие пищухи по своему внутреннему строению сближаются с таковыми мышевидных грызунов, что, видимо является выражением общего для этих грызунов подземно-роющего образа жизни, т. е. сходной экологии.

У сравнительно крупных и подвижных представителей дупарнозрезцовых грызунов (у заячьих) непадающих в спячку и отличающихся более активным образом жизни бронхиальное дерево заметно удлиняется и примерно пятикратно ветвится. Кроме того усложняется строение стенки бронхов. В стенках бронхов имеется хорошо обособленный мышечный слой. Подслизистая соединительная ткань богата эластическими волокнами; местами, особенно у бифуркации крупного бронха встречаются хрящевые пластинки. Все это указывает на сравнительно большую сократительность бронхов, а следовательно на интенсивность внутрилегочной циркуляции воздуха. Альвеолярный отдел легкого уже имеет ацинарный тип строения с узкими и простыми ацинусами. Эти особенности легкого способствуют повышению интенсивности и увеличению объема альвеолярного газообмена по сравнению с вышеописанными грызунами.

Легкие у ондатры и нутрии, ведущих подземно-водный образ жизни, отличаются своеобразной дифференцировкой внутренних структур. У ондатры, при наличии короткого бронхиального дерева, альвеолярный отдел легкого имеет наилучшую дифференцировку. Здесь уже обособляются респираторные бронхиолы и альвеолярные ходы, которые переходят в удлиненные и разветвленные альвеолярные мешки с широкими альвеолами, на краях альвеолярных перегородок имеются очень тонкие пучки эластичных и мышечных волокон, образующих сфинктеры альвеол.

У нутрии, с постоянно водным образом жизни, внутрилегочные бронхи с довольно широким просветом и сравнительно сложным строением стенок, которые имеют более дифференцированную слизистую оболочку, мышечный слой и наружный слой с хрящевыми пластинками. Слизистая оболочка склад-

чатая, со эпителиальный покров многорядный мерцательный и основная пластинка богата эластическими волокнами. В стенках бронхов наилучшее развитие имеют хрящевые пластинки и волокнистые элементы почти на всем протяжении бронхиального дерева. Альвеолярный отдел легких состоит из очень широких альвеолярных ходов и мешков, разделенных на широкие и глубокие альвеолы, а на свободных краях альвеолярных перегородок располагаются тонкие мышечно-эластические сфинктеры.

Усложнение легких у водных грызунов, особенно у нутрии, находится в зависимости не только от их размеров и систематического положения, но и прежде всего от специфики их экологии, обусловленной водным образом жизни. Постоянное пребывание в воде безусловно сопровождается интенсификацией дыхания, что обуславливает значительную перестройку структур легких. Изменение легких при этом происходит в направлении удлинения бронхиальных путей и усложнения строения стенки бронхов, а также дифференциацией альвеолярных бронхиол и альвеолярных ходов, увеличения размеров альвеолярных мешков и альвеол. В результате альвеолярный отдел принимает довольно ясно выраженный ацинарный тип строения. Эти изменения не только способствуют повышению интенсивности внутрилегочной циркуляции воздуха, но при этом возрастает объем резервного и запасного воздуха в легких, за счет которого происходит альвеолярный газообмен животного, особенно во время пребывания его под водой.

У сравнительно крупных грызунов (сурок, дикобраз и др.) наблюдается как бы дальнейший этап усложнения легких, что происходит, главным образом, за счет развития альвеолярного отдела у сурка и проводящего — у дикобраза. У сурка альвеолярный отдел более отчетливо дифференцируется на довольно сложную систему ацинусов, которые имеют древовидно разветвленную общую структуру. В этот комплекс входит концевая бронхиола, респираторные бронхиолы, а затем идут длинные и широкие альвеолярные ходы, заканчивающиеся концевыми альвеолярными мешками. Внутренняя поверхность альвеолярных ходов и альвеолярных мешков тонкими перегородками разделяется на мелкие однотипные альвеолы. На свободных краях альвеолярных перегородок располагаются небольшие мышечно-эластичные сфинктеры, а по стенкам альвеолярных мешков и альвеол проходят эластические волокна, выполняющие роль каркаса ацинусов. Все эти изменения в альвеолярном отделе способствуют увеличению дыхательной

емкости легких и обеспечивают сравнительно высокий уровень альвеолярного газообмена у этого вида грызунов. Бронхиальные пути не показывают существенных особенностей по сравнению с вышеописанными грызунами.

Легкие дикобраза имеют многодолевое строение, а бронхиальное дерево с дихотомическим ветвлением — в начальном и рассыпным — в конечном отделах; бронхи — со сравнительно сложным строением стенок. Имеется более или менее обособленный мышечный слой бронхов на всем протяжении бронхиальных путей. Наружный слой сильно развит и богат хрящевыми пластинками, особенно в начальном и, частично, среднем отделах бронхиального дерева. Следовательно, здесь происходит дифференцировка бронхиального дерева на крупные, средние и малые бронхи, которые отличаются между собой различным строением и биофизическим свойством стенок. Альвеолярный отдел состоит из системы коротких и широких альвеолярных ходов и мешков со слабо развитыми мышечными и эластическими элементами. Как видно, усложнение стенок бронхов у дикобраза не сопровождается соответствующими прогрессивными изменениями альвеолярного отдела, который имеет более простое строение, чем у нутрии и суока.

Таким образом, из вышеизложенного видно, что легкие у многих представителей разных семейств отряда грызунов (пищухи, тушканчики, мышевидные грызуны и др.) характеризуются низким уровнем дифференцировки как в отношении долевого расчленения, так и внутреннего строения, что является выражением не только их низкой общей организации, но и своеобразной экологии этих животных. Как известно, подавляющее большинство грызунов проводит двойственный образ жизни: более деятельный — наземный и менее деятельный — подземный или норовой; при этом подземный период жизни значительно превалирует над наземным периодом, и видимо, он возник вынужденно в силу неблагоприятных внешних условий жизни, прежде всего температурных. Безусловно в этом случае развитие теплорегулирующего механизма животного имеет важное значение. Теплорегуляция, как известно, у животных осуществляется в основном через кожный покров, а также и через дыхание. Так как грызуны не имеют потовых желез и, кроме того, легкие отличаются низким уровнем дифференцировки, следовательно, в отношении теплорегуляции эти животные поставлены в крайне невыгодные условия: они вынуждены укрываться в норах, где температура более или менее постоянна. В свою очередь, относительно пассивный

подземный образ жизни, видимо, является одной из причин обуславливающих низкий уровень дифференцировки легких.

Низкий уровень дифференцировки легких, в свою очередь, оказывает влияние на экологию животных, в частности на их образ жизни. При очень коротком бронхиальном дереве, какое характерно для легких грызунов, атмосферный воздух поступает в альвеолярный отдел легкого не только в малом объеме, но и прежде всего в мало измененном виде (почти не согрет и не очищен), а наличие такого же короткого и простого альвеолярного отдела лимитирует объем и интенсивность внутрилегочного газообмена. Поэтому животные в осенне-зимние и иногда в летние периоды, когда им требуется высокая теплорегулирующая деятельность, а следовательно более интенсивный газообмен, впадают в спячку, переходя в относительно бездеятельное состояние.

Легкие у некоторых крупных грызунов (сурок, дикобраз, нутрия и отчасти заяц) достигают относительно высокой дифференцировки, что видимо, обусловлено разнообразными факторами: сравнительно крупными размерами животных, систематическим положением и более активным образом жизни. У древесно-лазающего вида — белки, никогда не впадающей в спячку, внутрилегочные бронхиальные пути широкие, с более эластическими двуслойными стенками, а альвеолярный отдел состоит из системы широких альвеолярных мешков с хорошо выраженной альвеолизацией внутренней поверхности. У морской свинки альвеолярный отдел легкого также имеет сравнительно сложную общую структуру: альвеолярные ходы и мешки узкие и трубкообразно удлинённые, внутренняя поверхность которых образована мелкопузырчатыми альвеолами. Как известно, морская свинка — животное высоконогое, с копытообразными когтями и относится к хорошим бегунам, все это откладывает отпечаток и на строение легких.

Легкие хищных млекопитающих отличаются более сложным строением и большим разнообразием как бронхиального дерева, так и альвеолярного отдела. Для представителей отряда хищных млекопитающих характерным является значительное удлинение бронхиального дерева легких и усложнение его ветвления по сравнению с грызунами, что сопровождается еще более значительным усложнением строения стенки бронхов. Внутренняя поверхность бронхов у многих видов хищных выстлана высокоцилиндрическим эпителием, в котором хорошо развиты мерцательные структуры и многочис-

ленны бокаловидные железистые клетки, что говорит об активной защитной и выделительной функции бронхиального эпителия. Усиление секреторной функции бронхиальных путей сопровождается не только увеличением железистых клеток в эпителиальной выстилке бронхов, но и образованием более сложных многоклеточных бронхиальных желез.

Другой весьма важной особенностью внутрилегочных бронхов у хищных является хорошее развитие гладкой мускулатуры и эластических волокон на всем протяжении бронхиального дерева и хрящевого скелета в крупных бронхах. Все это обеспечивает высокую гибкость и большую сократительность стенок бронхов, благодаря чему бронхиальное дерево может активно регулировать не только внутрилегочную циркуляцию воздуха, но также и распределение воздуха по всей легочной поверхности.

Легкие у хищных, по сравнению с легкими грызунов, отличаются более сложным строением и большим разнообразием альвеолярного отдела, который ясно дифференцируется на респираторные или альвеолярные бронхиолы и альвеолярные ходы первого, второго и др. порядков. Последние переходят в концевые альвеолярные мешки, внутренняя поверхность которых разделена на сложную систему альвеол. Весь этот комплекс, называемый альвеолярным ацинусом, снабжен довольно хорошо развитыми мышечными сфинктерами альвеолярных мешков и альвеол, а также непрерывным эластическим каркасом. Все это говорит о весьма активной регуляции альвеолярного газообмена мышечно-эластическими структурами самих легких, что безусловно обеспечивает высокий уровень обмена веществ, а следовательно, более активный образ жизни.

Однако в отряде хищных млекопитающих легкие испытывают разнообразные морфологические изменения, что отражает их эволюцию, видовую особенность и экологию представителей отряда. Среди хищных в отношении дифференцировки легких самую примитивную картину показывают представители семейства куньих (хорек, солонгой, куница, барсук и др.), у которых бронхиальное дерево короткое и бронхи тонкостенны со слабо развитым мышечным слоем и одиночными хрящевыми пластинками. Альвеолярный отдел легких также сравнительно слабо дифференцирован, простого ацинарного типа строения. У барсука стенки бронхов сравнительно толстые, с хорошо развитыми хрящевыми пластинками в крупных бронхах, но альвеолярный отдел легких состоит из простых и широ-

ких ацинусов с неглубокими альвеолами; альвеолярные перегородки заметно утолщены.

У медведя внутрилегочные бронхиальные пути отличаются весьма широким внутренним диаметром и сложным строением стенок, где все три слоя,— слизистая оболочка, мышечный слой и наружный слой,— довольно отчетливо дифференцированы. В бронхиальных путях наилучшее развитие получают как мышечные и волокнистые элементы, так и хрящевой скелет и железистые структуры. Последние представлены одноклеточными и многоклеточными или мешкообразными железами, развивающимися в тесной связи с бронхиальным эпителием. Бронхиальные пути довольно резко дифференцированы на крупные, средние и малые бронхи. Однако при сравнительно сложной дифференцировке бронхиальных путей альвеолярный отдел легких у медведя имеет более простой тип строения с очень крупными альвеолярными мешками и широкими альвеолами. Мышечно-эластические сфинктеры редкие и они встречаются в основном у входа в альвеолярные мешки. Таким образом, как бронхиальные пути, так и альвеолярные ацинусы легких у медведя отличаются более или менее упругими свойствами, что является показателем сравнительно медленного, но глубокого дыхания.

В семействе собачьих можно выделить два типа дифференцировки легких: один — сравнительно простой, характерен для корсака и лисы, другой — более сложный и характерен для волка. У корсака и лисы внутрилегочные бронхи отличаются сравнительно тонкими и эластичными стенками, тонким мышечным слоем, разреженными хрящевыми пластинками и редкими бронхиальными железами. Альвеолярный отдел легких этих животных состоит из системы удлинненных, иногда древовидно разветвленных ацинусов. Узкая концевая бронхиола ветвится на две-три респираторные бронхиолы, каждая из которых разветвляется на три и более альвеолярных ходов и мешков, внутренняя поверхность их тонкими перегородками разделяется на мелкие альвеолы. Мышечные сфинктеры альвеолярных ацинусов слабо развиты и выделяются нечетко. Интерстициальная ткань в легких также слабо развита. Таким образом, у этих двух видов семейства собачьих в дифференцировке легких, наряду с некоторыми признаками усложнения, обнаруживается большое сходство с представителями семейства куньих.

Легкие волка имеют более сложную дифференцировку внутреннего строения по сравнению с другими представителя-

ми хищных. Бронхиальное дерево более удлиненное, стенки бронхов толстые и сложного строения. Внутрилегочные бронхи имеют стенки мускульно-хрящевые в начальном, мышечного типа в среднем и мышечно-эластического характера в конечном отделах бронхиального дерева. Хрящевой скелет хорошо развит в наиболее крупных бронхиальных стволах, а в средних и малых бронхах, соответственно усиливаются мышечные и эластические элементы. Бронхиальные пути весьма богаты железами, а бронхиальный эпителий имеет многочисленные бокаловидные железистые клетки. Все это указывает на то, что стенки бронхов на всем протяжении бронхиального дерева обладают высокой сократительностью, благодаря этому обеспечивается более интенсивная циркуляция и равномерное распределение воздуха внутри легких.

Альвеолярный отдел легкого состоит из сложной сети разнородных ацинусов,— одни из них более удлиненные и разветвленные, имеют вид альвеолярного дерева, другие — короткие и широкие, также разветвленные. Альвеолярные ацинусы снабжены довольно хорошо развитыми мышечными сфинктерами альвеол и альвеолярных мешков; они при своем сокращении суживают просвет альвеолярных бронхиол и альвеолярных ходов, а также и входы в альвеолярные мешки и альвеолы. Это обстоятельство указывает на то, что легкие волка является более активным органом, как бы имеющим свой собственный регулирующий альвеолярный газообмен механизм, в виде хорошо развитых мышечных сфинктеров и эластического каркаса альвеолярных ацинусов.

Легкие копытных — весьма сложны и разнообразны и представляют собой как бы высокую ступень дифференцировки в ряду млекопитающих. Легкие этих животных различаются не только по долевному и сегментарному строению, но и прежде всего претерпевают более глубокие внутренние изменения, что и отражает эколого-биологическую, видовую и в известной мере породную особенности животных. В связи с этим отдельные виды и породы копытных имеют свои особенности в отношении морфо-функциональной дифференцировки легких.

Легкие у домашних свиней крупной белой породы отличаются плотным чешуеобразным расположением в бронхах хрящевых пластинок и их широким распространением по ходу бронхиальных путей. Соответственно мышечный слой развит умеренно и не достигает заметного усиления по мере уменьшения калибра бронхов. Слизистая оболочка со сглаженным

рельефом и тонкой основной пластинкой. В связи с этим бронхиальные пути легких свиней имеют преимущественно упругие и менее эластичные стенки, что свидетельствует о весьма экстенсивной внутрилегочной циркуляции воздуха.

Весьма существенная особенность легких свиней — очень сильное развитие бронхиальных желез на всем протяжении бронхиальных путей, которые, образуя сплошной пласт, располагаются как в подслизистой соединительной ткани, так и в адвентиции. Железы преимущественно альвеолярного типа строения и состоят из разнородных пузырьков или мешочков, открывающихся широкими протоками в полость бронха. Это обстоятельство указывает на довольно активную выделительную функцию легких и их участие в процессе терморегуляции в организме, что находится в коррелятивной связи с развитием довольно толстой подкожной жировой прослойки и обилием сальных желез кожи, затрудняющих выделение и теплоотдачу через поверхность тела.

Альвеолярный отдел легких у свиньи состоит из системы простых и широких ацинусов, в которых более явно выражены альвеолярные мешки с неглубокими однородными альвеолами. Ацинусы состоят всего из двух или трех альвеолярных мешков, связанных между собой общим преддверием. Альвеолярные перегородки, разделяющие отдельные ацинусы и альвеолярные мешки, заметно утолщены и богаты интерстициальной соединительной тканью, что придает ацинусам большую упругость. Кроме того альвеолярный отдел легких соединительно-тканными тяжами разделяется на разнородные участки: а) более губчатые с раскрытыми ацинусами; б) менее губчатые, компактные участки, с более толстыми альвеолярными перегородками и довольно огрубленными пучками эластических волокон. Первые участки можно охарактеризовать как преимущественно альвеолярные, вторые — интерстициальные, отличающиеся сильным развитием соединительной ткани. В результате подавляющее большинство ацинусов имеет более упругие, менее эластичные стенки, что свидетельствует о медленном или экстенсивном характере альвеолярного газообмена, а следовательно, и о пониженном обмене веществ.

Однако у диких и домашних свиней (крупная белая порода и гибридная свинья) легкие довольно резко отличаются различной морфо-функциональной дифференцировкой, что является выражением их видовых и породных особенностей. У дикого вида, т. е. среднеазиатского кабана, в бронхиальных

путях легких,— при достаточно развитом хрящевом скелете,— также хорошо развиты мышечные и волокнистые элементы, со сравнительно быстрым темпом нарастания относительной толщины мышечного слоя и основной пластинки по ходу бронхиального дерева, хрящевые пластинки преимущественно гиалиново-волокнистого типа строения. Альвеолярный отдел легких состоит также из простых ацинусов со сравнительно мелкопузырчатыми альвеолами, а в стенках их расположены тонкие пучки эластических и мышечных волокон. Все это говорит о сравнительно высокой эластичности и, в известной мере, сократительности как бронхиального дерева, так и альвеолярного отдела легких, благодаря этому обеспечивается более интенсивный внутрилегочный газообмен.

У гибридной свиньи, полученной путем отдаленной гибридизации свиньи крупной белой породы со среднеазиатским диким кабаном, внутрилегочные бронхиальные пути отличаются более развитым мышечным слоем и богатыми волокнистыми элементами (эластические и коллагеновые волокна), а также широко распространенными бронхиальными железами вплоть до малых бронхов включительно. Альвеолярный отдел со сравнительно сложными ацинусами, состоящими из двух-трех широких альвеолярных мешков с однородными и неглубокими альвеолами. Все это говорит о более или менее высокой дифференцировке структуры легких у гибридной свиньи по сравнению с крупной белой породой. Однако, она заметно уступает в этом отношении легким дикого кабана. Следовательно, по структуре легких гибридная свинья занимает промежуточное положение совмещая в себе весьма важные в функциональном отношении особенности легких как у дикого кабана, так и у крупной белой породы. Это различие в строении легких у гибридной свиньи от домашней свиньи крупной белой породы в значительной мере может быть объяснено наследственной передачей при скрещивании признаков свойственных дикому кабану.

У верблюда внутрилегочные бронхи отличаются широким просветом и толстыми стенками, особенно в начальном и среднем отделах бронхиального дерева, где преимущественное развитие получают хрящевой скелет и волокнистые элементы. Соответственно этому мышечный слой бронхов имеет небольшую относительную толщину, которая к тому же, на протяжении бронхиального дерева увеличивается очень медленно. Это свидетельствует о большой упругости и слабой сократительности бронхиальных путей верблюда. Кроме то-

го, бронхиальные железы слабо развиты и представлены одичными мелкими пузырьками или фолликулами. По развитию бронхиальных желез верблюд стоит на последнем месте среди домашних парнокопытных (свиньи, овцы, козы и коровы).

Альвеолярные ацинусы состоят из очень широких и вытянутых альвеолярных мешков и неглубоких, но широких альвеол, в которых отсутствуют мышечные элементы. Все это говорит о более медленном, но глубоком типе дыхания у верблюда по сравнению с другими видами домашних копытных, так как при очень широких ацинусах альвеолярные мешки и альвеолы наполняются и опорожняются очень медленно. К тому же недостаточно сильное развитие бронхиальной мускулатуры и отсутствие ее в альвеолярном отделе является показателем подобного рода дыхания.

Легкие у двух исследованных видов семейства оленей (косули и марала) настолько резко отличаются друг от друга, что выделить какие-либо представляющие из себя общие для обоих животных особенности почти не удастся; это говорит об их видовых и экологических особенностях. Внутрилегочные бронхиальные пути у косули отличаются тонкими, но упругими стенками, с исключительно сильно развитыми хрящевыми пластинками в крупных бронхах и волокнистыми элементами в средних и малых. У марала в стенках бронхов развиты преимущественно мышечные и эластические элементы, а хрящевые пластинки развиты слабее и их почти нет в средних и малых бронхах. Следовательно, бронхиальные пути у марала более сократительны и эластичны, а у косули, — наоборот, они более упругие и слабо сократительные. У косули слизистая оболочка бронхов имеет сглаженный рельеф, бронхиальный эпителий без железистых клеток. У марала эта оболочка образует высокие и сложные складки, эпителий очень богат железистыми бокаловидными клетками, основная пластинка более массивная и также богата эластическими волокнами. Это обстоятельство говорит о более активной функции слизистой оболочки бронхов у марала по сравнению с таковой у косули.

Альвеолярный отдел у косули равномерно губчатый и отличается более сложным ацинарным строением. Ацинусы здесь более удлиненные и сильно разветвленные, со сложной системой глубоких альвеолярных мешков и мелких альвеол. У марала альвеолярные ацинусы разнообразны: простые, или менее разветвленные, и сложные, или более разветвленные, с разнородными альвеолярными мешками и альвеолами. Альвеолярный отдел у марала соединительно-ткаными тяжами

разделяется на разнородные участки: более губчатые, со сложной системой ацинусов и участки менее губчатые с более простыми или менее разветвленными ацинусами, с толстыми и огрубленными альвеолярными перегородками. Альвеолярный отдел более богат эластическими и беден мышечными элементами. Эластические элементы у косули представлены тонкими, а у марала — грубыми пучками. Следовательно, альвеолярные ацинусы более эластичны и сократительны у косули, чему соответствует большая упругость бронхиального дерева, тогда как у марала большая сократительность и эластичность бронхов сопровождается некоторым ослаблением эластичности и сократительности альвеолярного отдела. Эти различия в дифференцировке легких у двух видов оленей, видимо, обусловлены их различной видовой особенностью и экологией.

У исследованных двух видов степных антилоп (джайран и сайга) бронхиальные пути отличаются более сократительными и эластичными стенками. Хрящевые пластинки очень редки и никогда не образуют полного кольца вокруг бронхов, а начиная со средних бронхов, они исчезают. Соответственно этому в стенках бронхов преимущественное развитие получают мышечные и волокнистые элементы (эластические и коллагеновые волокна). Мышечный слой бронхов хорошо развит на всем протяжении бронхиального дерева легких у обоих видов. Однако бронхиальная мускулатура у сайги развита значительно сильнее, чем у джейрана, что говорит о более высоком диапазоне сократительности бронхиального дерева у сайги.

Альвеолярные ацинусы у джайрана более удлиненные и разветвленные. У сайги они еще более сложные. Отдельные ацинусы у нее, связанные между собой посредством воронкообразных преддверий, образуют еще более сложную и обширную морфо-функциональную зону альвеолярного отдела. Эти ацинусы, наряду с разветвленными альвеолярными бронхиолами и альвеолярными ходами различных порядков включают весьма сложную сеть альвеолярных мешков и альвеол. Эти изменения в альвеолярном отделе способствуют увеличению дыхательной емкости легких и более равномерному распределению воздуха по альвеолярному отделу. Отмеченные некоторые отличия в дифференцировке этого отдела легких у обоих видов антилоп говорят о различном уровне дыхания, а следовательно, и обмена веществ этих животных. Мышечные и эластические элементы альвеолярного отдела представлены очень тонкими пучками, которые играют роль сфинктеров и эласти-

ческого каркаса альвеолярных ацинусов, что также говорит о более активной регуляции альвеолярного газообмена у обоих видов. Таким образом, в дифференцировке легких у двух видов антилоп наблюдается значительное сходство. Однако у сайги бронхи более сократительны и к тому же отдельные ацинусы альвеолярного отдела образуют более сложную морфофункциональную систему с более развитыми мышечными и эластическими элементами.

Легкие у дикого горного козла или сибирского козерога и домашней козы различаются не только по форме и своим размерам, но и прежде всего по внутреннему строению, что является выражением различной экологии, видовых и других особенностей этих животных. У сибирского козерога внутрилегочные бронхи имеют более тонкие и плотные стенки с весьма широким просветом, особенно в начальном и среднем отделах бронхиального дерева. Относительная толщина мышечного слоя от крупных к малым бронхам возрастает довольно резко. Бронхиальные железы развиты слабо и представлены единичными крупными мешочками.

Альвеолярный отдел легких у сибирского козерога равномерно губчатый с более сложными широкими ацинусами и мелкспузырчатыми альвеолами. Ацинусы очень богаты мышечными и эластическими волокнами, которые образуют довольно мощные мышечно-эластические сфинктеры альвеолярных мешков и альвеол, и эластический каркас всего альвеолярного отдела. Сложный ацинарный характер строения альвеолярного отдела, широко распространенная сеть мышечных сфинктеров и эластических волокон в этом отделе является одним из основных изменений, благодаря которым достигается увеличение дыхательной емкости легкого и усиление альвеолярного газообмена у данного вида животного.

У домашней козы внутрилегочные бронхи имеют узкие просветы и более толстые, но рыхлые стенки. Мышечное кольцо в бронхах неполное и местами прерывается, что говорит о слабом развитии мышечного слоя. Бронхиальные железы сильно развиты и морфологически весьма разнообразны; встречаются они на всем протяжении бронхиального дерева, что указывает на более активную экскреторную функцию бронхов. Это видимо, обусловлено характером дифференцировки кожного покрова животного.

Альвеолярные ацинусы легких у домашней козы удлиненные и менее разветвленные с хорошо развитыми мышечными сфинктерами и эластическим каркасом. Альвеолярный

отдел в целом соединительно-тканными тяжами разделен на разнородные участки: более губчатые, альвеолярного характера, с раскрытыми ацинусами и менее губчатые, компактные, с преимущественным развитием интерстициальной соединительной ткани и утолщенными альвеолярными перегородками. Эти особенности альвеолярного отдела легких говорят о низком уровне альвеолярного газообмена у домашней козы по сравнению с диким сородичем, т. е. сибирским козерогом.

Легкие дикого горного барана — архара и домашней свцы также имеют свои особенности, отличающие их от других видов млекопитающих. Но они между собой в дифференцировке внутренних структур легких отличаются довольно резко, что отражает их различную видовую и эколого-биологическую особенности. У архара более сильно развиты мышечные и волокнистые элементы бронхиальных путей легких, а хрящевой скелет соответственно развит значительно слабее. Слизистая оболочка более складчатая, а ее широкая основная пластинка очень богата эластическими волокнами. Бронхиальные железы редки и представлены однородными мелкими пузырьками или фсгликулами. Все это свидетельствует о более энергичной сократительности бронхов, а следовательно о более интенсивной внутрилегочной циркуляции воздуха, что находится в прямой связи с экологией данного вида. Альвеолярный отдел легкого у архара равномерно губчатый, с ясно выраженным ацинарным строением и со сложной альвеолярной сетью, а также с хорошо развитыми мышечными и эластическими элементами, образующими сфинктеры и эластический каркас альвеолярных мешков и альвеол. В результате этих изменений в значительной степени увеличивается дыхательная поверхность альвеолярного отдела и осуществляется более активная регуляция альвеолярного газообмена.

У овцы внутрилегочные бронхи имеют более упругие стенки с сильно развитым хрящевым скелетом, и только в конце-вом отделе они приобретают некоторую эластичность и сократительность; соответственно этому мышечный слой бронхов заметно ослаблен. Бронхиальные железы сильно развиты и весьма разнообразны — мешкообразные, пузырьвидные, трубчатые и разветвленные, с протоками, открывающимися в полость бронхов. Они распространены на всем протяжении бронхиального дерева, образуя местами огромные скопления. Это говорит о более деятельном участии легких в экскреторных процессах и в терморегуляции организма; что, видимо, нахо-

дится в связи с развитием густого шерстного покрова и обилием сальных желез кожи, в известной мере затрудняющих теплотдачу и выделение через поверхности тела. Альвеолярный отдел легкого овцы разделяется на рознородные участки а) более губчатые альвеолярного типа с более или менее раскрытыми ацинусами; б) менее губчатые компактные участки, с богатой интерстициальной соединительной тканью и утолщенными альвеолярными перегородками. Это говорит о наличии в легких слабо функционирующих сжатых участков, что приводит к заметному уменьшению дыхательной емкости легких.

Сопоставляя данные по сравнительной морфологии легких у диких и домашних представителей коз и овец можно отметить, что легкие у диких видов отличаются более совершенным строением; в частности бронхиальные пути более эластичны и сократительны, альвеолярный отдел равномерно губчатый, со сложными ацинусами, которые имеют хорошо развитые мышечные сфинктеры и эластический каркас. Легкие у сибирского козерга и архара имеют, в известной мере, сходную дифференцировку, что является как бы проявлением морфо-функциональной конвергенции в развитии этого органа в результате более или менее сходной экологии обоих видов. У домашних видов, у козы и овцы, бронхиальные пути более упругие и очень богаты бронхиальными железами, а альвеолярный отдел неоднороден и разделяется на компактные и губчатые участки. Как бронхиальные пути, так и альвеолярный отдел у них отличаются более упругой, менее активной общей структурой, что обуславливает сравнительно экстенсивный внутрилегочный газообмен. Это также является проявлением морфо-функциональной конвергенции в дифференцировке легких этих животных.

У крупного рогатого скота бронхиальные пути легких имеют более упругие стенки с сильно развитым хрящевым скелетом и вслокнистой тканью, что указывает на слабую сократительность бронхиального дерева в целом, а следовательно, на экстенсивную внутрилегочную циркуляцию воздуха. Слизистая оболочка бронхов имеет более складчатую структуру и хорошо развитую основную пластинку, богатую эластическими волокнами, что говорит о весьма активной функции слизистой оболочки. Бронхиальные железы более многочисленны в крупных бронхах, заметно уменьшаются в средних и их нет в малых бронхах. Это указывает на участие легких в экскреторном процессе и в терморегуляции, но в значительно меньшей степе-

ни, чем у представителей мелких жвачных (у свцы, козы).

Альвеолярный отдел неоднородный: в нем встречаются участки более губчатые, альвеолярного характера и менее губчатые, компактные, с более утолщенными альвеолярными перегородками и недостаточно развернувшимися ацинусами. Кроме того альвеолярные ацинусы короткие и широкие мешкообразного характера, с крупными альвеолярными мешками и одностипными неглубокими альвеолами, а также со слабо развитыми мышечно-эластическими сфинктерами, что, видимо, является показателем замедленного ритма дыхания.

У лошади внутригочные бронхиальные пути более упруги с сильно развитым хрящевым скелетом в начальном и наиболее сократительным в конечном отделах, а в среднем они обладают преимущественно эластическими и более или менее сократительными стенками. Соответственно этому по ходу бронхиального дерева резко ослабляется хрящевой скелет и усиливаются мышечные и эластические элементы. Это обстоятельство указывает на то, что процесс внутригочной циркуляции воздуха на протяжении бронхиальных путей не угасает, а наоборот, усиливается, начиная с их среднего отдела и достигает своего относительного максимума в дистальных бронхах.

Альвеолярный отдел легкого отличается равномерно-губчатым и более сложным ацинарным строением, а также большим разнообразием ацинусов — от широких мешкообразных до сложных и древовидно-разветвленных форм, с ясно выраженными всеми морфо-функциональными элементами (респираторные бронхиолы, альвеолярные ходы, альвеолярные мешки). Все это способствует более равномерному распределению воздуха и обуславливает огромную дыхательную емкость этого отдела. Кроме того альвеолярный отдел характеризуется сильным развитием эластических и слабым — мышечных элементов, благодаря чему ацинусы могут расширяться в весьма широких пределах.

Морфологическая динамика проводящих путей легких млекопитающих

Внутригочное дыхание у животных протекает как бы двумя основными циклами, — проведение воздуха в альвеолярную часть и далее газообмен между альвеолярным воздухом и кровью капилляров. Соответственно легочная паренхима дифференцируется на два морфо-функциональных отдела,

— проводящий и собственно респираторный. Как известно, у высших животных первый отдел представлен проводящими путями или бронхиальным деревом, а второй довольно сложной альвеолярной системой, образующей очень часто альвеолярное дерево.

Согласно нашим прежним данным (Масепов Т., 1954, 1956, 1962), проводящий отдел легких в ряду наземных позвоночных развивается постепенно и в начале он имеет тканевый или гистотипический характер дифференцировки в виде мерцательного эпителия и мышечных пучков, которые концентрируются, главным образом, на свободных краях легочных перегородок, разделяющих внутреннюю поверхность легочного мешка на отдельные камеры и ячеи. Свободные края легочных перегородок выступают в виде разнообразных валиков или утолщений, которые выстланы однорядным низкоцилиндрическим мерцательным эпителием и имеют мышечные тяжи, а также волокнистую соединительную ткань и иногда мелкие хрящевые пластинки. При периодическом сокращении этих утолщений суживаются полость легочного мешка и входы в соответствующие камеры и ячеи, благодаря чему регулируется внутрилегочная циркуляция воздуха. Развитие проводящего отдела легких на уровне его тканевой дифференцировки начинается у высших представителей амфибий и принимает более отчетливый характер у рептилий.

Проводящие структуры легких в ряду рептилий изменяются и усложняются образуя так называемые динамические бронхи, а затем и стабильные. Как известно, у высших рептилий внутренняя поверхность легочного мешка разделяется на сложную сеть камер и ячеек, соответственно этому легочные перегородки с их краевыми валиками у этих животных более часты и разнообразны. При сокращении мышечно-эластических тяжей краевых валиков свободные края более высоких перегородок сближаются и временно сливаются между собой, в результате полость легочного мешка суживается, принимая вид магистрального хода. Этот магистральный ход назван нами динамическим бронхом (у агам и др.). У более высших представителей рептилий (у черепах и варана, по литературным данным и крокодила) развиваются внутрилегочные стабильные, или морфологические, бронхи. У варана имеется короткие бронхи, с рыхлыми стенками, только в наиболее ячеистой кранио-дорзальной части легких, а у черепах и крокодила магистральный бронх простирается вдоль всего легочного мешка и дает от трех до пяти коротких вет-

влений. Таким образом, высшие рептилии в отношении дифференцировки проводящих структур легких, в известной мере, примыкают к млекопитающим, у которых развиваются весьма сложные бронхиальные пути, прогрессивно усложняющиеся в ряду класса.

Органотипическая дифференцировка проводящего отдела легкого достигает самую высокую степень развития у млекопитающих, у которых этот отдел представлен довольно сложно ветвящимся бронхиальным деревом. В результате этих изменений усиливается внутрилегочное проведение воздуха и увеличивается вентиляционный объем легких. В ряду класса млекопитающих изменяется и усложняется не только характер ветвления проводящего отдела легких, но и строения стенок бронхов. Соответственно этому внутрилегочные бронхиальные пути проходят три основные морфо-функциональные ступени дифференцировки: 1) короткое бронхиальное дерево, дающее не более чем двух-трехкратное ветвление с бронхами имеющими тонкую, почти однослойную, стенку, представленную, в основном, слизистой оболочкой из низкоцилиндрического мерцательного эпителия и рыхлой подслизистой соединительной тканью с разрозненными эластическими и мышечными волокнами (низшие отряды млекопитающих — насекомоядные, летучие мыши и многие грызуны); 2) бронхиальное дерево тоже короткое, но стенки бронхов кроме слизистой оболочки имеют вполне обособленный мышечный слой (некоторые грызуны, низшие хищные); 3) развитие более удлиненного бронхиального дерева с различным характером ветвления, а бронхиальная стенка, кроме слизистой оболочки и мышечного слоя, имеет толстый наружный слой с хрящевыми пластинками (крупные хищные и копытные).

Стенки внутрилегочных бронхов, как правило, обладают тремя биофизическими свойствами, — эластичностью, сократительностью и упругостью. Соответственно этому формообразующую роль играют три типа структурных компонентов — волокнистые, мышечные и хрящевые. Взаимоотношения и расположение этих структурных компонентов по ходу бронхиального дерева изменяются следующим образом: упругие структуры, — хрящевые пластинки и коллагеновые волокна, — сосредоточены преимущественно в начальном отделе бронхиального дерева, сократительные — в среднем и эластично-сократительные (гладкая мускулатура и эластические волокна) — в конечном отделе. В связи с этим внутрилегочные бронхи высших млекопитающих характеризуются морфо-функциональ-

ным градиентом дифференцировки структур стенки бронхов по ходу бронхиального дерева. При этом наружный слой бронхов довольно резко изменяется по ходу бронхиального дерева вплоть до полной утраты хрящевых пластинок и адвентиции, а слизистая оболочка испытывает лишь некоторые морфологические изменения: эпителий становится низким, одноядным, немерцательным и утончается основная пластинка. Мышечный слой еще более лабиальный компонент бронхов и его относительная толщина увеличивается по мере исчезновения опорных компонентов, особенно хрящевых пластинок и коллагеновых волокон. В результате постепенно снижается упругость, повышается эластичность и сократительность стенок бронхов, усиливается участие бронхов в процессе внутригочной циркуляции воздуха.

Большое функциональное значение имеет соотносительное развитие двух волокнистых компонентов (эластических и коллагеновых), которые отличаются друг от друга различным морфо-функциональным градиентом изменчивости на протяжении бронхиальных путей. Эластические волокна встречаются на всем протяжении бронхиальных путей; коллагеновые же волокна, наоборот, сильно развиты в крупных бронхиальных стволах и заметно меньше — в средних бронхах, а в малых и концевых — они почти исчезают. Динамика этих соотношений обусловлена различной функцией этих волокон, в частности эластические волокна определяют растяжимость и общий тонус стенок бронхов, и совместно с мышечным слоем регулируют сужение и расширение их просвета. Коллагеновые же волокна вместе с хрящевым скелетом придают упругость бронхам. Поэтому вполне естественно, что с повышением эластичности и сократительности бронхов заметно падает упругость их стенок, резко уменьшаются коллагеновые волокна вместе с хрящевым скелетом, а мышечные и эластические элементы, наоборот, увеличиваются.

В стенках внутригочных бронхиальных путей у млекопитающих развиваются секреторные или железистые компоненты, которые представлены у подавляющего большинства представителей бокаловидными клетками и сложными железами, расположенными в подслизистой соединительной ткани и в наружном слое. Функция этих железистых компонентов не ограничивается увлажняющим значением их секретов внутренней поверхности бронхов, что главным образом выполняется бокаловидными клетками, но и, видимо, они играют большую роль в экскреторных процессах и в терморегуляции.

Бронхиальные железы совершенно отсутствуют у насекомоядных, летучих мышей и грызунов, и развиты они у хищных и копытных млекопитающих. Среди исследованных представителей отряда хищных бронхиальные железы сильно развиты у волка и медведя. У этих животных железы имеют мешкообразный тип строения с высоким железистым эпителием. У представителей семейства кунных железы мелкие и слабо развиты.

Бронхиальные железы сильно развиты у домашних копытных, особенно у свиней и мелких жвачных. Железы у них встречаются почти на всем протяжении бронхиальных путей и располагаются как в подслизистой соединительной ткани, так в наружном слое между хрящевыми пластинками и в адвентиции, образуя разнородные скопления в виде пласта, ленты и пакета. Все это говорит об активной секреторной функции бронхиальных желез у свиней и мелких жвачных, что можно связать с наличием густой шерсти и подкожного жира (продуктивные качества), а также обилием сальных желез, что видимо затрудняет выделение и теплоотдачу через поверхность тела, компенсаторно усиливается бронхиальные железы.

Бронхиальные железы совершенно не развиты у некоторых диких мелких жвачных (сайга, джейран, косуля, марал и др.) и слабо развиты у архара и сибирского козерога. Это объясняется тем, что у диких представителей копытных дыхательная функция легких весьма интенсивная и собственно дыхательные структуры их сильно развиты, соответственно этому ослаблена экскреторная функция бронхов и компенсаторно усиливается выделение и теплоотдача через кожный покров, так как у этих животных хорошо развиты потовые железы.

Степень развития бронхиальных желез связана с характером развития шерсти, сальных и потовых желез, а также подкожного жирового отложения. Все эти изменения обусловлены не только функцией органа, но и экологией животных. Так, у грызунов совершенно не развиты ни потовые, ни бронхиальные железы, к тому же тело животного покрыто довольно густой шерстью. Следовательно, у этих животных нет структурно оформленного или специализированного терморегулирующего механизма, что, видимо, обусловлено их образом жизни. Это обстоятельство согласуется с данными А. Д. Слоним (1952, 1961), согласно которым у грызунов наиболее развитым механизмом терморегуляции следует признать химическую терморегуляцию, а поверхность тела при этом не оказывает за-

метного влияния на процесс терморегуляции. Кроме того легкие у этих животных также не оказывают существенного влияния на процесс терморегуляции. В связи с этим животные в летний и зимний периоды, когда они особенно нуждаются в более активной терморегуляции и усиленной теплопродукции, укрываются в норах, впадая часто в длительную спячку.

У представителей семейства свиной в связи с своеобразной дифференцировкой кожного покрова, выражающейся в усиленном развитии сальных желез и подкожного жирового слоя, бронхиальные железы развиты очень сильно, что указывает на довольно активное участие легких в терморегуляции. У домашних мелких жвачных бронхиальные железы также сильно развиты, что, видимо, находится в коррелятивной связи с дифференцировкой кожного покрова этих животных, в частности наличием густой шерсти и обилием сальных желез, наряду с потовыми, секреты которых в виде жира-пота покрывает поверхность кожи, что, совместно с густой шерстью, затрудняет теплоотдачу через поверхность тела и компенсаторно усиливается терморегулирующая деятельность легких. Поэтому в период высокой внешней температуры, когда чрезмерно усиливается процесс теплоотдачи, у этих животных вместо нормального дыхательного акта наблюдается полипноэ—тепловая одышка (А. Д. Слоним), основным назначением которой является теплоотдача через легкие. Это также свидетельствует об активном участии легких в процесс теплоотдачи, чему способствует не только изменение ритма дыхания, но и экскреторная функция внутрилегочных бронхиальных желез, которые очень сильно развиты у этих животных.

В ряду млекопитающих проводящие пути легких различаются не только по характеру ветвления бронхиального дерева, но и по строению стенок бронхов, что также отражает видовую и эколого-биологическую особенности различных животных. У низших представителей грызунов стенки бронхов состоят из одной слизистой оболочки и очень рыхлой подслизистой соединительной ткани, содержащей разрозненные мышечные и эластические волокна (пищухи, тушканчики, мышевидные грызуны и др.). На следующем этапе развития в стенках бронхов, наряду со слизистой оболочкой, появляется заметно обособленный мышечный слой (сем. заячьих, белчиных и др.), и только у крупных грызунов (нутрия, дикобраз и др.) образуется трехслойная стенка в начальном отделе бронхиального дерева, где наряду со слизистой, мышечной оболочка-

ми развивается и наружный слой с хрящевыми пластинками и адвентицией.

В ряду отряда хищных бронхиальные пути изменяются от сравнительно тонкостенных эластических бронхов (сем. кунных) до более удлиненных, с типичными трехслойными мышечно-хрящевыми стенками в начальном и среднем отделах бронхиального дерева, а в конечном — бронхи имеют двухслойные мышечно-эластические стенки (медведь и сем. собачьих). У некоторых представителей семейства собачьих (корсак и др.) строение стенок бронхов сходно с таковыми у кунных (тонкие и более эластичные с разреженными хрящевыми пластинками), что указывает на наличие морфо-функциональной конвергенции в дифференцировке бронхиальных путей у этих отдаленных видов животных.

В ряду копытных млекопитающих бронхиальные пути легких также более или менее стабильны в отношении ветвления и весьма лабильны по строению стенок бронхов, что отражает не только видовые особенности, но и экологию животных. Среди копытных млекопитающих бронхиальные пути легких имеют очень толстую упругую стенку у более примитивных представителей с менее активным образом жизни (у сем. свиней) и у наиболее крупных животных (верблюд, крупный рогатый скот и отчасти лошадь). У этих животных в бронхиальных путях сильно развиты хрящевые пластинки и волокнистые элементы, соответственно слабо развит мышечный слой. Это говорит о замедленном темпе внутрилегочной циркуляции воздуха, что, по-видимому, находится в коррелятивной связи с размерами и конституцией животных, а также с характером их внешнего дыхания.

У исследованных диких жвачных (косуля, марал, джайран, сайга, сибирский козевол и архар) внутрилегочные бронхи более сократительны и эластичны, в связи с этим в их стенках хорошо развиты мышечный слой и эластические волокна, и очень редки хрящевые пластинки. Среди этих животных бронхиальные пути у марала, сайги и архара отличаются еще более сильно развитыми мышечным слоем и эластическими волокнами. Эти особенности бронхов способствуют более интенсивной циркуляции воздуха, что отражает видовые особенности и экологию этих животных (способность к быстрому бегу и более активный образ жизни). У домашних мелких жвачных (у козы и овцы) бронхиальные пути легких отличаются лучшей дифференцировкой структур наружного слоя, в связи с этим доминирующими структурными компонентами бронхов

являются волокнистые элементы, хрящевые пластинки и бронхиальные железы, а мышечный слой более или менее развит только в малых бронхах. Все это указывает на сравнительно ограниченный диапазон сократительности стенки бронхов этих животных.

Морфо-функциональная характеристика собственно дыхательного или альвеолярного отдела легких млекопитающих

Собственно респираторный отдел легких у низших представителей млекопитающих (насекомоядные, летучие мыши и мышевидные грызуны и др.) имеют примитивное строение и состоит из однородных мелких пузыревидных альвеолярных мешков с очень мелкими альвеолами. В следующем этапе усложнения он приобретает простое ацинарное строение, когда появляются короткие респираторные бронхиолы и узкие альвеолярные ходы, в которые теперь открываются одиночные или двойные короткие альвеолярные мешки с мелкими альвеолами (некоторые представители отряда грызунов). Наиболее дифференцированной формой респираторного отдела легких является сложный ацинарный тип строения, когда легочная паренхима состоит из системы сложно-разветвленных ацинусов, являющихся основными морфо-функциональными единицами легочной паренхимы (у хищных и копытных).

По утверждениям А. И. Абрикосова (1947), А. И. Струкова (1960) и других выделение морфо-функциональных единиц легкого в виде ацинусов и учет их разнообразия имеет большое значение не только для оценки течения нормального дыхания, но и крайне важно для определения локализации некоторых патологических процессов (ацинарная пневмония, ацинарная форма туберкулеза и др.). Однако, до настоящего времени нет единого мнения в определении ацинуса. По данным Миллера (1940) ацинус представляет собой сумму альвеолярных мешков, связанных посредством общего преддверия или альвеолярного хода. Эингорн А. Г. (1951) под ацинусом понимают часть легочной ткани, включающую группу альвеолярных ходов и преддверия (расширенная часть респираторной бронхиолы III-го порядка), от которого альвеолярные ходы берут свое начало. Эти определения ацинуса имеют односторонний, преимущественно морфологический характер, так как согласно им ацинусы являются более простыми участками альвеолярного отдела преимущественно резервуарного харак-

тера. В этих определениях недостаточно учитывается активная функциональная роль этих морфологических единиц в процессе газообмена и совершенно не учитывается весьма важные морфо-функциональные компоненты ацинуса такие как мышечные и эластические волокна. В литературе, особенно, в учебных руководствах, укоренились утверждения, согласно которым основными функциональными единицами легких являются альвеолярные мешки и альвеолы, или первичные легочные дольки, что также носит неопределенный характер. Все это говорит о том, что до настоящего времени почти не имеется достаточных сведений по сравнительной функциональной морфологии легких вообще и о морфо-функциональных единицах альвеолярного отдела в частности, а также совершенно нет данных о характере развития этих структур в ряду класса млекопитающих.

Согласно нашим данным ацинусы представляют собой более сложные, морфо-функциональные единицы альвеолярного отдела легких, состоящие из концевой (или ацинарной) бронхиолы, респираторных (или альвеолярных) бронхиол, альвеолярных ходов и мешков с альвеолами. Весь этот комплекс является разветвлением одной концевой (или ацинарной) бронхиолы. Эти компоненты ацинуса отличаются между собой по характеру альвеолизации их внутренней поверхности. Альвеолы хорошо развиты и разнообразны в стенках альвеолярных мешков, однотипны и неглубоки в альвеолярных ходах, а в респираторных бронхиолах альвеолы развиты слабо. Ацинусы являются основными морфо-функциональными единицами легочной паренхимы, где происходит конечный или результирующий этап внешнего дыхания, в частности газообмен между ацинарным воздухом и кровью ацинарной сосудистой сети.

Альвеолярные ацинусы снабжены разнообразными мышечными сфинктерами (сфинктеры альвеолярных ходов и мешков, а также и альвеол) и довольно широкой сетью эластических волокон, образующих единый эластический каркас отдельных ацинусов. Следовательно, ацинусы являются морфо-функциональными единицами не пассивного, вроде резервуарного, характера, как это утверждалось до сих пор (согласно закону Дендерса), а весьма активными структурами.

Альвеолярные ацинусы имеют собственную сосудистую систему, которая состоит из сосудов с мышечно-эластическими стенками и ветвится соответственно ветвлению ацинуса, а капилляры проходят по внутренней поверхности альвеолярных мешков и альвеол. Функциональная взаимосвязь между аци-



18492

нусами и их сосудами, согласно данным Гейманс К. и Кардье Д. (1940) и Браус (1934) осуществляется, по типу реципрокных отношений в связи с различной иннервацией, в частности, ацинусы иннервируются блуждающим нервом, а их сосуды симпатическим, т. е. нервами антагонистами, поэтому сокращение мускулатуры ацинусов сопровождается расслаблением мышцы и расширением просвета сосудов или, наоборот, в результате таких отношений более эффективно регулируется процесс ацинарного газообмена.

Таким образом, подробное изучение альвеолярных ацинусов легких и морфо-функциональная их классификация с учетом сократительных и эластических элементов помогут расшифровать динамику дыхательного процесса у различных видов животных и человека, и определить природу паталогоморфологических изменений в легочной паренхиме.

Альвеолярный отдел легких у различных млекопитающих морфо-функционально разнообразен и его изменение отражает не только эволюцию, но и эколого-биологические особенности отдельных его представителей. В альвеолярном отделе легких насекомоядных, мышевидных и других грызунов основными функциональными элементами является система однородных альвеолярных мешочков и очень мелких альвеол, которые еще не образуют ацинусы. У летучих мышей альвеолярные ходы и мешки сливаются, образуя систему узких неразветвленных трубочек, внутренняя поверхность которых очень нежными перегородками разделяется на мельчайшие альвеолы, что, в известной мере, компенсирует сильно укороченное бронхиальное дерево и способствует более интенсивному газообмену. Мышечные и эластические элементы альвеолярного отдела легких этих животных очень слабо развиты. Мелкопузырчатый характер строения альвеолярного отдела легких, видимо, является показателем учащенного, но не глубокого ритма дыхания.

У коупных и подвижных представителей грызунов с более активным образом жизни альвеолярный отдел приобретает ацинарный тип строения сравнительно простого характера у кролика и более или менее усложненного типа у зайца и сурка. У грызунов ведущих полуводный образ жизни (у ондатры и нутрии) альвеолярный отдел легких состоит из системы удлиненных и очень широких ацинусов. Подобное изменение альвеолярного отдела является функционально обусловленным и свойственно в различной степени всем водным млекопитающим (некоторые грызуны, ластоногие, китообразные) что

можно рассмотреть как сходство конвергентного характера обусловленного общностью экологии.

Морфо-функциональные изменения альвеолярного отдела в ряду отряда хищных можно представить в следующей последовательности: 1) более примитивный тип с удлинненными, менее разветвленными ацинусами, имеющими очень слабо развитые мышечные сфинктеры (сем. кунных); 2) альвеолярный отдел с более простыми, но широкими ацинусами, которые имеют сравнительно мощные мышечные сфинктеры и толстые или огрубленные пучки эластических волокон (у медведя); 3) альвеолярный отдел, состоящий из сложных и разнородных ацинусов, древовидно-разветвленных, с интенсивной альвеолизацией внутренней поверхности и сильно развитыми мышечными сфинктерами и эластическим каркасом (сем. собачьих, особенно у волка). Первый тип строения альвеолярного отдела является показателем учащенного и неглубокого дыхания. Он характерен для представителей отряда сравнительно мелких и коротконогих животных, ведущих очень часто подземный или норовой образ жизни. Второй тип указывает на медленный, но глубокий ритм дыхания и характерен для крупных и менее подвижных форм животных. При третьем типе дифференцировке альвеолярного отдела не только увеличивается дыхательная поверхность легких у животных, но и происходит полное сочетание частоты дыхания с его глубиной. Такой тип характерен для форм животных с наиболее активным образом жизни, например, волк.

Приведенные данные показывают, что изменение альвеолярного отдела легких в ряду отряда хищных происходит, в известной мере, в соответствии с видовыми особенностями отдельных представителей, и вместе с тем, определяется и экологией животных. Поэтому виды, относящиеся к разным семействам и даже отрядам по характеру дифференцировки легких, могут оказаться сходными. Альвеолярный отдел легкого более примитивен у барсука, где ацинусы не только простые, но не имеют мышечных сфинктеров, и в этом отношении этот вид оказывается сходным с некоторыми грызунами, в частности с дикобразом. У некоторых представителей сем. собачьих (особенно у корсака) альвеолярные ацинусы обнаруживают некоторое сходство с таковыми у представителей сем. кунных (простые удлинненные ацинусы с мелкими альвеолами), что является выражением морфо-функциональной конвергенции в развитии легких, возникшей в результате более или менее сходной экологии этих животных. Альвеолярный отдел легких

волка, как и бронхиальное дерево, по своей дифференцировке оказывается почти на одинаковом уровне с таковыми у диких копытных и даже превосходит некоторых из них по развитию мышечных сфинктеров, что, видимо, обусловлено активным образом жизни этих животных.

Альвеолярный отдел легких копытных имеет вполне установленный ацинарный тип строения, но у разных представителей морфологически он весьма разнообразен, что и отражает видовые и эколого-биологические особенности животных, а у домашних форм — в известной мере и породные, продуктивные свойства. Так, у представителей семейства свиней с их примитивной общей организацией и мало подвижным образом жизни альвеолярные ацинусы более простые с одинарными или двойными широкими альвеолярными мешками со слабо выраженной альвеолизацией; альвеолярные перегородки заметно утолщены и содержат огрубленные пучки эластических волокон, а мышечные элементы не развиты. Все это указывает на более упругую общую структуру и малую дыхательную емкость альвеолярного отдела, на замедленный ритм дыхательного процесса и на низкий уровень обмена веществ у свиней.

У представителей сем. плотнорогих (у косули и марала) альвеолярный отдел легких усложняется путем удлинения и сложного разветвления ацинусов с мелкими и глубокими альвеолами, что обуславливает не только увеличение дыхательной поверхности, но и также довольно быструю циркуляцию воздуха, а следовательно и интенсивный газообмен. Стенка дифференцировки альвеолярного отдела у обоих видов оленей взаимосвязана с дифференцировкой стенок бронхов, а именно, наибольшая сократительность бронхиальных стенок у марала сопровождается наличием компактных, интерстициальных участков в альвеолярном отделе, тогда как у косули более плотным и упругим стенкам бронхов соответствует эластичность альвеолярных ацинусов.

У представителей антилоп, обитающих в открытой пустынно-степной зоне и способных к очень быстрому бегу, как например, у сайги, альвеолярные ацинусы разнородны, — одни из них удлиненные и древовидно разветвленные, другие — еще более сложные, где отдельные ацинусы связаны между собой. Мышечные сфинктеры и эластический каркас их развиты хорошо. У другого же вида антилоп, в частности у джейрана, альвеолярные ацинусы также удлиненные и разветвленные с мелкопузырчатыми альвеолами, но, однако они сравнительно

однородны со слабо развитыми мышечными сфинктерами. Все это указывает на более интенсивную циркуляцию воздуха по альвеолярному отделу легкого, как прямой результат более учащенного ритма дыхания этих животных.

У диких мелких жвачных, обитающих в высокогорной (сибирской козерог) и горно-степной зонах (дикий горный баран или архар) и ведущих наиболее активный образ жизни, альвеолярные ацинусы более разветвленные и содержат большее количество альвеолярных ходов и мешков с весьма сложной альвеолизацией внутренней поверхности и хорошо развитыми мышечными сфинктерами и эластическим каркасом. Следовательно усложнение альвеолярного отдела легких у сибирского козерога и архара происходит не только за счет ветвления ацинусов, но и путем дифференцировки и увеличения количества концов альвеолярных мешков и альвеол, а также усиления мышечных сфинктеров и эластического каркаса. Вследствие чего у них увеличивается дыхательная поверхность альвеолярного отдела и усиливается функция легких. Все это указывает на более совершенную дыхательную функцию и физиологическую полноценность легких этих видов диких мелких жвачных. Альвеолярные ацинусы у архара более богаче мышечными элементами, чем у сибирского козерога у которого, наоборот, сильно развиты эластические волокна, что находится в определенной функциональной связи с дифференцировкой стенок бронхов.

У домашних мелких жвачных (у овцы и козы) альвеолярные ацинусы удлиненные, но менее разветвленные, со слабо развитыми мышечно-эластическими сфинктерами и эластическим каркасом, чем у диких сородичей. У крупного рогатого скота альвеолярные ацинусы очень широкие и мешкообразные. Короткая воронкообразно расширенная ацинарная бронхиола разветвляется на два и более короткие респираторные бронхиолы, каждая из них посредством двух или трех небольших альвеолярных ходов соединяются с довольно широкими концевыми альвеолярными мешками, с неглубокими и широкими альвеолами. Кроме того альвеолярный отдел легких этих животных структурно неоднородный, в котором, наряду с участками более губчатого ацинарного строения, встречаются участки с довольно толстыми огрубленными альвеолярными перегородками с богатой интестерциальной тканью и имеют более компактную упругую структуру. Все это указывает на малую дыхательную емкость альвеолярного отдела легких домашних жвачных по сравнению с дикими.

У лошади — животного, способного к более быстрому и длительному бегу, альвеолярный отдел равномерно губчатый и состоит из системы разнородных ацинусов, включающих от конусообразно расширенных форм до очень сложных древо-видно разветвленных форм. Альвеолярные ацинусы имеют довольно хорошо развитый эластический каркас и очень слабые мышечные сфинктеры, благодаря этому они могут растягиваться в весьма широких пределах, способствуя увеличению объема альвеолярного газообмена пропорционально диапазону дыхательного акта животного.

Одним из наиболее активных структурных компонентов альвеолярного отдела легких являются мышечные и эластические элементы. Гладкомышечные волокна встречаются в стенках респираторных бронхиолов и на свободных краях альвеолярных перегородок, где они в виде разнородных пучков располагаются, главным образом, по краям отверстий альвеолярных ходов и мешков, а также иногда и альвеол. Мышечные волокна еще встречаются по ходу альвеолярных перегородок, разделяющих альвеолярные ходы и мешки, а также в межацинозных промежутках, где гладкая мускулатура в виде очень тонких пучков проходит в интерстициальной ткани. Эти данные показывают, что гладкая мускулатура альвеолярного отдела как бы дифференцируется на две функциональные группы: собственно альвеолярную или сфинктерную и интерстициальную или конструкторную, из которых первая группа развита сравнительно лучше, а вторая — встречается реже, и у многих видов млекопитающих, особенно у диких форм совершенно не развита.

Мышечные сфинктеры в альвеолярных ацинусах не однородны и располагаются в определенной или ярусной последовательности, где первый ярус образован мышечными пучками респираторных бронхиолов, а затем идут сфинктеры альвеолярных мешков и альвеол; при этом размеры гладкомышечных пучков резко уменьшаются и самые тонкие пучки имеются у входа в альвеолы. Все это указывает на то, что при последовательном сокращении этих разнородных сфинктеров суживаются сначала просвет респираторных бронхиолов и альвеолярных ходов, а затем отверстия альвеолярных мешков и альвеол, в результате этого напряжение воздуха в ацинусах прогрессивно возрастает и тем самым облегчается переход газов ацинарного воздуха в кровеносное русло.

В паренхиме легких довольно широко распространены эластические волокна, которые проходят вдоль альвеолярных

перегородок и в интерстициальной ткани, окутывая стенки альвеолярных мешков, альвеол и ацинусов. На свободных краях альвеолярных перегородок эластические волокна сопровождают мышечные пучки, образуя мышечно-эластические сфинктеры. Пучки эластических волокон в совокупности образуют эластический каркас альвеолярных мешков и альвеол, а также ацинусов. Альвеолярные ацинусы, при наличии широко распространенной сети эластических волокон, во время вдоха могут растягиваться и расправляться в весьма широких пределах сообразно с общим диапазоном всего дыхательного цикла. В связи с этим для эластических волокон характерны непрерывность в расположении и образование сплошного эластического каркаса всего альвеолярного отдела. Кроме того некоторые патолого-морфологические изменения, как например эмфизема, ателектаз и др. связаны с нарушением целостности эластического каркаса. Поэтому всякие изменения эластических волокон, например альвеолярный склероз и другие, в значительной мере снижают степень растяжимости альвеолярных ацинусов, а следовательно их дыхательную функцию.

Мышечные сфинктеры и эластический каркас альвеолярного отдела, как отмечено выше, развиты в различной степени у различных видов животных, что, видимо, обуславливает специфику альвеолярного газообмена и, известной мере, характер течения патолого-морфологических изменений в легких этих животных. По развитию мышечных сфинктеров и эластического каркаса альвеолярный отдел легких у исследованных млекопитающих можно характеризовать следующим образом: у грызунов и некоторых хищных (у кунных, корсака и др.) альвеолярный отдел преимущественно эластического типа строения с очень тонкими пучками эластических волокон и слабо развитыми мышечными элементами. У высших представителей хищных (волк, собака и др.) и некоторых диких мелких жвачных (архар, сибирский козерог) в альвеолярном отделе хорошо развиты мышечные сфинктеры альвеолярных мешков, альвеол и ацинусов, поэтому альвеолярные ацинусы легких этих животных имеют преимущественно, мышечный тип строения. У многих диких жвачных (сайга, джейран, косули и марал) и у некоторых домашних (козы и овцы) в альвеолярном отделе легкого сфинктеры образованы более тонкими пучками мышечных волокон и имеется более или менее развитый эластический каркас; альвеолярные ацинусы легких этих животных, в основном, мышечно-эластического типа строения. У свиней, верблюда, крупного рогатого скота и от-

части домашних мелких жвачных (овцы и козы) альвеолярный отдел имеет преимущественно интерстициальный тип строения, альвеолярные перегородки более толстые и богаты интерстициальной тканью с короткими, грубыми пучками эластических волокон и очень слабо развитыми мышечными элементами.

Таким образом, легкие у млекопитающих при наличии достаточно хорошо развитой гладкой мускулатуры и эластических волокон является органом весьма активным, сокращающимся не только под воздействием грудной клетки, но в значительной степени и самостоятельно благодаря сокращению своей собственной мускулатуры, обеспечивая нормальное течение дыхательного процесса. Различная степень развития данной структуры легких у различных животных говорит о различной динамике их дыхательного акта.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данные наших исследований и литературные данные показывают, что долевое и сегментарное строение легких, расчленение легочной паренхимы на проводящий и собственно дыхательный отделы и характер ветвления бронхиального дерева являются более стабильными признаками легких млекопитающих. Доли и сегменты составляют анатомические единицы легких, они более или менее стабильны в пределах крупных систематических групп (отряд и семейства). Эти особенности легких, в известной мере, отражают систематическое положение животных и их изменения по данным Ф. Мухамедгаллева находится в прямой зависимости от характера дифференцировки респираторно-моторного аппарата. У большинства грызунов имеющих более эластичную и укороченную грудную клетку доли резко обособлены в правом и совершенно не выражены в левом легких; у пищухи и дикобраза с удлиненной и многореберной грудной клеткой (17—18 ребер) оба легкие имеют резко выраженное многодовое строение (4—3 доли у первого и 8—6 долей у второго животных). У хищных, с более подвижной удлиненной грудной клеткой, доли обоих легких сильно развиты и резко обособлены. У представителей отряда копытных в левом легком доли слиты между собой, а в правом — они более или менее обособлены у диких представителей и испытывают частичное или полное слияние у домашних, чему соответствует более короткий, упругий тип грудной клетки, особенно у домашних копытных.

Соответственно этому легкие у представителей названных

отрядов имеют характерную сегментарную структуру и определенный тип ветвления бронхиального дерева. Кроме того доли легких (верхушечная, сердечная и диафрагматическая), согласно нашим данным, имеют различную внутреннюю структуру, обусловленную различным воздействием на легкие двух разных противоположно действующих респираторно-моторных центров (грудного и брюшного или реберно-диафрагматического).

Легкие млекопитающих наряду с вышеуказанными стабильными структурами имеют еще более разнообразные лабильные признаки, отличающиеся высоким диапазоном изменчивости. Такими признаками являются микроструктура и характер стратификации стенок внутрилегочных бронхов, корреляция между отдельными тканевыми компонентами (хрящевой скелет, мышечный слой и волокнистая ткань) и изменение их соотношения по ходу бронхиального дерева. Еще более лабильными признаками легких является усложнение альвеолярного отдела, образование разнообразных ацинусов и развитие в них мышечных и эластических волокон. Эти признаки легких отражают экологию, видовые и, в известной мере, породные особенности животных.

Из вышеизложенного видно, что в процессе эволюционных изменений легких в ряду млекопитающих довольно отчетливо выделяются признаки более или менее стабильные и довольно изменчивые — лабильные. К стабильным признакам могут быть отнесены долевоe и сегментарное строение легких, типы ветвления бронхиального дерева и другие, которые отражают эволюцию и систематическое положение животных. Стабильные структуры легких характеризуют более крупные систематические группы животных (отряд, семейство, род), которые имеют исторически обусловленную генетическую общность. К признакам более изменчивым могут быть отнесены микроструктура стенки бронхов, характер развития альвеолярного отдела, строение и разнообразие ацинусов и другие, которые в известной мере, отражают видовые и индивидуальные особенности животных, уровень их обмена веществ и характеризуют функциональную особенность легких. Лабильные структуры более разнообразны и развиваются под влиянием экологических факторов, поэтому характер изменения их, в основном, отражает экологию животных:

Следовательно, развитие легких в целом происходит путем постоянного замещения или дополнения более стабильных макроэволюционных изменений более лабильными микрораз-

люционными изменениями в процессе которого усиливается и расширяется функция легких, а также, повышается их устойчивость к внешним воздействиям.

В развитии проводящих структур легких у наземных позвоночных можно выделить три основные этапы дифференцировки: а) тканевую или гистотипическую дифференцировку, когда проводящие структуры легкого представлены прерывистыми расположенными тканевыми элементами — мерцательным эпителием, мышечными и волокнистыми элементами, развивающимися на свободных краях легочных перегородок (у высших амфибий и низших рептилий); б) образование динамических бронхов путем слияния свободных краев этих перегородок (у высших рептилий); в) органотопическую дифференцировку, когда развивается система внутрилегочных трубочек или стабильных бронхов, которые намечаются у высших рептилий (черепаха, варан и крокодил) и достигают наивысшего развития у млекопитающих. Эти этапы, в дифференцировке проводящих путей легких отражают эволюцию и систематическое положение отдельных классов наземных позвоночных.

Бронхиальное дерево легких в ряду млекопитающих, образуя различные типы ветвления, изменяются в отношении строения стенок и соответственно этому можно различить три основных типа строения внутрилегочных бронхов: а) бронхи с тонкой почти однослойной стенкой, состоящей из одной слизистой оболочки с тонким подслизистым слоем, в котором встречается разрозненные мышечные и эластические волокна; б) внутрилегочные бронхи с двуслойной стенкой (слизистая оболочка с обособленным мышечным слоем) и в) бронхиальные пути с трехслойной стенкой, состоящей из слизистой оболочки, мышечного слоя и наружного слоя с адвентицией и хрящевыми пластинками. Первый тип бронхиальных путей характерен для представителей низших отрядов млекопитающих и для представителей ведущих преимущественно-подземно-роющих образ жизни (насекомоядные, летучие мыши, пищухи, мышевидные грызуны, тушканчики и др.). Второй тип строения бронхов характерен для большинства грызунов с сравнительно активным образом жизни (заячьи, беличьи, ондатра и др.). И наконец, третий тип наиболее распространенный и встречается начиная с высших грызунов (дикобраз, нутрия и др.) у всех остальных отрядов класса млекопитающих.

По ходу бронхиальных путей структуры стенки бронхов изменяются в направлении резкого уменьшения адвентиции,

утраты хрящевых пластинок и увеличения мышечного слоя, и эластических волокон, что приводит к дифференцировке бронхиального дерева на соответствующие отделы, отличающиеся характерными биофизическими свойствами: а) начальный отдел состоит из более упругих бронхов с сильно развитыми хрящевыми пластинками и коллагеновыми волокнами; этот отдел может быть охарактеризован как проводящий; б) средний или промежуточный отдел, где в бронхах заметно ослаблены волокнисто-хрящевые элементы и усиливается мышечный слой, стенки бронхов имеют более сократительный характер и этот отдел бронхиального дерева может быть охарактеризован как регулирующий; в) концевой отдел — малые бронхи, имеющие преимущественно мышечно-эластические стенки, регулирующая и распределительная функция которых еще более усиливается; г) респираторный или связывающий отдел, включающий бронхиолы с тонкими эластическими стенками и непосредственно связанные с альвеолярным отделом. Таким образом, по ходу бронхиального дерева по мере уменьшения его калибра усиливается сократительность стенок бронхов, чем обеспечивается более равномерная циркуляция воздуха внутри легких.

Проводящие пути легких изученных нами млекопитающих имея сходный тип ветвления у различных представителей внутри отрядов и семейств, обнаруживают довольно резкое отличие в дифференцировке стенки бронхов. У насекомых, летучих мышей, пищухи и мышевидных грызунов внутрилегочные бронхи эластического типа строения с очень тонкой однослойной стенкой состоящей, в основном, из одной слизистой оболочки. У представителей заячьих, беличьих и других грызунов бронхи с двухслойной стенкой, наряду со слизистой оболочкой, развит тонкий мышечный слой. У нутрии, дикобраза бронхи с более или менее ясно выраженной трехслойной стенкой, с богатыми волокнистыми и разреженными хрящевыми элементами. Среди хищных бронхиальные пути с тонкой трехслойной стенкой эластического типа строения у куньих, хорька, лисы и др.; бронхи с довольно толстой трехслойной стенкой мышечно-волокнистого типа — у волка, и более богаты волокнистыми и хрящевыми элементами у медведя. У диких копытных (сайга, джайран, марал, архар и другие) бронхиальные пути преимущественно мышечно-волокнистого типа строения, чаще с рыхло расположенными хрящевыми элементами. Среди них особенно большей эластичностью отличаются внутрилегочные бронхи у сайги и более сильным развитием

мышечного слоя — у марала и архара; бронхи более или менее упругого характера у сибирского козерога и косули. Бронхиальные пути у домашних животных (свинья, верблюд, крупный скот, овцы, козы и лошади) отличаются более упругой трехслойной стенкой, сильным развитием хрящевого скелета и адвентации.

Как видно, из вышеприведенных данных, структура стенки бронхов и разнообразие строения бронхиальных путей у млекопитающих, в основном определяется степенью развития и соотношением мышечного слоя, волокнистой ткани и хрящевого скелета бронхов у различных видов животных. Соотношение этих структурных компонентов бронхов изменяется по ходу бронхиальных путей и поэтому различные виды бронхов (крупные, средние и малые) имеют различную структуру стенки. Между этими структурными компонентами бронхов наблюдается взаимосвязь в виде морфо-функциональной корреляции и реципрокных отношений: сильное развитие хрящевого скелета и коллагеновых волокон сопровождается ослаблением мышечного слоя бронхов, и, наоборот, с редукцией хряща и уменьшением коллагеновых волокон по ходу бронхиального дерева усиливается гладкая мускулатура и эластические волокна. Такая динамика структурных компонентов бронхов определяет общую структуру и биофизическое свойство бронхиального дерева у отдельных видов животных.

В бронхиальных путях легких млекопитающих можно различить двоякого рода железистые компоненты, — бокаловидные слизистые клетки бронхиального эпителия (одноклеточные железы) и специализированные сложные бронхиальные железы. Развитие последних обусловлено более активным участием легких в процессе экскреции и терморегуляции. Бронхиальные железы весьма разнообразны: крупные мешкообразные железы с более высоким железистым эпителием продуцирующие секрет серозного характера, мелкие железы, с узкой щелевидной полостью и низким эпителием, выделяющие преимущественно слизистый секрет, и, наконец, имеются железы переходного типа со смешанной секрецией (серозный и слизистый). Бронхиальные железы отсутствуют у грызунов, отсутствуют или недоразвиты у сайги, джейрана, марала и косули, очень редки у сибирского козерога, архара, верблюда и у многих хищных и обильно развиты у домашних видов — у свиньи, козы, овцы и других. При этом весьма обильное развитие бронхиальных желез у свиней, коз и овец находится в непосредственной коррелятивной связи с дифференцировкой кож-

ного покрова, в частности с развитием шерсти (овцы и козы) и подкожного жира (свиньи); все это затрудняет выделение и теплоотдачу через поверхность тела, компенсаторно возрастает роль легких в теплоотдаче, выражением чего является усиленное развитие бронхиальных желез.

Альвеолярный отдел легкого наиболее лабилен и его изменения в ряду млекопитающих отражают как видовые особенности, так и экологию отдельных их представителей. Развитие альвеолярного отдела в сравнительно-морфологическом или эволюционном аспекте представляет собой процесс постепенного перехода от более простого типа строения с мелкими однородными альвеолярными мешками и альвеолами (насекомоядные, летучие мыши, пищухи, мышевидные грызуны и другие), через простое ацинарное строение (некоторые грызуны, барсук, медведь, свинья и др.) к сложному ацинарному типу, когда этот отдел дифференцируется на сложную систему разнородных ацинусов, являющихся основными морфофункциональными единицами легких (у большинства млекопитающих). В функциональном отношении этот процесс показывает постепенный переход частого и неглубокого дыхания в более сложный процесс газообмена, когда происходит полное сочетание глубины дыхания с его частотой, в результате увеличивается дыхательная емкость легких и повышается интенсивность внутрилегочного газообмена.

Альвеолярный отдел у млекопитающих, морфологически весьма разнообразен и его изменение отражает не только систематическое положение животных, но и их экологию. У насекомоядных, пищухи, мышевидных и других грызунов альвеолярный отдел однородного мелкопузырчатого типа строения с мелкими альвеолярными мешками и альвеслами. У некоторых грызунов (у заячьих, беличьих и др.) и хищных (у кунных) альвеолярный отдел имеет простой ацинарный тип строения, когда группа небольших альвеолярных мешков с мелкопузырчатыми альвеолами соединяются между собой посредством узкой и короткой альвеолярной бронхиолы и альвеолярного хода. У грызунов ведущих водный образ жизни (у нутрии и ондатры) альвеолярный отдел состоит из системы очень широких простых ацинусов. Более высокой дифференцировкой альвеолярного отдела легких следует считать сложный ацинарный тип строения, когда в нем дифференцируется система сложно-разветвленных ацинусов с густой альвеолярной сетью и более развитыми мышечными и эластическими элементами (у диких копытных и лошади). У некоторых хищных (сем. собачьих)

ацинусы сложно-трубчатого строения с хорошо развитыми мышечными сфинктерами. У домашних копытных ацинусы широкого мешкообразного типа строения и богаты интерстициальной тканью и бедны мышечными элементами (у свиньи, верблюда, крупного рогатого скота), или удлинненного трубчатого характера с более или менее развитыми мышечными сфинктерами (у домашних мелких жвачных). Среди них более примитивным строением отличается альвеолярный отдел легких у свиней и верблюда, у которых каждый ацинус состоит из одиночных или двойных очень широких альвеолярных мешков с более упругой стенкой.

Кроме того, альвеолярный отдел легких некоторых видов млекопитающих, особенно у домашних копытных структурно неоднороден и расчленен на разнородные участки: участки более губчатого альвеолярного характера с раскрытыми альвеолярными мешками и альвеолами и участки менее губчатые или компактные интерстициального типа строения со слабо дифференцированными ацинусами. Последние участки, видимо, имеют резервное или физиологическое значение и, могут включаться в дыхательный процесс при форсированном дыхании.

Эти разнообразные морфологические типы альвеолярного отдела, в частности ацинусов, указывают на различную динамику внутрилегочного или альвеолярного газообмена у различных видов животных и им, видимо, соответствуют определенные патолого-морфологические изменения (ателектаз, эмфизема, ацинарная пневмония и др.). В частности эти данные говорят о том, что дыхательный акт наиболее учащенный у грызунов и мелких хищных и более интенсивный и глубокий у крупных хищных и диких копытных, а у домашних копытных дыхательный акт более разреженный с различной глубиной, что согласуется с физиологическими данными.

Мышечные и эластические элементы альвеолярного отдела легких образуют сфинктеры и эластический каркас альвеолярных мешков и альвеол, а также ацинусов в целом, что указывает на более активную регуляцию внутрилегочного газообмена. При этом сокращение мышечных сфинктеров усиливает внутрилегочную циркуляцию и повышает напряжение воздуха в альвеолярных ацинусах, что способствует более энергичному газообмену между ацинусами и их сосудами. Различный характер этих компонентов ацинусов у различных видов животных определяют специфику их внутрилегочного газообмена, что находится в обусловленной связи с видовыми особен-

ностями и экологией животных, а также характерным для них уровнем обмена веществ.

Данные наших исследований показывают, что между бронхиальным деревом и альвеолярным отделом легких имеется непосредственная коррелятивная связь, которая определяет дифференцировку легких. У насекомыхных и большинства грызунов короткому бронхиальному дереву, с тонкостенными эластическими бронхами, соответствует простой мелкопузырчатый тип строения альвеолярного отдела. У крупных хищных, диких парнокопытных и других имеющих мышечно-хрящевые и мышечно-эластические бронхи альвеолярный отдел с более сложными, разветвленными ацинусами и хорошо развитыми мышечно-эластическими сфинктерами. Более упругому типу бронхиального дерева у домашних парно-копытных соответствует наличие очень широких и менее разветвленных ацинусов со слабо развитыми мышечными элементами и толстыми пучками эластических волокон.

Так как дифференцировка легких обусловлена их функцией и опосредованным влиянием экологии животных, то, следовательно, изменение внутреннего строения легких не всегда совпадает с эволюцией той или иной систематической группы животных и не является ее полным отражением; в результате в развитии легких постоянно наблюдается морфофункциональные изменения конвергентного характера.

Морфо-функциональные конвергентные изменения легких являются непосредственным результатом конвергентной эволюции или параллелизма в эволюционном развитии животных. Поэтому у видов относящихся к различным отрядам и семействам, но имеющим сходную экологию, легкие в большинстве случаев обнаруживают сходную дифференцировку. Так, например, легкие у большинства представителей, насекомыхных, летучих мышей, грызунов имеют сходную общую дифференцировку (бронхиальное дерево короткое, бронхи почти с однослойной стенкой, альвеолярный отдел мелкопузырчатого типа строения). Легкие у различных видов диких мелких жвачных и крупных хищных обнаруживают большое сходство во внутреннем строении (бронхиальные пути более сократительны и альвеолярный отдел имеет сложный ацинарный тип строения). У водных грызунов (особенно у нутрии), альвеолярные ацинусы резко расширены, напоминая в этом отношении альвеолярные ацинусы высших водных млекопитающих (ластоногие и китообразные).

Конвергентные морфо-функциональные особенности лег-

ких, являясь результатом реакции организма на воздействия внешних условий и перестраиваясь соответственно последним, оказывают влияние на экологию животных и играют весьма важную роль в процессе адаптации организма, что имеет большое значение при расселении животных в различные ландшафтные зоны.

Таким образом, в процессе развития легких в ряду млекопитающих, наряду с более или менее стабильными структурами, отражающими эволюцию и систематическое положение животных, образуются более разнообразные лабильные структуры, возникающие под влиянием экологии животных. Следовательно, развитие легких совершается постоянным дополнением или замещением довольно разнообразных морфологических изменений дивергентного характера, идущие в соответствии с дивергентной эволюцией животных, еще более разнообразными микроморфологическими изменениями отражающими конвергентную эволюцию отдельных видов животных, в результате легкие у различных видов млекопитающих относящихся к различным систематическим группам имеют сходную дифференцировку. Все эти морфологические изменения легких сопровождаются расширением их функций и коррелятивной связи с другими структурами и процессами в организме, что указывает на весьма важную роль легких, в процессе формирования биологически устойчивых свойств у диких видов и породных особенностей у домашних животных. Кроме того, учет различия в строении долей легких, в зависимости от типа дыхания животных, и расшифровка особенностей дифференцировки структур бронхиального дерева и альвеолярного отдела, — с выявлением степени развития бронхиальной мускулатуры, мышечных сфинктеров и эластического каркаса ацинусов, — имеет большое теоретическое и практическое значение: эти данные находят применение при разработке приемов профилактики, диагностики и терапии легочных заболеваний.

ВЫВОДЫ

1. В процессе эволюционных изменений легких весьма отчетливо выделяются признаки более стабильные (долевое и сегментарное строение легких, типы ветвления бронхиального дерева и др.) и довольно изменчивые — лабильные (микроструктура и относительное развитие отдельных слоев стенки бронхов и характер дифференцировки альвеолярного отдела легких). Стабильные признаки менее разнообразны и отра-

жают эволюцию более крупных систематических групп животных (отряд, подотряд, семейство и др.). Лабильные структуры более разнообразны и отличаются высоким диапазоном изменчивости; они более полнее отражают видовую особенность, экологию животных и присущий им уровень обмена веществ. Развитие легких в ряду млекопитающих происходит постоянным дополнением более стабильных макроэволюционных изменений более лабильными микроэволюционными изменениями в процессе которого происходит усиление и расширение функции легких, а также повышение устойчивости их к внешним воздействиям.

2. В ряду наземных позвоночных можно выделить три основные этапы развития проводящих структур легких: а) тканевую или гистотипическую их дифференцировку (амфибии и низшие рептилии); б) образование динамических бронхов (у высших рептилий) и в) органотипическую дифференцировку путем превращения лабильных динамических бронхов в стабильные. Последняя представляет высший этап развития проводящих путей легких и он намечается у высших рептилий и достигает высокой дифференцировки у млекопитающих.

3. Проводящие пути легких млекопитающих эволюируют от более короткого бронхиального дерева с бронхами тонкой и однослойной или двухслойной стенкой (насекомоядные, летучие мыши и мелкие грызуны) до бронхиальных путей более сложного строения с толстой трехслойной стенкой, свойственной для большинства млекопитающих. Эти изменения отражают не только систематическое положение животных, но и также их экологию.

4. Структура стенки бронхов легких млекопитающих по ходу бронхиального дерева изменяются в направлении резкого уменьшения адвентиции, утраты хрящевого скелета и усиления мышечных и эластических элементов, что приводит к дифференцировке бронхиального дерева на соответствующие отделы, отличающиеся характерными биофизическими свойствами; а) начальный, или проводящий отдел включающий крупные бронхи с более упругой хрящевой стенкой; б) средний отдел, который состоит из мышечно-хрящевых, более сократительных бронхов и регулирует распределение воздуха внутри легких; в) концевой отдел, — малые бронхи с тонкой мышечно-эластической стенкой, регулирующая и распределительная функция их еще более усиливается; г) респираторный или конечный отдел включающий сложную систему бронхов непосредственно связанных с альвеолярным отделом.

5. Проводящие пути легких у представителей различных отрядов млекопитающих, отличаются между собой по характеру стратификации стенки бронхов и в соотносительном развитии их отдельных структурных компонентов, что отражает различную экологию и видосвые особенности животных. Внутрилегочные бронхи с однослойной или двухслойной стенкой состоящей из одной слизистой оболочкой, со слабо обособленным мышечным слоем, характерны для насекомыхядных и мелких грызунов. Бронхиальные пути с трехслойной более эластичной стенкой и разреженными мелкими хрящевыми пластинками свойственны для крупных грызунов и мелких хищных. Брсихами преимущественно мышечно-хрящевыми стенками в начальном и мышечно-эластическими — в среднем отделах бронхиального дерева обладают крупные хищные и дикие мелкие копытные. Этот тип бронхов характеризуется более энергичной сократительностью. Бронхиальные пути с более упругими стенками, сильно развитыми хрящевыми пластинками и волокнистой тканью, присущи для домашних копытных; они отличаются слабой сократительностью. Указанные типы бронхиальных путей, в свою очередь, имеют различные морфологические вариации.

6. Бронхиальные пути легких млекопитающих имеют двоякого рода железистые элементы, — бокаловидные слизистые клетки бронхиального эпителия (одноклеточные железы) и специализированные сложные бронхиальные железы. Бронхиальные железы не развиты у грызунов, редки — у многих хищных, отсутствуют или очень редки у диких мелких жвачных и более обильны у домашних парно-копытных. Развитие бронхиальных желез обусловлено с развитием экскреторной и терморегулирующей функции легких.

7. Альвеолярный отдел легкого наиболее лабилен и его изменения в ряду млекопитающих отражают видовую особенность и экологию отдельных их представителей. Развитие альвеолярного отдела в сравнительно-морфологическом или эволюционном аспекте представляет собой процесс постепенного перехода от более простого типа строения с мелкими однородными альвеолярными мешками и альвеолами (у насекомоядных и большинства грызунов) в сложный ацинарный тип, когда этот отдел дифференцируется на сложную систему различных ацинусов, являющихся основными функциональными единицами легких (у высших отрядов млекопитающих). В результате этого процесса увеличивается дыхательная емкость

легких и повышается интенсивность внутрилегочного газообмена.

8. Альвеолярный отдел легких у некоторых представителей в разных отрядах, структурно неоднороден и в нем довольно резко выделяются разнородные участки: более губчатые, альвеолярного характера и менее губчатые интерстициального типа строения. Последние имеют резервное значение и функционируют при форсированном дыхании.

9. Мышечные сфинктеры и эластический каркас альвеолярного отдела легких у различных представителей млекопитающих развиты в различной степени. По характеру дифференцировки этих компонентов можно выделить следующие типы строения альвеолярного отдела легких: а) преимущественно эластический, с тонкими пучками эластических волокон и слабо развитыми мышечными элементами (у грызунов и мелких хищных); б) мышечно-эластический, с хорошо развитыми мышечно-эластическими сфинктерами и эластическим каркасом (у крупных хищных и диких мелких жвачных) и в) преимущественно интерстициальный тип строения альвеолярного отдела, где альвеолярные перегородки толстые и богаты интерстициальной тканью с грубыми пучками эластических волокон и слабо развитыми мышечными элементами (у домашних парнокопытных).

10. Морфо-функциональная взаимосвязь между мышечными, волокнистыми и хрящевыми элементами внутрилегочных бронхов можно охарактеризовать как корреляцию на тканевом уровне, тогда как подобная связь между бронхиальным деревом и альвеолярным отделом легких является корреляцией на органном уровне. Такая разносторонняя корреляция между отдельными тканевыми и органными компонентами легких количественно и качественно могут быть различной у представителей различных отрядов млекопитающих; что, видимо, — определяет общую структуру и функциональную особенность легких у отдельных видов животных.

11. Легкие у многих млекопитающих находятся в морфо-функциональной корреляции с кожным покровом; сильное развитие подкожного жира и шерстного покрова, затрудняю-

щее выделение и теплоотдачу через поверхности тела, сопровождается усиленным развитием бронхиальных желез, что повышает выделительную и терморегулирующую функцию легких (особенно у свиней и домашних мелких жвачных).

12. Легкие у диких парно-копытных (джайран, сайга, марал, архар и другие) функционально более активны, чем у домашних, в связи с этим внутрилегочные бронхи преимущественно мышечно-эластического типа строения, с разреженными хрящевыми пластинками, а альвеолярный отдел равномерно губчатый, со сложными ацинусами и богат мышечными и эластическими элементами. У домашних парно-копытных (свиньи, овцы, козы, крупного рогатого скота) легкие функционально менее активны, в связи с этим бронхиальное дерево более упругое, с сильно развитым хрящевым скелетом и волокнистой тканью, а альвеолярный отдел с менее губчатыми компактными участками и более широкими упругими ацинусами; все это является показателем экстенсивного дыхания, а следовательно, пониженного обмена веществ.

13. Изменение строения легких в ряду млекопитающих не всегда совпадает с эволюцией отдельных систематических групп животных и могут иметь конвергентный характер, что присходит под влиянием экологии, отражая конвергентную эволюцию видов животных, относящихся к различным систематическим группам. Поэтому у видов животных относящихся к различным отрядам, семействам и родам, но имеющих сходную экологию, легкие обнаруживают почти сходную дифференцировку (сходство общей структуры бронхов и альвеолярного отдела легких у насекомыхядных и некоторых грызунов, а также у различных видов водных млекопитающих и другие).

14. Морфо-функциональные особенности легких, являясь результатом реакции организма на воздействие внешних условий, играют большую роль в процессе адаптации животных и способствуют расширению их ареала, что имеет важное значение при расселении животных в различные ландшафтные зоны.

15. Усложнение легких в ходе эволюции млекопитающих

может быть представлено: а) удлинением бронхиального дерева и усложнением стенок бронхов от однослойного до трехслойного строения, а альвеолярного отдела от простого мелкопузырчатого типа до расчленения на сложную систему разнородных ацинусов, в результате усиливается внутрилегочная циркуляция и увеличивается дыхательная емкость легких; б) развитием и усилением мышечных сфинктеров и эластического каркаса в альвеолярном отделе легкого, что способствует более активной регуляции газообмена между ацинарным воздухом и кровью сосудов; в) сочетанием или постоянным дополнением дивергентных изменений, идущих в соответствии с эволюцией той или иной группы животных, конвергентными или экологическими изменениями, в результате легкие у различных видов млекопитающих имеют сходную дифференцировку; г) расширением функции и коррелятивной связи легких с другими органами организма, что обуславливает усиление рсди легких в формировании биологической устойчивости диких видов, породных и продуктивных особенностей у домашних форм.

Работы, опубликованные по диссертации:

1. К экологической морфологии легких грызунов. Известия АН КазССР «серия биологическая», вып. 3, 1963 (42—54).
2. Легочная мускулатура и ее роль в процессе дыхания. Ученые записки Казахского Государственного Университета им. С. М. Кирова, «серия биологическая» т. XLI, 1961 (24—41).
3. О морфологической динамике проводящего воздух структур легких. Ученые записки Казахского Государственного Университета им. С. М. Кирова, т. XLI, 1961 (67—74).
4. К биоморфологии дыхательной системы млекопитающих. Первое Всесоюзное совещание по млекопитающим, 1962, Москва (30—32).
5. К сравнительной морфологии легких млекопитающих в связи с их экологией. Труды ин-та экспериментальной биологии АН КазССР, т. I, 1964 (254—270).
6. Сравнительная морфология легких свиней в связи с их видовыми и породными особенностями. Труды ин-та эксперимент. биологии АН КазССР т. II, 1965 (57—85).

7. Сравнительная морфология легких копытных (диких и домашних) в связи с их видовыми и породными особенностями. Тезисы докл. VII Всесоюзного съезда анат. гистол. и эмбриол. Тбилиси, 1966 (219).

8. К сравнительной морфологии легких млекопитающих в связи с их экологией. Материалы научной конф. посвящен. 100-летию со дня рождения А. Н. Северцева. Алма-Ата, 1966 (27—28)

9. К сравнительной морфологии легких у копытных млекопитающих. Известия АН КазССР «серия биологическая» № 5, 1966 (73—83).

10. К сравнительной биодинамике бронхиальных путей легких млекопитающих. Труды ин-та экспериментальной биологии АН КазССР, т. III, 1966 (216—226).

11. К сравнительной биодинамике альвеолярного отдела легких млекопитающих. Труды ин-та эксперимент. биологии АН КазССР, т. III, 1966 (227—237).

По материалам диссертации сделаны доклады:

1) На Всесоюзном научном совещании по млекопитающим. Москва, 1962.

2) На совещании координационного совета обществ анатомов, гистологов и эмбриологов Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1965.

3) На Всесоюзном съезде анатомов, гистологов и эмбриологов. Тбилиси, 1966.

4) На научной конференции морфологов Казахстана, посвященной 100-летию со дня рождения А. Н. Северцева. Алма-Ата, 1966.